



Die Säugetierontogenese in ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Wirbeltiere

<https://hdl.handle.net/1874/274391>

Die Säugetierontogenese
in ihrer Bedeutung
und
für die Phylogenie der Wirbeltiere

Von

A. A. W. Hubrecht

in Utrecht



1472

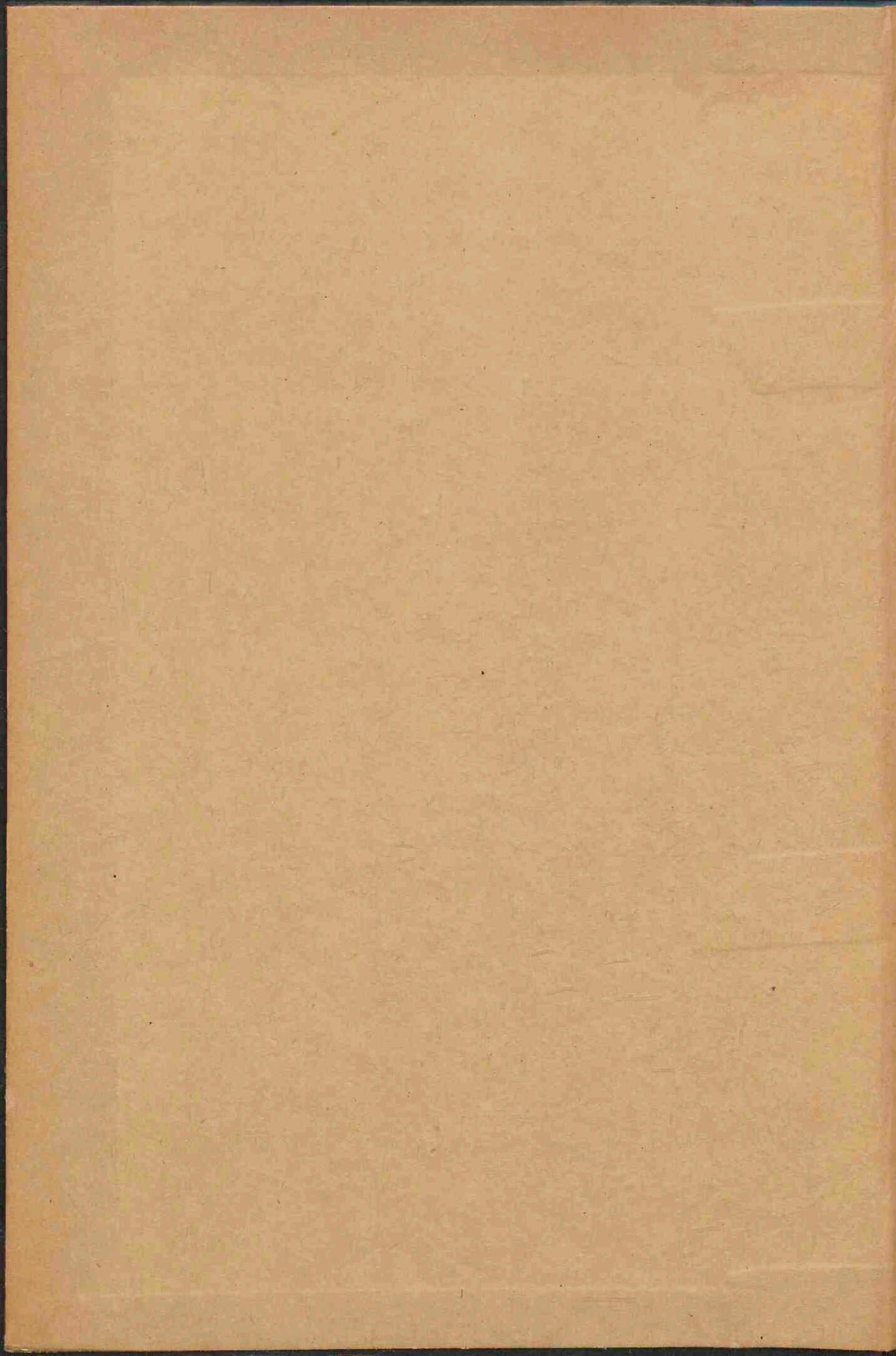
Mit 186 Textfiguren

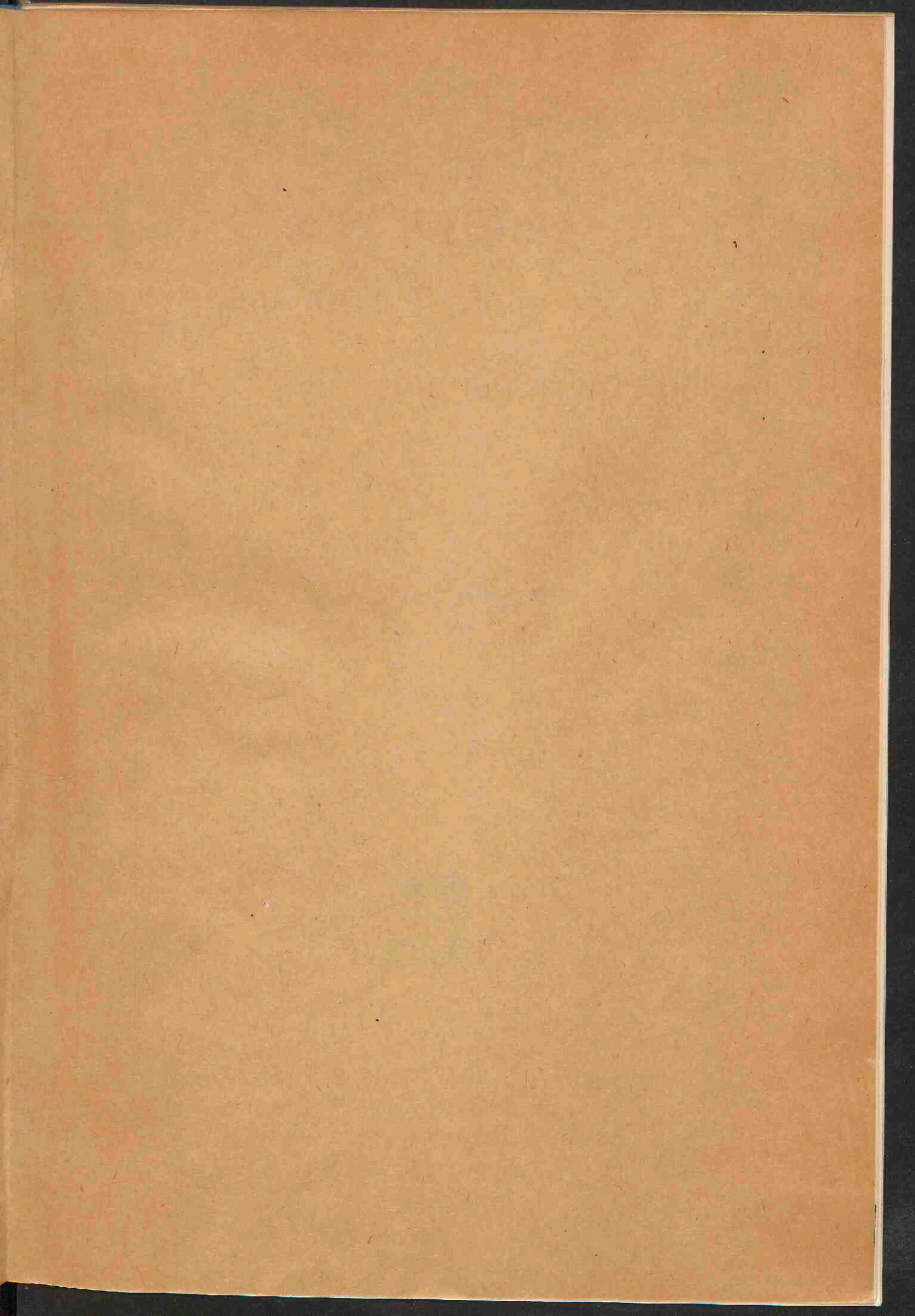


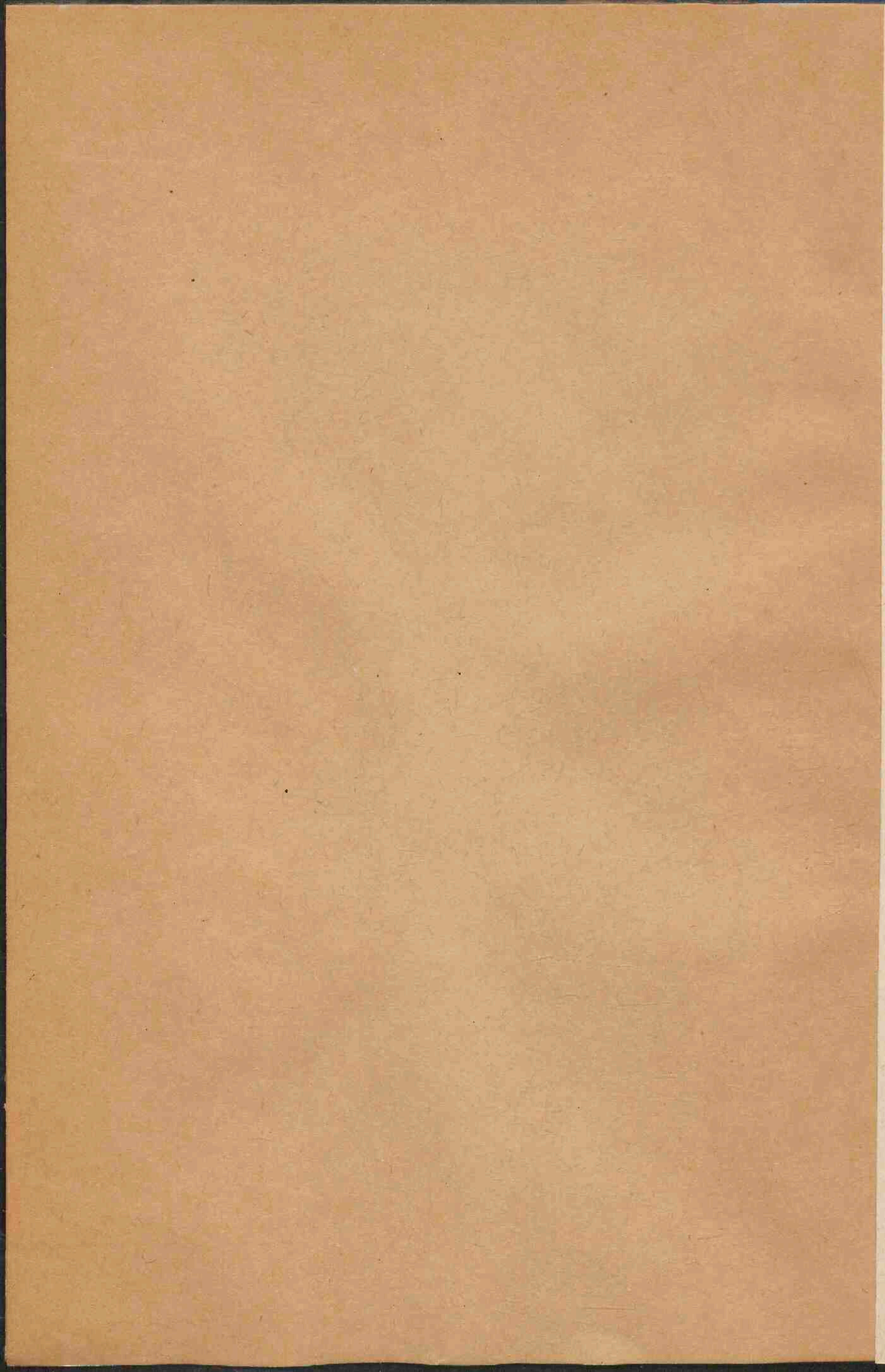
Verlag von Gustav Fischer in Jena

1909

MA
7-33







~~D 6~~
~~8~~

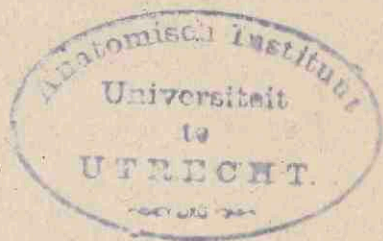
87-33

Die Säugetierontogenese

in ihrer Bedeutung
für die Phylogenie der Wirbeltiere

Von

A. A. W. Hubrecht
in Utrecht



14/2

Mit 186 Textfiguren



Verlag von Gustav Fischer in Jena

1909

Fergel Emb.
II F. 12

Alle Rechte vorbehalten.

Inhalt.

	Seite
Vorwort	V
Kapitel I. Die ersten Zellschichten	I
Einleitung	I
A. Die monodelphen und didelphen Säugetiere	3
1. Die Morula der Säugetiere	4
2. Die Herkunft des Entoderms	8
3. Entwicklungsphasen des zweischichtigen Embryonalschildes	9
4. Die Gastrula der Säugetiere	17
5. Theoretische Betrachtungen über den Ursprung des Trophoblastes	22
B. Ornithodelphe Säugetiere und Sauropsida	27
C. Ichthyopsida	37
Kapitel II. Weitere Entwicklung der zwei Keimschichten der Vertebrata bis zum Auftreten der Somiten	39
I. Säugetiere (Mono- und Didelphia)	39
1. Entwicklungsprozesse im Entoderm	39
2. Entwicklungsvorgänge im Ektoderm	48
3. Gegenseitige Beziehungen zwischen den Proliferationszentren	56
II. Amphibien	65
III. Sauropsida und Ornithodelphia	76
IV. Fische	88
Zusammenfassung der Kapitel I und II	97
Kapitel III. Diplotrophoblast = Seröse (subzonale) Membran, Chorion, Amnion, Allantois und Nabelblase in der Onto- und Phylogenese	99
1. Chorion und Amnion	100
2. Die Nabelblase	118
3. Die Allantois	123
Kapitel IV. Der Anteil des Trophoblastes an der Er- nährung und an der Festheftung des Embryos	138
1. Didelphia non-placentalia	138
2. Monodelphia	141
3. Didelphia placentalia	161

	Seite
Kapitel V. Verschiedenes über Plazentation	165
1. Embryonale (trophoblastische) und mütterliche (trophospongiale) Vorbereitungen	165
2. Der klassifikatorische Wert der Plazenta	179
3. Die Phylogenie der Plazenta	181
4. Zusammenfassung der Kapitel IV und V	202
Kapitel VI. Erwägungen, welche die Phylogenese und die systematische Einteilung der Vertebraten betreffen . . .	204
Literaturverzeichnis	230
Sachregister	238
Namenregister	242
Autorenregister	246



Vorwort.

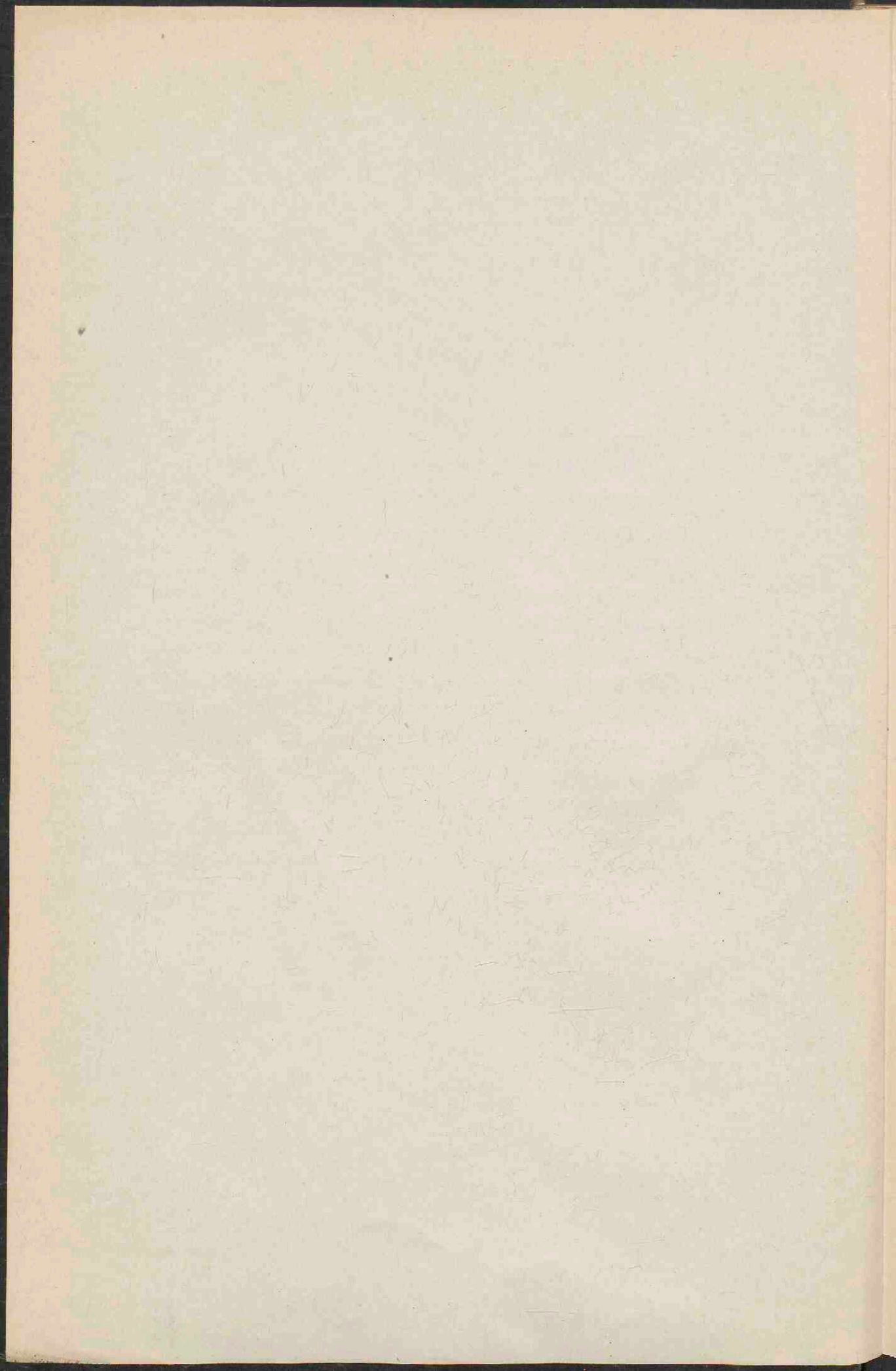
Das vorliegende Buch ist eine fast wörtliche, von mir selbst angefertigte und deshalb keineswegs tadellose Übersetzung vom ersten Hefte (November 1908) des 53. Bandes des *Quarterly Journal of Microscopical Science*.

Ein nicht unwesentlicher Teil des Inhalts wurde im Laufe der letzten zwanzig Jahre in zehn verschiedenen Zeit- und Gesellschaftsschriften veröffentlicht; diese Abhandlungen sind somit recht zerstreut. Das Fehlen einer zusammenhängenden Bearbeitung des Studienmaterials, sowie Resultate fortgesetzter Reflexion und rezenter Beobachtung ließen deshalb die hier gegebene Zusammenfassung wünschenswert erscheinen.

Dem Herrn Verleger sowie Herrn Prof. J. W. Spengel, Fräulein Dr. van Herwerden und meinen Assistenten Dr. Ihle, Fräulein A. D. Lens, Fräulein G. Wynhoff und Herrn de Groot möchte ich auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank aussprechen für die mir in verschiedenster Form verliehene Hilfe.

21. Juli 1909.

Hubrecht.



Kapitel I.

Die ersten Zellschichten.

Einleitung.

Der Befruchtungsvorgang leitet im Ei die bekannte Reihe von Zellteilungen ein, welche bei *Amphioxus* eine Gruppierung der ersten Furchungszellen zu einer hohlen Maulbeerform hervorruft, während bei den Knorpelfischen, bei den Reptilien und Vögeln die Furchungszellen schildförmig an einem Pol des Dotters gelagert sind, welcher letztere, obwohl ursprünglich einen Teil des Eies bildend, bald die Gestalt eines embryonalen Anhangs annimmt.

Bei den Amphibien und bei gewissen mehr archaischen Fischen wiederum, wo der Dotter viel weniger stark entwickelt ist, findet eine Furchung des ganzen Eies in toto statt, während man bei Teleosticn einen großen Nahrungsdotter antrifft mit einer von demjenigen der Knorpelfische und Sauropsiden etwas abweichenden Lagerung der verschiedenen Teile. Bei den Säugetieren unterliegt die ganze Eisubstanz einer Furchung (holoblastische Furchung gegenüber der meroblastischen der Knorpelfische und Sauropsiden), die weitere Entwicklung aber gleicht mehr und mehr derjenigen der Reptilien, bei welchen letzteren eine reichliche Dottermenge angetroffen wird, eine Tatsache, welche zu dem falschen Schluß führte, daß die Säugetierkeimblase aus demjenigen der Sauropsiden abzuleiten wäre durch allmählichen Dotterschwund mit Beibehaltung der übrigen Entwicklungscharaktere. Später werden wir Gelegenheit finden,

auf den Wert dieser phylogenetischen Betrachtungen näher einzugehen.

In diesem Kapitel haben wir die allerersten Prozesse zu betrachten, durch welche das aus der Eifurchung entstandene Zellmaterial in die grundlegenden Zellschichten umgebildet wird, aus welchen die verschiedenen Organe des erwachsenen Tieres allmählich ihren Ursprung nehmen.

In erster Linie müssen wir die zahlreichen und wichtigen Untersuchungen hervorheben, besonders bei den Invertebraten, wo die Furchungszellen während der Organogenese möglichst weit zu ihrer Endbestimmung verfolgt wurden (Wilson u. a.). Diese Untersuchungen über den sogenannten "Cell-lineage" (Zellenstammbaum) fanden bei solchen Würmern und Mollusken statt, welche möglichst durchsichtige Eier haben, und von wie großer Bedeutung die erlangten Resultate auch sein mögen, so hat man vorläufig von ähnlichen Untersuchungen bei den undurchsichtigen und dotterreichen oder tief versteckten Eiern der Wirbeltiere wenig Erfolg zu erwarten. Ich erwähne dies, um hervorzuheben, daß verschiedene Streitfragen auf diesem Wege gelöst werden könnten und daß speziell das Säugetierei mit seiner holoblastischen Furchung hier ein sehr wertvolles Objekt sein würde. Man war zu der Annahme geneigt, daß die zwei ersten Zellschichten, welche bei allen Vertebraten und Invertebraten angetroffen werden, das Ektoderm und Entoderm, schon bei der Bildung der zwei ersten Furchungszellen voneinander getrennt werden. Andere Untersucher meinten, daß bei dieser Trennung der Eizelle in die zwei ersten Furchungszellen die embryonale Substanz in die Mutterzellen der rechten und der linken Körperhälfte oder in eine vordere und hintere Hälfte, wie es der Zufall wollte, getrennt würde (Roux). Es sind sogar Versuche zum Beweis dieser Auffassung angestellt worden. Vorläufig vermögen wir nicht zu sagen, ob dies eine allgemeine Regel ist, welche für alle Vertebraten gilt; doch kann schwerlich bezweifelt werden, daß sowohl bei *Amphioxus* als beim Menschen — den zwei einander gegenüberstehenden

Extremen im Chordatenphylum — jede der zwei ersten Furchungszellen, falls sie voneinander getrennt werden, unter günstigen Bedingungen sich zu einem vollständigen erwachsenen Individuum entwickeln können.

Wie dem auch sein mag, so wird es uns zunächst nahe liegen, die Bildung der primitiven Zellschichten aus der Zellsubstanz, die von der gefurchten Eizelle her stammt, zu betrachten. Im Gegensatz zu der meistenteils befolgten Regel werden wir mit einer Betrachtung der Vorgänge anfangen, wie man sie antrifft bei den

A. Monodelphen und Didelphen Säugetieren.

Der schweren Zugänglichkeit des Materials wegen ist bis jetzt nur eine beschränkte Zahl in Bezug auf den Furchungsprozeß und die erste Bildung der Zellschichten untersucht worden. Als solche erwähne ich:

1. Gewisse Primatenarten¹⁾, sowohl Affen (*Macacus*, *Cerco-pithecus* u. a.) von Selenka ('99, '00) und von Keibel ('04), und *Tarsius* von mir selbst ('02).

2. Lemuren (*Nycticebus*) von mir selbst ('07).

3. Carnivoren (Hund und Katze) von Bonnet ('97) und Duval ('94, '95).

4. Chiropteren (verschiedene Arten von *Vespertilio*) von E. v. Beneden und Ch. Julin ('90) und von Duval ('99).

5. Insectivoren (*Talpa*, *Erinaceus*, *Gymnura*, *Sorex*, *Tupaja*) von Heape ('83), Keibel ('88) und mir selbst ('89, '90, '95, '98).

6. Rodentia (*Lepus*, *Mus*, *Arvicola*, *Cavia*, *Sciurus* u. a.), von Hensen ('76), E. v. Beneden ('80), Fraser ('82), Selenka ('83, '84), Masius ('89), Fleischmann ('91), Keibel ('80), Duval ('92), Robinson ('92) u. a.

7. Ungulata (*Ovis*, *Sus*, *Cervus*) von Bonnet ('82), Keibel ('93), Weysse ('94), Assheton ('98) u. a.

¹⁾ Von dem Menschen sind solche frühen Stadien noch nicht bekannt; die jüngsten sind diejenigen von Peters und van Heukelom, Bryce und Teacher, Beneke und Spec.

8. Dermaptera (*Galeopithecus*) von mir selbst.
9. Edentata (*Manis*) von mir selbst.
10. Didelphia (*Opossum* u. a.) von Selenka ('87).

Die Furchungsprozesse frischer Eier wurden beobachtet beim Kaninchen von v. Beneden, bei der Fledermaus von v. Beneden und Julin. Die meisten anderen Autoren benutzten konservierte Exemplare und Durchschnitte. Eine Anzahl Figuren von verschiedenen Untersuchern werden an dieser Stelle reproduziert (Fig. 1—26).

1. Die Morula der Säugetiere.

Das kompakte Morulastadium (welches sich, was seinen kompakten Zustand betrifft, von dem obengenannten holoblastischen Amphioxusei unterscheidet), umfaßt etwa 36—72 Zellen.

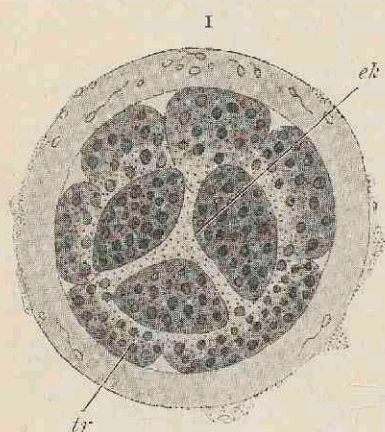


Fig. 1. Furchungsstadium des Hundes (nach Bonnet '97). Die Mutterzellen des Embryonalknotens *ek* sind dunkler tingiert wie die Trophoblastzellen (*tr*).

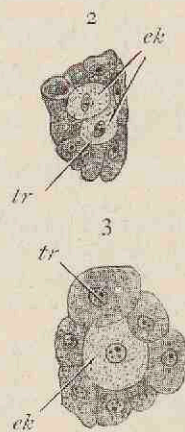


Fig. 2 u. 3. Schnitte verschiedener früher Furchungsstadien von *Tupaja javanica*. Hier sind die Trophoblastzellen *tr* dunkler tingiert wie der Embryonalknoten *ek*.

Bei *Tupaja* und, nach den Abbildungen Bonnets zu urteilen, beim Hunde, zeigen die zentrale Zelle oder Zellen eine andere Reaktion Farbstoffen gegenüber, als die peripheren (Fig. 1, 2, 3). Später werden wir Gelegenheit haben, dies näher zu besprechen. Bald sammelt sich während der Säugetierentwicklung Flüssigkeit zwischen den Zellen des Morulastadiums an, und die solide Morula wird alsbald in eine hohle Blase verwandelt, gegen

deren Wand eine Zusammenhäufung von Zellen sichtbar wird, welche schon von Bischoff (42, '45) und anderen älteren Autoren beobachtet wurde. Vor 25 Jahren, als v. Beneden seine merkwürdigen obenerwähnten Untersuchungen über die erste Entwicklung des Kaninchens publizierte, war die Interpretation dieser frühesten Vorgänge weder einheitlich noch befriedigend. Das sogenannte, zum erstenmale von v. Beneden ('80) beschriebene Mctagastrulastadium der Säugetiere ist seitdem von diesem selben Autor als solches aufgegeben worden (später wurde es wieder von Duval aufgenommen ['99, p. 64]). Wir können aber sagen, daß in späteren Jahren sich eine allgemein übereinstimmende Auffassung gebildet hat. Bei allen obengenannten Ordnungen hat man ein junges Stadium der Keimblase beobachtet, welches mit dem eben beschriebenen, in welchen eine lokale Anhäufung von Furchungszellen gegen einen bestimmten Punkt des oberflächlichen Epithellagers sich vorfindet, übereinstimmt.¹⁾

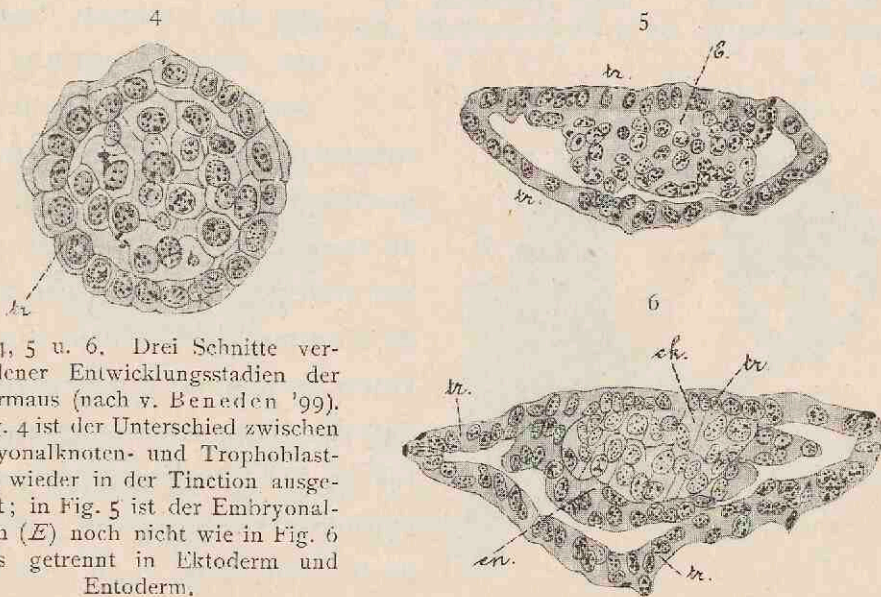


Fig. 4, 5 u. 6. Drei Schnitte verschiedener Entwicklungsstadien der Fledermaus (nach v. Beneden '99). In Fig. 4 ist der Unterschied zwischen Embryonalknoten- und Trophoblastzellen wieder in der Tinction ausgedrückt; in Fig. 5 ist der Embryonalknoten (*E*) noch nicht wie in Fig. 6 bereits getrennt in Ektoderm und Entoderm.

¹⁾ E. v. Beneden hat die Entstehung des freien Raumes zwischen der epithelialen äußeren Schicht und der inneren Masse der Ausdehnung von intrazellulären Vakuolen zugeschrieben ('99). Seine Deutung hat keine Stütze bekommen durch die von Keibel und mir selbst erlangten Resultate, ebensowenig durch diejenigen Selenkas beim Opossum.

Diese äußere Schicht wurde von mir „Trophoblast“ benannt; die innere Zellmasse als Embryonalknoten ('88, p. 511, '89, p. 298) bezeichnet. E. v. Beneden ('99), obgleich er anerkennt, daß der Trophoblast eine gesonderte Schicht bildet, gebraucht diesen Namen nicht; gibt der Schicht aber den weit-schweifigeren Namen „couche enveloppante“ (Fig. 4—6).

Der Unabhängigkeitsgrad zwischen Trophoblast und Embryonalknoten ist einer bedeutenden Variation unterworfen.

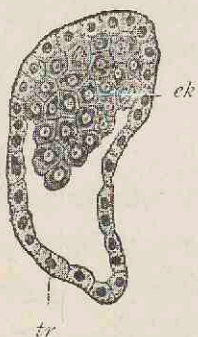


Fig. 7. Schnitt durch ein frühes Fledermaus-stadium (nach Du-val). *ek* Embryo-nalknoten, *tr* Tro-phoblast.

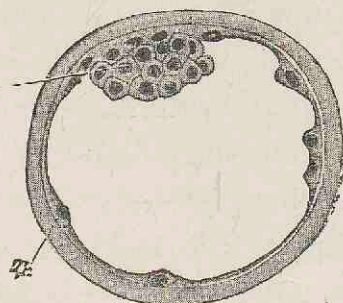


Fig. 8. Schnitt durch ein frühes Stadium der Spitzmaus (nach Hübrecht '90). *ek* Embryonalknoten, *tr* Trophoblast.

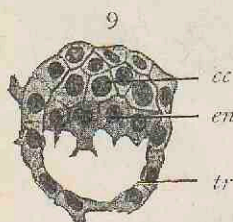
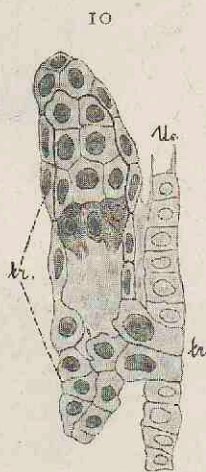


Fig. 9 u. 10. Schnitte durch frühe Stadien der Maus vor und nach der Anheftung der Keimblase gegen das Uterusepithel *u* (nach Selenka).



Weil die beiden ersten voneinander getrennt werden, wenn die Umänderung des Morula-stadiums in eine Blase vor sich geht, sind die beiden im allgemeinen zu Anfang nicht so scharf zu unterscheiden, und sogar in späteren Stadien ist diese Trennung bei bestimmten Säugetiergat-

tungen (*Tupaja*, Fig. 19 u. 44, *Vespertilio*, Fig. 7, *Galeopithecus*, Fig. 46, *Cervus*, Fig. 11, 12) schärfer als bei anderen (*Erinaceus*, Fig. 23 bis 26, *Tarsius*, Fig. 15, *Cavia*, Fig. 39). Doch hat man Grund zu glauben, daß der Unterschied bei einigen bis zu den jüngsten Furchungsstadien nachgespürt werden kann, wie Fig. 1—3 angeben.

Der Embryonalknoten würde alsdann von einer oder wenigen zentralen Zellen; der Trophoblast von den ringsum gelagerten Furchungszellen, wie schon oben erwähnt wurde, vertreten sein.

Während der Trophoblast sich zu einer Blase ausdehnt, schreitet die Wucherung der Mutterzellen des Embryonalknotens

viel langsamer vor; die totale Anzahl Zellen, aus welchen der Knoten aufgebaut ist, überschreitet selten 24—30.

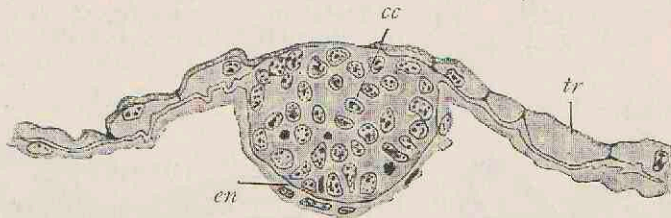
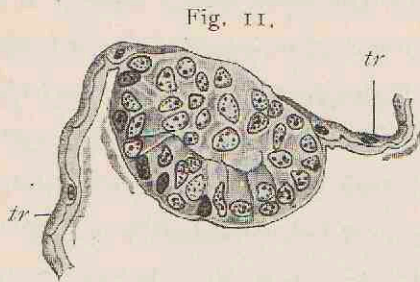


Fig. 11 u. 12. Zwei Schnitte durch den Embryonalknoten von *Cervus* (nach Keibel '99) vor und nach dem Hervortreten des Entoderms durch Delamination. Der Trophoblast (*tr*) ist deutlich unterscheidbar gegen das embryonale Ektoderm *cc*; in Fig. 11 sind Ektoderm und Entoderm noch ungetrennt im Embryonalknoten beisammen.

Fig. 12.

Was *Opossum* betrifft, besitzen wir die von Selenka ('87) gelieferten Angaben, welchen ich aber eine andere Deutung geben möchte. Die zentrale Zelle von Fig. 13, von ihm ohne

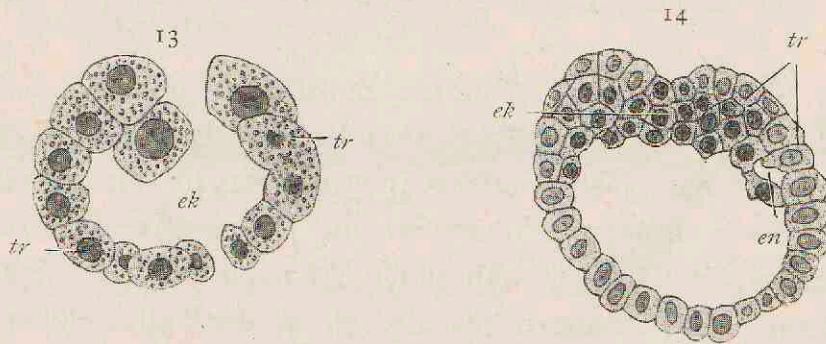


Fig. 13 u. 14. Schnitte durch zwei verschiedene frühe Stadien von *Opossum* (Selenka '87). In Fig. 13 sind dreizehn Trophoblastzellen (*tr*) und eine Mutterzelle (*ek*) des Embryonalknotens getroffen. In Fig. 14 hat letztere sich zu einer Zellmasse (*ek*) entwickelt, welche an die Oberfläche tritt, während Differenzierung von Entodermzellen eben anfängt.

weiteren Beweis als Hypoblastzelle aufgefaßt, ist zweifellos die Mutterzelle des Embryonalknotens, wie eine Vergleichung mit Fig. 14 um so deutlicher macht. Es ist natürlich wichtig, diese Übereinstimmung zwischen didelphen und monodelphen Säugetieren konstatieren zu können.

2. Die Herkunft des Entoderms.

Bald wird ein wichtiger Prozeß eingeleitet. Es wird nämlich durch Delamination eine separate untere Schicht, welche wir das Entoderm des Embryos nennen, von der inneren Zellmasse abgetrennt (Fig. 6, 9, 12, 15). Diese Entodermzellen wandern in radialer Richtung der inneren Oberfläche des Trophoblastes entlang, welcher auf diese Weise in manchen Fällen eine zweischichtige Struktur erlangt. Bisweilen, wie z. B. bei *Tarsius* (Hubrecht '02) ist der wichtigste Teil des delaminierten Entoderms, d. h. derjenige Teil, welcher unter dem Rest des Embryonalknotens

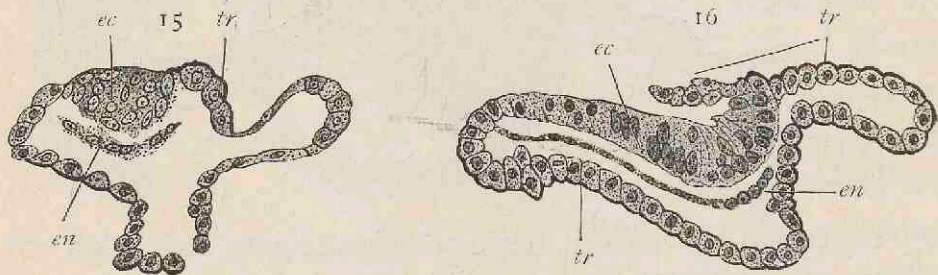


Fig. 15 u. 16. Dasselbe für *Tarsius*. In Fig. 15 ist das Entoderm in der allerfrühesten Delaminationsphase. In Fig. 16 sind noch Reste der Trophoblastbedeckung des Ektodermschildes erhalten (nach Hubrecht '02).

liegen bleibt, wie eine distinkte Zellschicht sichtbar, bevor diese Wanderung der Entodermzellen der inneren Oberfläche des Trophoblastes entlang anfängt (Fig. 15, 16); in anderen Fällen (*Sorex*, *Lepus* u. a.) wandern die Entodermzellen, sobald sie sich gebildet haben; während bei *Tupaja* erst nachdem die entodermale Blase nahezu geschlossen ist, der Teil, welcher mit dem Embryonalknoten in Kontakt bleiben wird, von diesem letzteren durch Delamination gesondert wird (Fig. 19). Bei gewissen Säugetieren (*Tarsius*, Affen, Mensch) bekleiden die Entodermzellen niemals die ganze innere Oberfläche des Trophoblastes, weil die Entodermblase einen kleineren Umfang behält als die Trophoblastblase (Fig. 16, 29, 30, 50, 87). Bis zu einem gewissen Grade kann dies durch die Tatsache erklärt werden, daß eine andere Blase (welche später erwähnt wird) sich in einer äußerst frühen Periode entwickelt, einen Teil der von dem Trophoblast

gebildeten Blase ausfüllt und die Entodermzellen verhindert, die ganze Oberfläche zu erreichen.¹⁾

Wenn sich das Entoderm durch Delamination vom Embryonalknoten gesondert hat, bilden die übrigbleibenden Zellen des letzteren das embryonale Ektoderm, das folglich zwischen dem Entoderm und dem Trophoblast liegt und deswegen leicht v. Beneden (80) auf den Irrweg führen konnte, es als eine dritte mesodermale Schicht zu betrachten (Fig. 18).

3. Entwicklungsphasen des zweischichtigen Embryonalschildes.

Derjenige Teil der Säugetierkeimblase, wo das embryonale Ektoderm und die darunterliegende entodermale Schicht gelagert sind, darf schon in diesen jungen Stadien das Embryonalschild genannt werden. Dieses Schild ist bisweilen leicht konvex mit dem Ektoderm an der konvexen Seite. Bisweilen ist es in entgegengesetzter Richtung gebogen (*Sus* Fig. 17; *Tupaja* Fig. 19—21; *Tarsius*, Fig. 15, 16, 91),

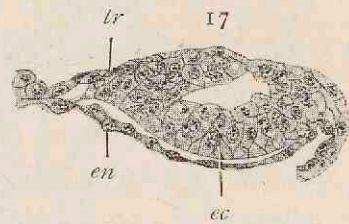


Fig. 17. Dasselbe für das Schwein (nach Weyssse '94). Das Ektoderm hat sich noch nicht nach der Keimblasenoberfläche zu freigelegt.

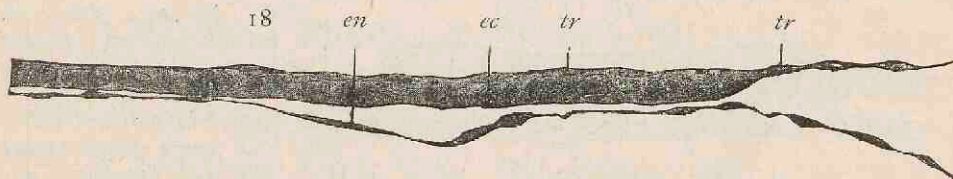


Fig. 18. Dasselbe für das Kaninchen (nach Kölliker '82). Die peripherische Trophoblastwand der Keimblase setzt sich fort in den Rauber'schen Zellen *tr* oberhalb des Ektoderms.

bisweilen erst in einer (Fig. 16, 17) und später (Fig. 27, 30, 33, 35, 38, 40—43) in einer anderen Richtung (*Tarsius*, Igel usw.). Bisweilen auch (Fig. 18) ist er ganz flach (*Lepus*, *Sorex* u. a.).

¹⁾ Es scheint, als ob beim *Erinaceus* ein ähnlicher Zustand zeitweilig vorliege; ich habe nämlich beobachtet (89, Fig. 25, 26), daß eine geschlossene Entodermblase viel kleiner als die Trophoblasthülle, welche sie umschließt, hier in sehr jungen Stadien angetroffen wird (Fig. 24). Bald nachher (Fig. 25—28) ist aber die Igelkeimblase ein sphärischer Trophoblast, an welchem das Entoderm überall adhärirt. Die Untersuchung zahlreicher junger Igelstadien ist aber noch nötig, damit dieser Punkt festgestellt wird.

Von den obengenannten Fällen darf derjenige als sehr instruktiv und meines Erachtens als sehr archaisch betrachtet werden, bei welchem der embryonale Schild von dem überliegenden Trophoblast durch einen Raum getrennt bleibt.

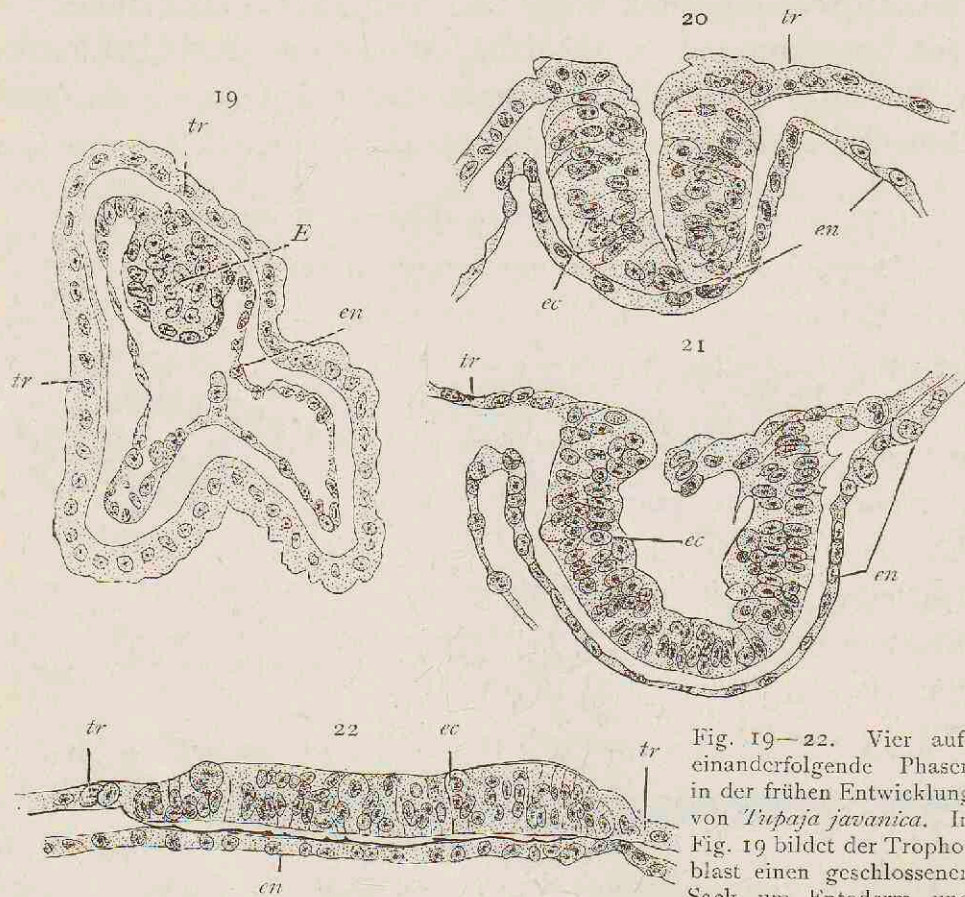


Fig. 19—22. Vier aufeinanderfolgende Phasen in der frühen Entwicklung von *Tupaja javanica*. In Fig. 19 bildet der Trophoblast einen geschlossenen Sack um Entoderm und

Embryonalknoten herum. Das Entoderm des Keimschildes ist eben im Abspalten begriffen. In Fig. 20 u. 21 fängt das zusammengebogene Embryonalschild *ec* an, sich aus der Trophoblastbedeckung frei zu machen; in Fig. 22 ist es ganz abgeflacht und bildet das ektodermale Embryonalschild auf die obere Fläche der sphärischen Keimblase.

der sich zu gleicher Zeit mit dem Anwachsen der Keimblase bildet. Dieser Raum ist anfangs ein linsenförmiger oder crescentischer Hohlraum. Seine Erscheinung bei *Erinaceus* ist in Fig. 26—28 erörtert. Es kann als typisches Beispiel gelten für die Weise, in welcher das früheste Amnion sich gebildet haben mag und zwar als ein schützendes Wasserkissen zwischen dem Trophoblast und dem Embryonalschilde. Wir werden später sehen, daß der Raum im Igelamnion tatsächlich

eine spätere Entwicklung dieses primitiven Hohlraumes ist. Bei der Fledermaus finden sich geringe Modifikationen dieser einfachen Einrichtung, welche zu dem Verhalten zu führen scheinen, wie wir es bei *Tarsius* und bei vielen Ungulaten und Nagetieren antreffen, während an der anderen Seite *Pteropus* (Fig. 31—34), *Galeopithecus* (Fig. 35, 36), *Cavia* (Fig. 40, 42) Affen und Menschen (Fig. 29, 30) sich auf anderem Wege entwickelt haben, wo von Anfang an das Amnion eine geschlossene Blase geblieben ist.

Äußerst wichtig ist das Ergebnis bei *Tupaja*, bei welchem der Embryonalschild ursprünglich zusammengeklappt ist (Fig. 19), die Konvexität einwärts gewendet, während er sich allmählich in verschiedenen Etappen (unter Zerreißung und Auseinanderweichen der Trophoblastzellen) zu einer flachen Schicht ohne Trophoblastbekleidung (Fig. 22) ausbreitet, wie es in nebenstehenden Figuren abgebildet wird. Dieses Verhältnis bietet suggestive Vergleichungspunkte mit der von Selenka ('00, p. 201) beschriebenen „Entypie“ des Embryonalschildes, wie sie bei manchen Nagern angetroffen wird. Alle diese Fälle sind Variationen auf ein ähnliches Thema als dasjenige von *Tupaja*, und nicht (wie es Selenka wollte) eine notwendige Folge von der Entwicklung der Keimblase in einem Hohlraum von sehr kleiner Dimension, mit dessen Wand er frühzeitig verklebte. *Tupaja* widerlegt sofort diese Behauptung (Hubrecht 99 b, p. 173), indem die Keimblase hier ohne irgend welche Verklebung mit der Uteruswand, doch ganz das Aussehen der Fig. 20 und 21 hat. Die Ursachen der Faltung des Embryonalschildes können schwerlich so einfach mechanisch sein, wie es Selenka voraussetzte. Sie bleiben vorläufig dunkel und werden später, wenn der Ursprung des Amnions näher besprochen wird, noch einmal in Betracht kommen.

Die eben erwähnten Tatsachen haben uns gezeigt, daß während der Entwicklung der Säugetierkeimblase der Trophoblast, welcher ursprünglich den Embryonalknoten umschließt, sich bei verschiedenen Säugetieren in sehr verschiedener Weise

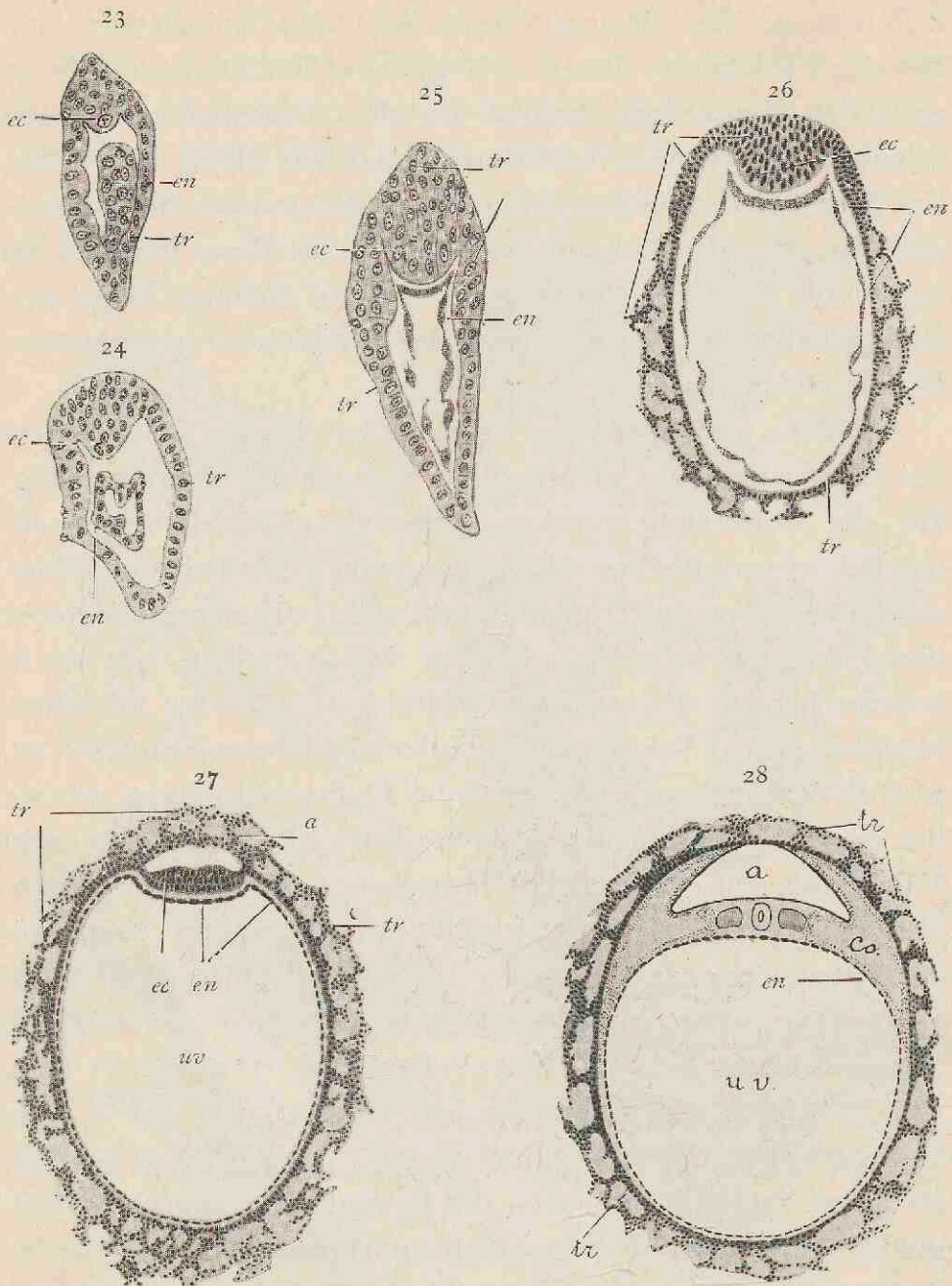


Fig. 23—25. Querschnitte dreier sehr früher Stadien der Igelkeimblase. *tr* Trophoblast, *en* Entoderm, *ec* Ektoderm noch fest mit dem Trophoblast zusammenhängend. Fig. 26. Ein etwas späteres Stadium, wobei schon bedeutende Lacunen, in welchen mütterliches Blut durchdringt in das wuchernde Trophoblast, entstanden sind. Fig. 27. Schnitt durch ein noch späteres Stadium, in welchem die Lacunen um die Keimblase rings herum entwickelt sind und wo das Amnion (*a*) als eine Spalte zwischen Trophoblast und embryonalem Ektoderm (*ec*) entstanden ist. Fig. 28. Noch späteres Stadium der Igelkeimblase, in welchem die Entwicklung des Embryos weiter vorgeschritten ist und das Amniondach sich ausgebildet hat und äußerlich von Mesoblast bedeckt wird. *uv* Nabelblase, *co* Coelom.

verhält in jener Periode, wo aus diesem Knoten der doppel-
schichtige Embryonschild entsteht, welcher dem Aufbau des
Embryos zu Grunde liegt.

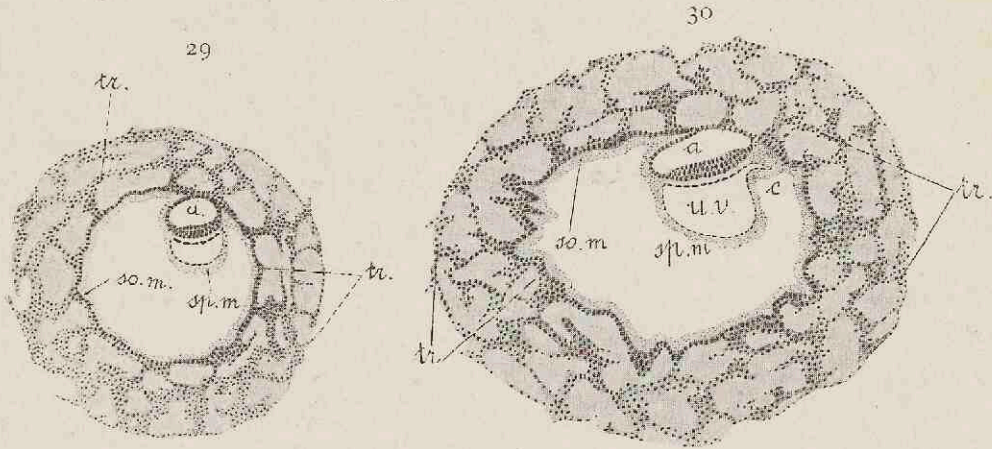


Fig. 29 u. 30. Schematische Längsschnitte durch zwei Stadien der frühen Keimblase
von Mensch und anthropoiden Affen, kombiniert aus Selenka's ('99, '00) und
Peters' ('99 b) Abbildungen. *c* Haftstiel, *so. m. sp. m.* somatisches und splanch-
nisches Mesoblast. Amnion und Trophoblast wie beim Igel.

Beim Igel (Fig. 23—28), bei *Gymnura*, *Pteropus* (Fig. 31—34)
und bei den anderen bis heute untersuchten Fledermäusen

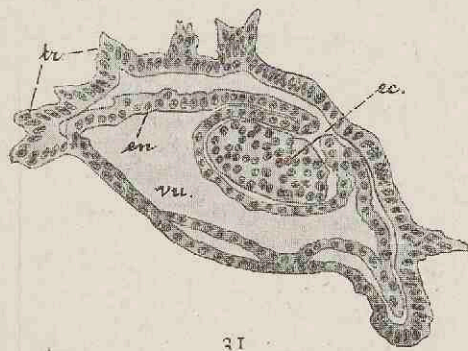


Fig. 31.

Dasselbe für *Pteropus*. Im Embryonal-
knoten (*ec*) wird bald eine Höhlung er-
scheinen, welche sich zur Amnionhöhle
entwickelt (nach Selenka und Göhre
'92). *vu* Nabelblase.

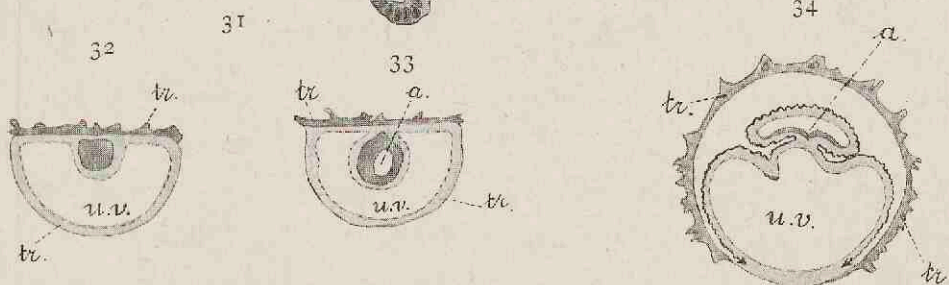


Fig. 32, 33 u. 34. Drei halbschematische Abbildungen von Schnitten durch die Keim-
blase von *Pteropus* (nach Selenka und Göhre '92). In Fig. 32 ist das embryonale
Ektoderm noch eine solide Zellmasse; in Fig. 33 ist eine Amnionhöhle *a* darin auf-
getreten, in Fig. 34 ist das definitive Verhalten zwischen Trophoblast (*tr.*), Amnion (*a*),
Embryo und Nabelblase (*uv*) zu Stande gekommen.

(Fig. 38), bei *Galeopithecus* (Fig. 35), bei manchen Nagetieren (*Arvicola*, *Mus*, *Cavia*, Fig. 39—43), bei Affen und höchst wahrscheinlich beim Menschen bleibt der Trophoblast eine total geschlossene Blase, innerhalb welcher die ontogenetische

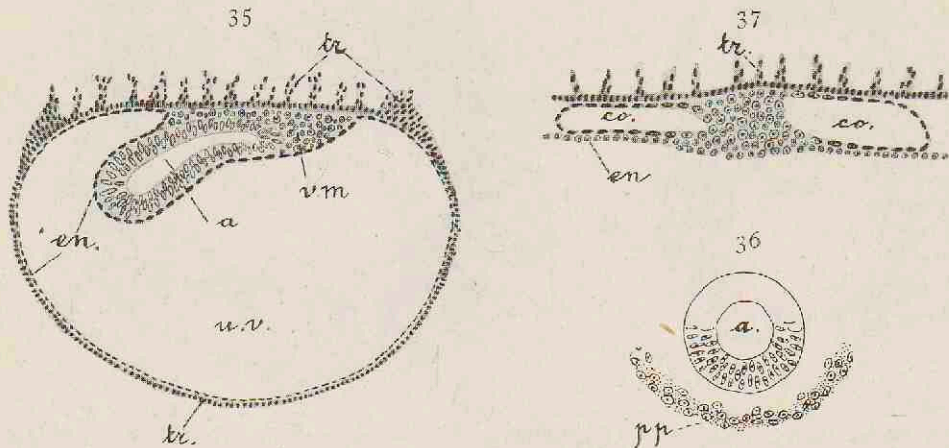


Fig. 35, 36 u. 37. Ein Längs- und zwei Querschnitte eines frühen Entwicklungsstadiums von *Galeopithecus volans*. In Fig. 35 fängt die Placenta sich auf die obere Fläche der Keimblase zu bilden an. Auch hier ist die Amnionhöhle *a* durch Dehiscenz innerhalb des Embryonalknotens entstanden. *vm* ventraler Mesoblast, welcher den Embryo an den Trophoblast heftet. In Fig. 36, welcher einem etwas älteren Stadium angehört, ist die Protochordalplatte quer getroffen. Fig. 37. Der ventrale Mesoblast im Querschnitt, *co* Coelom, *en* Entoderm, *tr* Trophoblast.

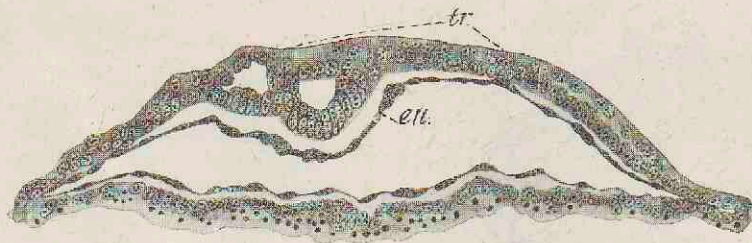


Fig. 38. Schnitt durch eine frühe Fledermauskeimblase (cf. Fig. 4—6). *tr* Trophoblast, *en* Entoderm. Das Ektodermalschild tritt noch nicht aus dem Trophoblast hervor (nach van Beneden '99).

Entwicklung des Embryonalknotens sich abspielt. Bei anderen Säugetiergattungen tritt derjenige Teil des Embryonalknotens, welcher zum Ektoderm des Embryonalschildes wird, an die Oberfläche, schiebt sich zwischen den Trophoblastzellen, welche alsdann nicht länger eine geschlossene, sondern eine unterbrochene Blase bilden infolge der Tatsache, daß an einem Pol dieser Ektodermalschild an die Stelle des ursprünglichen Trophoblastes getreten ist.

Es kann diese Einschaltung zu Stande kommen, wie es bei *Tupaja* geschieht (Fig. 19—22), wo die Entfaltung des Embryonalschildes die Trophoblastdecke über dem Schilde zerreit und in dieser Weise die Oberflche der Blase vergrert mit einer Strecke, welche nicht Trophoblast, sondern embryonales Ektoderm ist. Oder es geschieht, da ein hnlicher aber weniger deutlicher Zerreiungsproze embryonales Ektoderm in die Trophoblastblase einschiebt, so wie es

Opossum (Fig. 14), *Tarsius* (Fig. 13), *Cervus* (Fig. 11), *Sus* (Fig. 17), *Ovis* (Fig. 45) darbieten. Oder schlielich ist es mglich, da die Bedeckung des embryonalen Ektoderms durch den Trophoblast bestehen bleibt, wie im erstgenannten Falle, ohne da sich aber ein Hohlraum zwischen diesem letzteren und dem

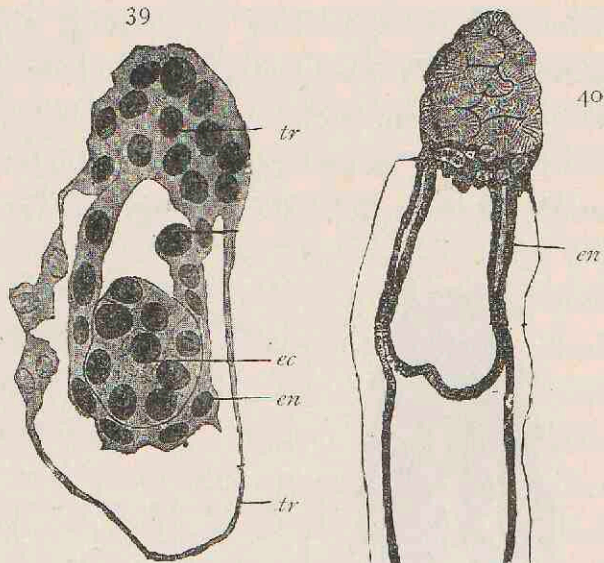


Fig. 39 u. 40. Dasselbe fr *Cavia* (nach Selenka). Die Reduktion des Trophoblastes ist noch bedeutender. *a* Amnionhhle.

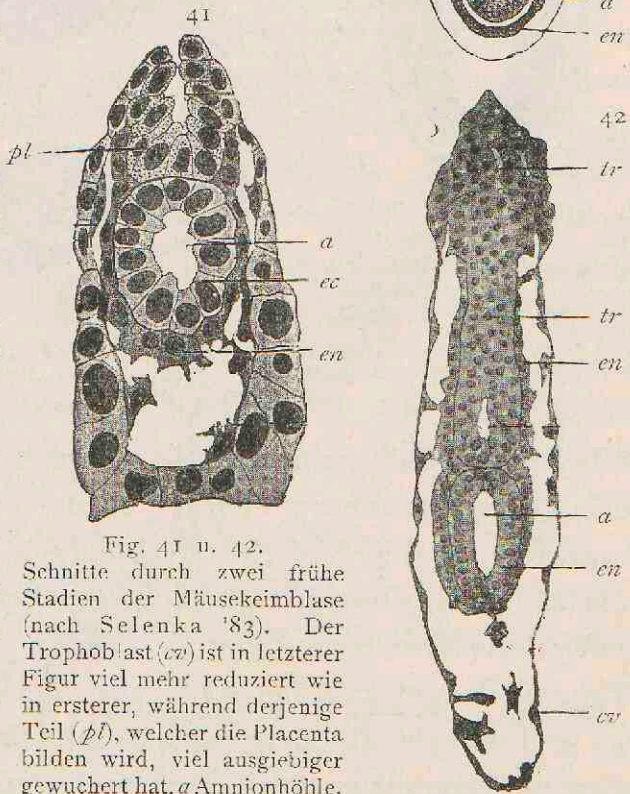


Fig. 41 u. 42. Schnitte durch zwei frhe Stadien der Musekeimblase (nach Selenka '83). Der Trophoblast (*cv*) ist in letzterer Figur viel mehr reduziert wie in ersterer, whrend derjenige Teil (*pl*), welcher die Placenta bilden wird, viel ausgiebiger gewuchert hat. *a* Amnionhhle.

embryonalen Schilde entwickelt. — Im letzteren Fall, für welchen das Kaninchen das klassische Beispiel bietet, wie es Kölliker so deutlich abgebildet hat (Fig. 18), flachen die Trophoblastzellen, welche das embryonale Ektoderm bedecken, sich bedeutend ab, um schließlich zu verschwinden. Ein anderes Beispiel bietet die Spitzmaus (Hubrecht '90, Fig. 26). Diese abgeflachten Zellen oberhalb des

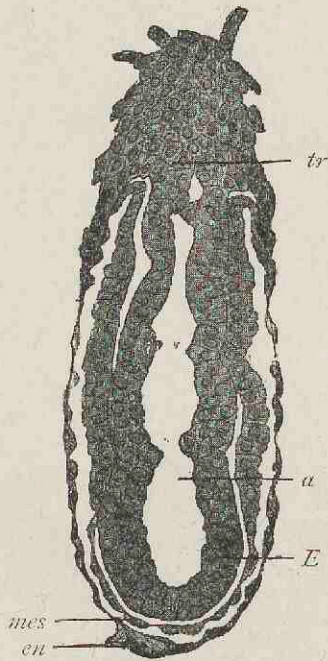


Fig. 43. Schnitt durch eine frühe Mäusekeimblase (nach Selenka '83). *a* Amnion, kurz vor der Verschiebung. *E* Ektodermischild. *mes* Mesoblast. *en* Entoderm. *tr* Trophoblastischer Placentaranfang

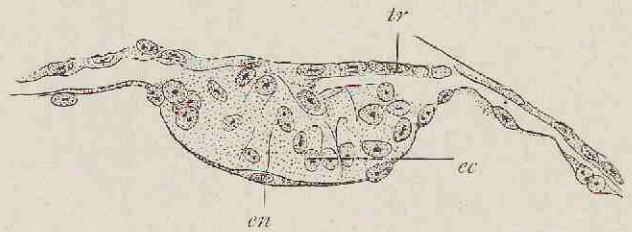


Fig. 44. Das noch vom Trophoblast überlagerte Keimschild von *Tupaja* (nach Hubrecht '95).

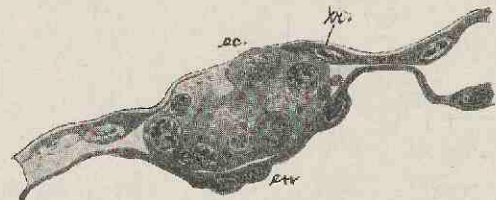


Fig. 45. Dasselbe für das Schaf (nach Assheton '98).

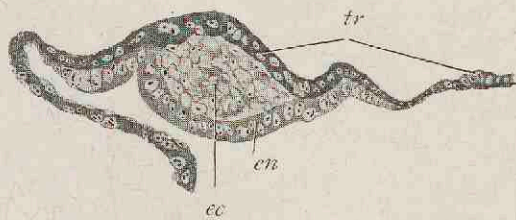


Fig. 46. Dasselbe für *Galeopithecus*.

embryonalen Ektoderms wurden während langer Zeit Rauber'sche Zellen genannt, weil Rauber der erste war, der sie ins Auge faßte. Wie Köllikers Abbildung (Fig. 18) so deutlich angibt, hat Rauber jedoch nicht gesehen, daß diese Schicht einfach die Fortsetzung der peripheren Trophoblastzellen ist. Während langer Zeit herrschte also die falsche Meinung, daß das embryonale Ektoderm sich ununterbrochen in den peripheren Trophoblast fortsetzte, und daß die Rauber'schen

Zellen eine neu hinzukommende Bildung darstellten. Dieser Irrtum war die natürliche Folge einer auf falschem Grund basierten, weiter unten zu korrigierenden Vergleichung von der Säugetierkeimblase mit derjenigen der Vögel und Reptilien. Die Meinung einiger Autoren (Balfour, Heape), daß hie und da Rauber'sche Zellen in den embryonalen Schild aufgenommen werden, ist nie sicher festgestellt und in letzter Zeit nicht bestätigt worden. Ich neige zu dem Glauben, daß diese Zellen endgültig verschwinden, und ich wünsche nur noch hervorzuheben, daß Übergangsformen vorgekommen sind, wie z. B. bei *Tarsius* (Hubrecht '02, Fig. 49a, b, 50b), wo Trophoblastzellen noch längere Zeit mit dem Embryonalschilde in Verbindung bleiben, aber schließlich dennoch verschwinden. In diesem Fall öffnet sich der Trophoblast übereinstimmend mit dem Typus der oben erwähnten zweiten Gruppe, und es ist als ein Zufall zu betrachten, wenn eine isolierte Trophoblastzelle auf dem Embryonalschilde zurückbleibt.

Beim Abschluß dieser Betrachtungen über die Wechselbeziehung zwischen Trophoblast und embryonalem Schilde bei den Säugetieren, möchten wir die Tatsache hervorheben, daß — ausgenommen bei den Ornithodelphia, welche später besprochen werden, und deren jüngste ontogenetische Stadien noch kaum bekannt sind ¹⁾ (Caldwell '87, Semon '94, Wilson und Hill '03) — bei allen bis heute untersuchten Monodelphia und Didelphia in einer sehr frühen Periode das zweischichtige Stadium, aus welchem der Embryo aufgebaut wird, in einer Zellblase (dem Trophoblast) eingeschlossen ist, von welcher kein einziger Partikel je in die embryonale Bildung übertritt.

4. Die Gastrula der Säugetiere.

Das zweischichtige Stadium der oben genannten Säugetierkeimblase verdient vollkommen den Namen des Gastrula-

¹⁾ Ganz vor kurzem ist die ausführlichere Abhandlung Wilsons und Hills ('07) erschienen, in welcher Figuren enthalten sind (Pl. II, Fig. 4, 5), welche es uns erlauben, ähnliche Verhältnisse bei den Ornithodelphia zu erkennen (Fig. 58—62).

stadiums, wie ich an anderer Stelle auseinanderzusetzen versuchte ('02, p. 65—75; '05, p. 408). Wie bereits früher hervorgehoben wurde, sollten wir nicht vergessen, daß die vergleichende Ontogenie Halt machen müßte, sobald sie versuchte, die geläufige Auffassung der ersten Entwicklung der Vertebrata auf die Säugetiere auszudehnen. In O. Hertwigs eigenen Worten gesagt: „Die größten Schwierigkeiten bereitet den Embryologen die Keimblattbildung bei den Säugetieren . . . wegen der von anderen Wirbeltieren stark abweichenden Befunde“ ('06, p. 898). Sobald wir den Prozeß der Notogenesis, wie er bei allen Vertebraten, einschließlich *Amphioxus*,

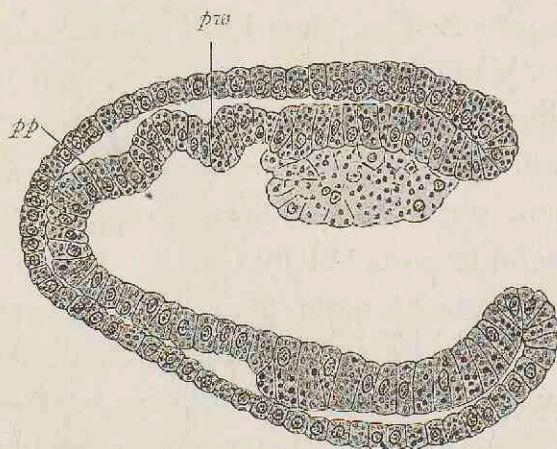


Fig. 47. Längsschnitt durch eine *Amphioxus*larve (nach Legros '07). Die Notogenesis ist bereits weit vorgeschritten. Bei * nimmt Legros an, daß ein Unterschied besteht zwischen dem unteren Entoderm, welches durch Invagination gebildet wurde, und der Schicht rechts vom *, welche er nach Lwoff als ein Produkt ektodermaler Wucherung betrachtet. Links vom * wäre somit Protochordalplatte *pp*; rechts ausgespinnener Protochordalknoten *pw* vorhanden.

vorkommt, von dem Gastrulationsprozeß trennen, und dabei konstatieren, wie der erstere dem letzteren nachfolgt, und die Bildung von Chorda und Mesoblastsomiten übernimmt, werden die Schwierigkeiten bedeutend geringer.

Die Gastrulation ist also bei den Säugetieren zu Ende, sobald sich das zweischichtige Stadium des embryonalen Schildes gebildet hat. Wir haben gesehen, daß dieses nicht infolge eines Invaginationsprozesses, sondern durch eine unwiderlegbare Delamination des Entoderms aus dem Embryonalknoten entsteht.

Diese Delaminationsgastrula der Säugetiere führt in den meisten Fällen zu den späteren ontogenetischen Phasen (welche nachher beschrieben werden), ohne daß ein deutlicher Blastoporus erscheint.

Doch sind hier einige Ausnahmen zu erwähnen, welche allmählich zu Tage traten; öfters aber übersehen oder falsch gedeutet worden sind, infolge der oben erwähnten irrigen Auffassungen. Das treffendste Beispiel liefert zweifellos der Igel, wo der Blastoporus — eine deutlich sichtbare Perforation gegen das Hinterende des Embryonschildes — eine rasch wieder

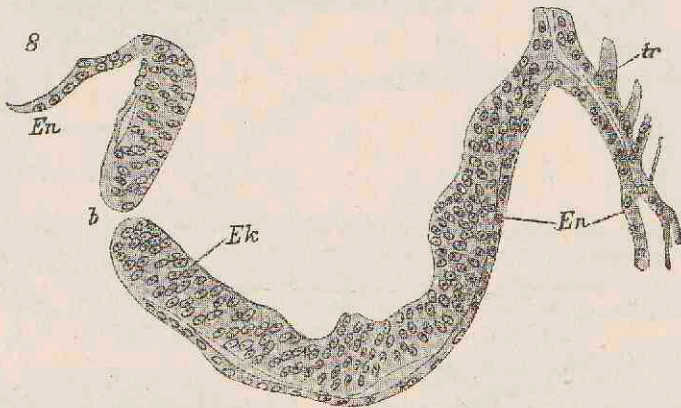


Fig. 48. Der frühe, rasch vorübergehende Blastoporus (b) des Igels (nach Hubrecht '02).

verschwindende Erscheinung in einem bestimmten Stadium der individuellen Entwicklung (Fig. 48) darstellt.

Den Lippen dieser Öffnung entlang gehen Ektoderm und Entoderm in einander über, während diese beiden Schichten, obschon sie genetisch zusammenhängen, dennoch bis auf diesen Moment getrennt sind und nirgendwo miteinander in Zusammenhang stehen. Diese letztere Tatsache wird von allen Beobachtern anerkannt. Ich bin durchaus nicht abgeneigt zu glauben, daß die Bildung des Blastoporus beim Igel nicht nur sehr flüchtig ist, aber daß sie sogar nicht immer bei allen Igelembryonen auftritt, und daß in Ausnahmefällen die Bildung von Chorda und Somiten beginnen kann, ohne daß der Blastoporus sich als sichtbare Öffnung kenntlich gemacht hat.

Bei *Tarsius* hingegen, wo der Embryonschild in einer überwiegenden Anzahl von Fällen jene Veränderungen, welche mit dem Erscheinen von Chorda und Somiten parallel gehen, erleidet, ohne die geringste Spur des Erscheinens eines Blastoporus, kam ein einziger Ausnahmefall zur Beobachtung

(Fig. 49), welcher sichtlich einem atavistischen Versuch in jener Richtung entsprach; um so wichtiger, weil er uns dazu hilft, die genaue Stelle auf der zweiblätterigen Keimblase zu

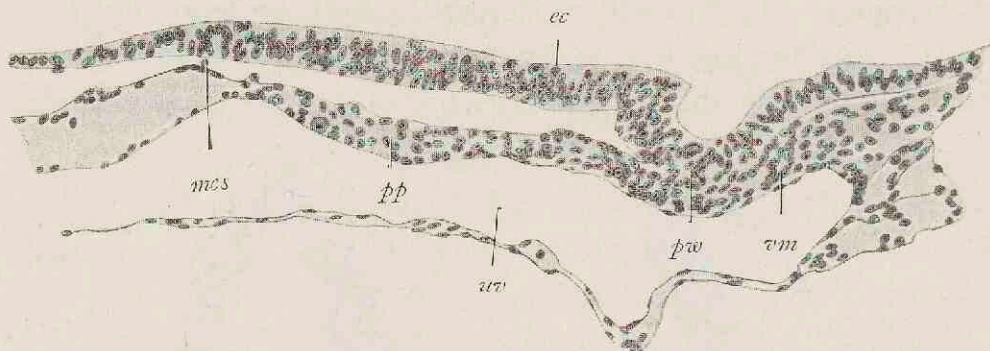


Fig. 49. Längsschnitt eines *Tarsius*-Embryonschildes in welches (an der Stelle, wo der Protochordalknoten *pw* nach unten gewuchert ist) ein rudimentärer Blastoporus sich ausnahmsweise anzulegen versucht. *pp* protochordale Platte; *vm* ventraler Mesoblast; *uv* Nabelblase; *cc* embryonales Ektoderm; *mcs* Mesoblast, welches von der protochordalen Platte seinen Ursprung nimmt.

bestimmen, wo der Blastoporus normalerweise zu entstehen erwartet werden dürfte. In ähnlicher Weise sind blastoporale Öffnungen oder Versuche zu einer solchen Perforation in gleichalterige, frühe Stadien wahrgenommen worden beim Kaninchen von Keibel ('89, Fig. 46, 47), beim Maulwurf von Heape (Fig. 50), beim Opossum von Selenka (Fig. 51), bei der Spitzmaus von mir selbst (Fig. 52, 53).

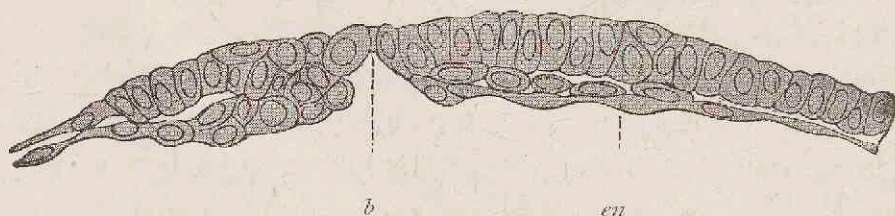


Fig. 50. Der frühe, rasch verschwindende Blastoporus *b* des Maulwurfs. *en* Entoderm (nach Heape).

Das Gastrulastadium sowie der Blastoporus der Säugtiere sind somit beschränkt auf die frühen Stadien und die hier erwähnten einfachen Erscheinungen. Der Blastoporus wird geschlossen in all den oben angeführten Fällen, und bald darauf stellt sich eine Reihe von Vorgängen ein, für welche es grundfalsch und irreführend sein würde, noch länger die

Wörter Blastoporus, Gastrulamund, Urmund oder Urmundlippen in Gebrauch zu behalten. Die Namen jener Bildungen,

al en ec uw b

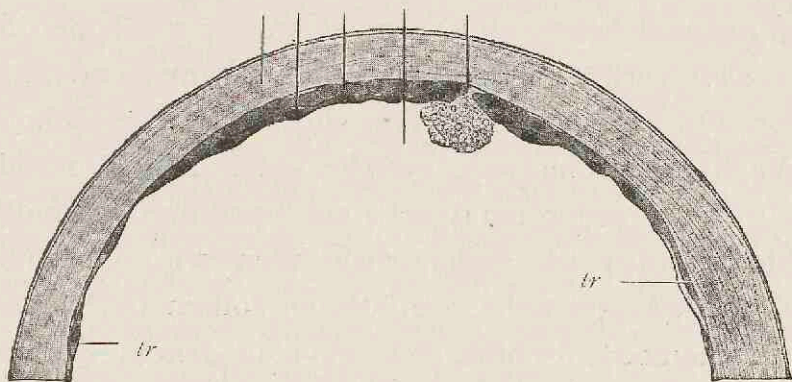


Fig. 51. Der rasch wieder verschwindende Blastoporus vom *Opossum* (nach Selenka). *b* Blastoporus; *uw* Nabelblase; *ec* Ektoderm; *en* Entoderm; *al* Eiweißschicht; *tr* Trophoblast.

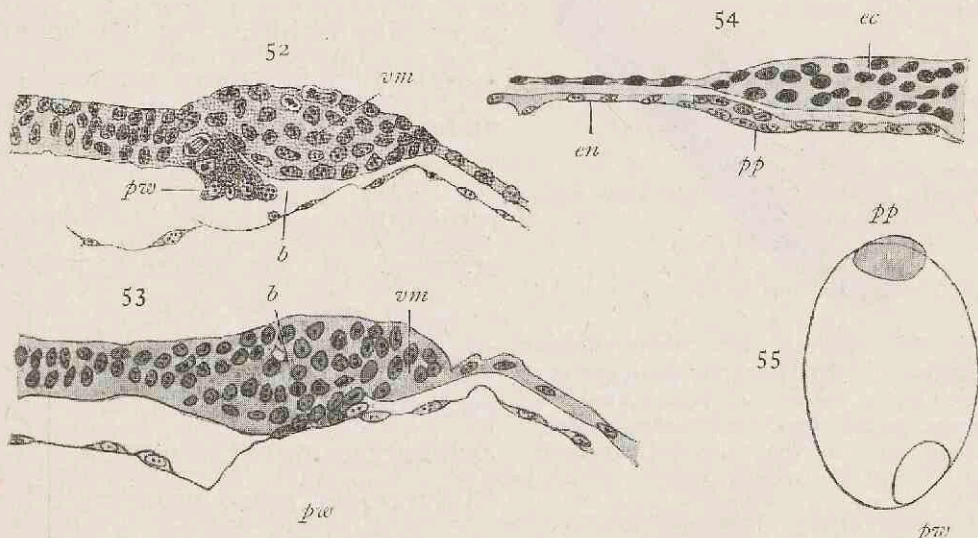


Fig. 52—54. Drei Längsschnitte durch eine frühe *Sorex*-Keimblase, deren Embryonalschild in Fig. 55 abgebildet wird. In Fig. 52 u. 53 durchbohrt ein rudimentärer Blastoporus *b* das hintere Ende des Keimschildes. *pw* Protochordalknoten; *vm* ventraler Mesoblast, in welchem das hintere Coelom entsteht (cf. Fig. 93 u. 94). Fig. 54 geht durch den Vorderrand des Embryonalschildes und trifft die protochordale Platte *pp*. Fig. 55. Umriß des Embryonalschildes der Fig. 52—54. *pp* die durchschimmernde entodermale protochordale Platte; *pw* der ektodermale protochordale Knoten (nach Hubrecht '90).

welche während der weiteren Entwicklungsstadien mit diesen Namen bezeichnet worden sind, sollen umgeändert werden, damit die Verwirrung, welche bis jetzt auf diesem Gebiete besteht, verschwinde.

Zu gleicher Zeit sollte darauf achtgegeben werden, daß eine der ersten Erscheinungen, mit welcher die Bildung der

Chorda sich einleitet (nämlich das Auftreten im Embryonalschild derjenigen medianen Ektodermwucherung, welche ich [’90] protochordaler Knoten [= Primitivknoten, Hensen’scher Knoten] genannt habe), sich abspielt an der nämlichen Stelle, wo der sich verflüchtigende Blastoporus anwesend ist oder war (Fig. 49). Nach hinten von diesem Punkte dehnt sich eine Wucherungszone aus, welche nach dem Vorbilde O. Hertwigs als homolog mit dem Urmund und den Urmundlippen betrachtet worden ist, welche wir aber, wie ich anderswo (’02, ’05) befürwortet habe, verglichen sollten mit einem verlängerten Stomodaealschlitz, der schon in den hypothetischen

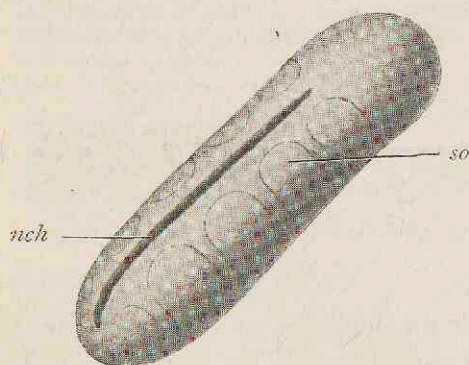


Fig. 56. Schema eines vermactinialen Stadiums in der Vertebratenphylogese; die Chorda *sch* entwickelt sich aus dem Stomodaeum, die Coelomtaschen *so* werden vom Enteron abgespalten (nach Hübner ’05).

Stammformen nicht mehr ein Blastoporus war, sondern ein dorsaler Mundschlitz, ein Rückenmund (Fig. 56) eines vermactinialen Entwicklungsstadiums.

Der Säugetierblastoporus, rudimentär, selten und rasch verschwindend wie er sein mag, erinnert uns dennoch an den Blastoporus der Wirbellosen und zwar in dieser Hinsicht, daß die Zellwucherungen, welche zu der Bildung der mesodermalen Bil-

dungen beitragen, eben in seiner unmittelbaren Nähe anfangen.

5. Theoretische Betrachtungen über den Ursprung des Trophoblastes.

Die Tatsachen, mit denen wir bis jetzt bekannt geworden sind bezüglich der frühen Entwicklung von didelphen und monodelphen (den sog. marsupialen und plazentalen) Säugetieren, rechtfertigen die Schlußfolgerung, daß der Embryo bereits in seinen allerfrühesten, ontogenetischen Stadien mit einer Larval- oder Embryonalhülle versehen ist. Dieser Zellschicht haben wir den Namen Trophoblast beigelegt. Wir werden später

sehen, daß diese Schicht, obwohl im Anfang nur von einer einzigen Zellenlage gebildet, an diversen Stellen die aller- verschiedensten Wucherungen erleiden kann, und daß diese Wucherungen den Ausgangspunkt bilden für den ganzen Vorgang der Plazentabildung.

Die Tatsache, daß eben auf diese Wucherungen und deren Bedeutung für die Plazentation die Aufmerksamkeit sich richtete (Hubrecht '88, '89), noch ehe die mehr allgemeine Bedeutung des Trophoblastes als larvale Hülle anerkannt worden war, veranlaßte den Namen Trophoblast.¹⁾ Wir werden hierauf näher eingehen, wenn die Plazentationserscheinungen zur Besprechung kommen.

Es kann nicht geleugnet werden, daß die Folgen, welche daraus entspringen werden, wenn wir den Trophoblast als eine Larvenhülle betrachten und diese Verallgemeinerung in die Ontogenese der Vertebraten einführen, weittragend werden können.

Bis jetzt waren Foetalhüllen oder -membranen nur bekannt aus späteren Entwicklungsstadien in der Ontogenese von Reptilien, Vögeln und Säugetieren. Diese Membranen führten den Namen resp. von Amnion, Chorion, seröse Hülle, subzonale Membran (und in dem Fall der Sauropsiden und gewisser Säugetiere sogar Allantois). Milne Edwards Einteilung der Wirbeltiere in Amniota, Allantoidea gegenüber Anamnia, Anallantoidea beruhte auf der Anwesenheit oder Abwesenheit solcher Membranen. Die phylogenetische Evolution dieser Foetalhüllen hat bis jetzt noch keine rationelle Erklärung gefunden, wie dies z. B. in Bezug auf das Amnion anerkannt wird in dem nicht voreingenommenen Handbuch der menschlichen Entwicklungsgeschichte von Sedgwick-Minot (1. Auflage p. 344). Nun scheint es, als ob diese dunkle Phylogenie

¹⁾ Es muß sich noch herausstellen, ob der von Sedgwick-Minot ('03) vorgeschlagene Name Trophoderm für jenen Teil des Trophoblastes, welcher sich an der Plazentation aktiv beteiligt, eine wünschenswerte Innovation ist, oder im Gegenteil eine Überbürdung der Synonymie. Sogar im ersteren Falle hat aber Duvals vorgeschlagene Bezeichnung „Ectoplacenta“ die Priorität.

noch verwickelter werden möchte, wenn wir neben den bereits genannten Foetalmembranen noch wieder eine neue Larvenhülle, der Trophoblast, einzuführen vorschlagen.

Das Umgekehrte ist jedoch der Fall. Die Anwesenheit dieser früheren Hülle, welche wir so rasch nach den ersten Furchungserscheinungen des Säugetiereies entstehen sahen, vermehrt die Schwierigkeiten keineswegs, sondern hilft im Gegenteil, um andere verständlich zu machen. Sie wirft neues und definitives Licht auf die erste Entstehung sowohl von Amnion wie von Chorion (resp. seröse Hülle) und dürfte als ein wertvoller Schlüssel sich zeigen können, durch welchen wir zu einer vernünftigen Erklärung von vielem, was bis jetzt dunkel und unverständlich ist, kommen könnten. Aus dieser allerfrühesten Larvenhülle scheinen die anderen sich allmählich entwickelt zu haben; sie dürfen jedenfalls als weitere Differenzierungen davon aufgefaßt werden, und wir werden eben jetzt uns danach umsehen müssen, wie wir den ersten Ursprung des Trophoblastes uns zu erklären haben, und wie wir uns in Bezug hierauf zu einer Hypothese verhelfen können, welche des weiteren Durchforschens wert ist. Wäre dem so, dann würde die Phylogenie der anderen Foetalhüllen a fortiori zu gleicher Zeit erklärt sein.

Wir haben nun, wie ich glaube, hier anzunehmen, daß die Vorfahren jener Wirbeltiere, in welchen wir einen deutlichen Trophoblast oder Reste davon nachweisen können, bereits im Besitze einer Larvenhülle gewesen sind in den vorhergehenden phylogenetischen Stadien, um in den Besitz einer solchen Arbeitshypothese zu gelangen.

Sowohl Sauropsida wie Mammalia stammen omnium consensu von sehr primitiven Protetrapoden her, welche ungefähr in der Carbonperiode oder noch früher lebten und welche ihrerseits im Wasser lebende und fischähnliche Vorfahren hatten. Diese ersten uns bekannten Fische stammen von wurmartigen Vorfahren von coelenteratenartiger Herkunft. In einer bestimmten Periode müssen gewisse Coelenteraten-Stammformen eine

Neigung gezeigt haben, ihre radiale in eine bilaterale Symmetrie unzutauschen und das Coelom von dem Enteron zu trennen, wie schon bei früheren Gelegenheiten von Sedgwick ('84) und mir ('05) hervorgehoben wurde.

Der Phantasie wird keine Gewalt angetan, wenn man annimmt, daß sich in dieser Abstammungsreihe nahe verwandte Formen entwickelt haben, einige mit, andere ohne larvale Hülle, und daß letztere zeitlich die Zellelemente, welche den Embryo selbst aufzubauen hatten, einhüllte. In dieser Weise wurde die Trennung vorbereitet, welche bei ihren späteren Vertebraten-nachkommen solche mit und andere ohne Trophoblast unterscheidbar macht. Wir finden Beispiele hiervon bei den Nemertinen. Bei einigen von diesen entwickelt sich das Ei nach der Furchung gleich zu dem jungen Wurme, bei anderen, welche (was den typischen Nemertinencharakter betrifft) sehr nahe mit ersteren verwandt sind, ist das Resultat der Furchung eine Anordnung des embryonalen Materials in a) die erste Anlage des Embryos selbst und b) eine vergängliche Hülle, welche entweder der embryonalen Anlage nahe liegt (Desor's Larve) oder weiter von ihr entfernt ist (*Pilidium*-Larve).

Und obgleich ich keineswegs behaupten möchte, daß wir unter den Nemertinen oder Gephyreen die Stammformen der Vertebraten zu suchen hätten (ebensowenig wie unter den uns bekannten Anneliden), so ist es doch eine instruktive Tatsache, daß unter verschiedenen Klassen der Würmer (Gephyreen müssen hier ebenfalls genannt werden, Fig. 57) die oben genannte larvale Hülle bei einigen Arten angetroffen wird, bei anderen dagegen fehlt. Eine ebensolche Eigentümlichkeit mag sich in die Abstammungslinie der Chordata fortgesetzt haben.

Wenn wir nun bei unseren weiteren Betrachtungen über

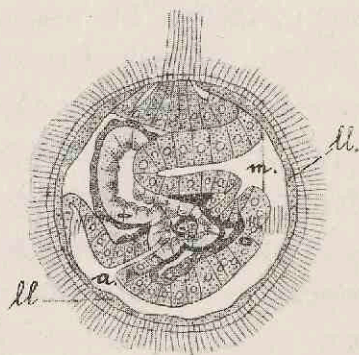


Fig. 57. Längsschnitt einer Larve von *Sipunculus nudus* mit ihrer äußeren larvalen Hülle ll, welche später abgeworfen wird. m Mund, a Anus. (Nach Hatschek '84.)

die Protetrapoden und ihre lebenden Nachkommen von einem oviparen wasserlebenden Tiere ausgehen, dessen früheste Entwicklungsstadien eine larvale Hülle besitzen, so wird es verständlich, daß, sobald sich ein solches Tier zum Leben auf trockenem Lande adaptiert hatte, ihm zweifellos gewisse Vorteile daraus entspringen würden, daß es zur gleichen Zeit vivipar würde. Seine Anpassung würde ohne Zweifel um so vollkommener sein, wenn es für seine Fortpflanzung unabhängig vom wässerigen Medium wäre. Es könnte nun die larvale Hülle sofort zur Befestigung solches viviparen Zustandes beitragen, sobald ihr durch die Umänderung ihrer beschirmenden und lokomotorischen Bedeutung nebenbei eine adhäsive zukam. Dies würde seinerseits wieder leichter sein, wenn die larvale Hülle an Oberfläche zunehmend sich zu einer sphärischen Blase entwickelte und frühzeitig die weitere Entwicklung der Mutterzellen des Embryos, dessen larvale Hülle ursprünglich (wie es auch im *Pilidium* der Fall ist) ein protektives und lokomotorisches Organ war, voraussetzte. Daneben würde diese Blasenform dazu beitragen, das sich entwickelnde Ei längere Zeit in den mütterlichen Genitalgängen zurückzuhalten. Und zur gleichen Zeit würde die Möglichkeit entstehen, daß durch die Wand dieser vergrößerten Keimblase nicht nur Flüssigkeit zur Vermehrung der Oberflächenspannung, sondern auch Nahrungsbestandteile zur Förderung des Wachstums der innenliegenden zweischichtigen Embryonalanlage eingeführt werden konnte.

Alle diese Umstände, welche den Übergang der Art zu einer atmosphärischen Umgebung begleiten würden, würden zur gleichen Zeit zweifelloso Vorteile zur Beschützung und zur Ernährung des Embryos darbieten, wie dies auch bereits sporadisch bei gewissen Fischen (*Mustelus*, *Zources* u. a.) vorkommt. Daneben könnte aber noch ein anderer Vorteil entstehen, nämlich die Möglichkeit, daß diese larvale und temporäre Schicht vaskularisiert würde und somit ein noch tüchtiger Ernährungsapparat auf Kosten des mütterlichen Blutgefäßsystems erreicht würde.

Und dies ist es, was wir jetzt tatsächlich bei den Säugtieren beobachten; von den Didelphiern an aufwärts, indem entweder die omphaloiden oder die Umbilikalarterien oder beide diesem Ziele obliegen.

Dies ist nun meine Vorstellung von den phylogenetischen Phasen, welche der Trophoblast durchlebt hat. Man kann weder sagen, daß diese Phasen zahlreich oder verwickelt seien, noch auch daß diese Vorstellung künstlich oder gezwungen wäre. Und dies um so weniger, weil wir wie oben gesagt, bei allen mono- und didelphen Säugtieren, welche bis heute darauf untersucht sind, einer larvalen Hülle, dem Trophoblast, begegnen, welcher die Bildungszellen des Embryos einhüllt. Ohne Ausnahme erleidet der Trophoblast die hier beschriebene Reihe von Änderungen und physiologischen Umbildungen; sie wird nämlich zuerst blasig, weiter macht sie eine Auswahl aus bestimmten Nahrungsbestandteilen, schließlich wird sie vaskularisiert und zeigt dabei starke lokale Adhäsion an das mütterliche Gewebe, mit welchem sie schließlich verwächst.

B. Ornithodelphe Säugtiere und Sauropsida.

Das gefurchte Ei von *Ornithorhynchus* und *Echidna*, den beiden lebenden Vertretern der Ornithodelphia, zeigt sich im Vergleich mit den anderen Säugtieren von sehr abweichendem Bau. Das Ei des *Ornithorhynchus* furcht sich nicht nach dem holoblastischen, sondern nach dem meroblastischen Typus und bietet viele Vergleichungspunkte mit demjenigen der Reptilia und der Vögel dar. Unsere Kenntnis ist aber noch sehr gering und beschränkt sich auf das, was uns die Mitteilungen von Caldwell ('87), Semon ('94) und Wilson und Hill ('03, '07) gelehrt haben. Das Ei ist eingeschlossen in einer lederartigen Schale. Es wird kein oder fast kein Albumen angetroffen; dies macht die Untersuchungen der jüngsten Stadien um so beschwerlicher.

Das Bildungsplasma, am oberen Dotterpol zusammengehäuft, teilt sich in eine Anzahl Furchungszellen (Fig. 58) und in

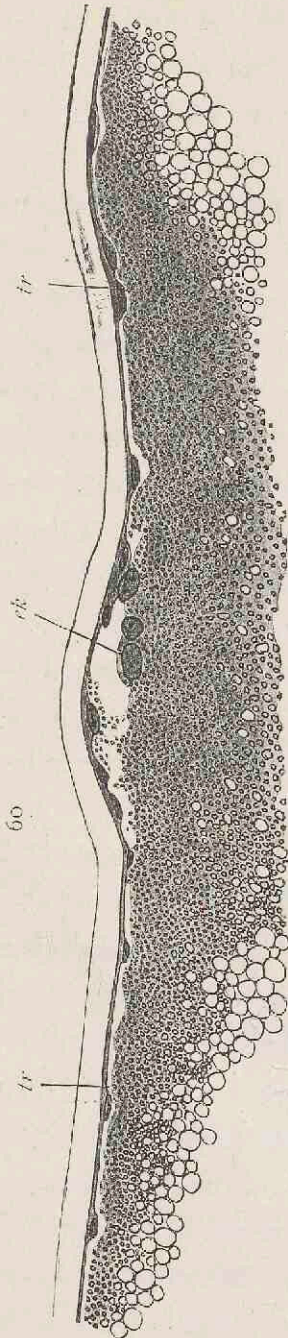


Fig. 60. Querschnitt eines späteren Stadiums von *Ornithorhynchus*. Der in Fig. 59 eingeleitete Gegensatz tritt noch stärker hervor: der Trophoblast *tr* ist bereits weit über den Dotter ausgedehnt; der Embryonalknoten (*ek*) liegt z. T. in den Dotter eingebettet (nach Wilson und Hill '07).

einem sehr jungen Stadium hat die äußere Schicht, welche schon in einem noch früheren Stadium (Fig. 59) als solche erkennbar ist, sich als eine abgeplattete Membran mit flachen Kernen über den Dotter ausgebreitet (Fig. 60 u. 61). Am oberen Pol, an derjenigen Stelle, wo der

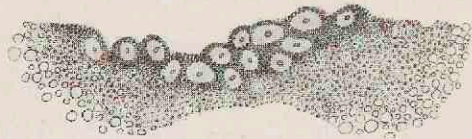


Fig. 58. Frühestes Furchungsstadium von *Ornithorhynchus* (nach Wilson und Hill '07).

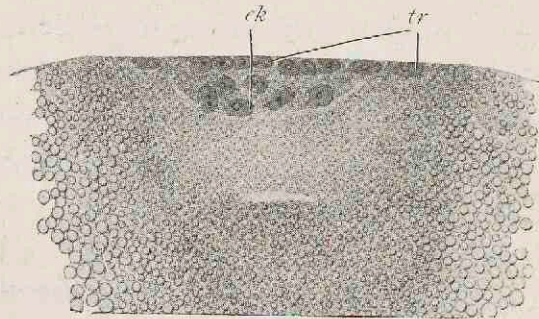


Fig. 59. Querschnitt eines Furchungsstadiums von *Ornithorhynchus*. Der Unterschied zwischen Trophoblastzellen (*tr*) und Mutterzellen des Embryonalknotens (*ek*) fängt an hervorzutreten (nach Semon '94).

Embryo sich bilden wird, bedeckt diese Schicht (*tr*) die Reste der Furchungszellen, welche noch nicht in regelmäßigen Schichten geordnet sind. Ich meine, daß wir berechtigt sind, dieses Stadium in der Ornithodelphierentwicklung mit dem-

jenigen der höheren Säugetiere zu vergleichen, in welchem der noch undifferenzierte Embryonalknoten von Trophoblast, welcher sich zu einer Blase ausgedehnt hat, bedeckt ist. Obgleich diese hier gegebene Vorstellung

sich von derjenigen Semons unterscheidet, hege ich das Vertrauen, daß weitere und gründliche Untersuchungen über die Monotremenentwicklung diese Hypothese bestätigen werden; sowohl wie die hinzukommende Hypothese, welche nicht auf Beobachtungen gegründet ist, daß nämlich die Stellen *ek* in Fig. 59, 60 u. 61 sich nach einiger Zeit in embryonales Ektoderm und Entoderm ordnen werden, wobei die Zellen des letzteren

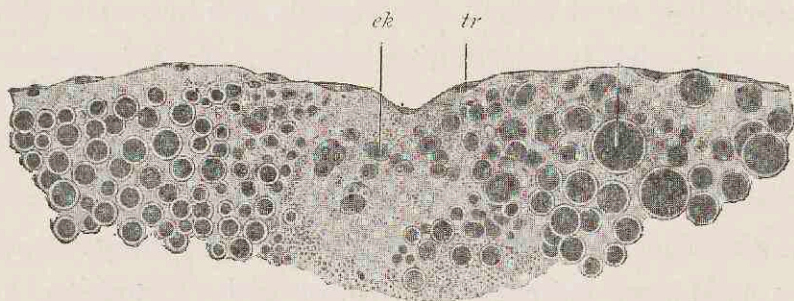


Fig. 61. Ein ähnliches noch etwas weiter vorgeschrittenes Stadium von *Echidna* (nach Semon '94).

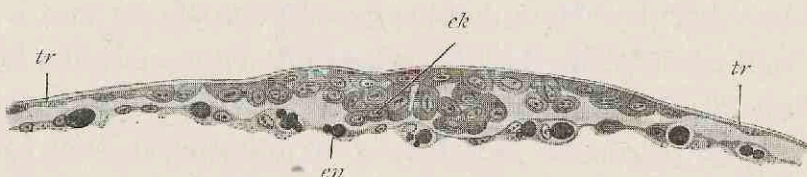


Fig. 62. Ein noch weiteres Stadium von *Ornithorhynchus*, worin Ekto- und Entoderm (*ek* und *en*) durch Delamination von einander differenziert sind und wobei der Ektoderm an die Oberfläche gekommen ist. *tr* Trophoblast (nach Wilson und Hill '07).

sich radiär unter der Trophoblastschicht ausbreiten, wie es Fig. 62 andeutet. Es ist sehr zu bedauern, daß der Embryonschild zu Semons Fig. 39 nicht mehr vorhanden ist, weil er ohne Zweifel die hier diskutierten Punkte zur Lösung hätte bringen können.¹⁾

Der Unterschied zwischen Ornithodelphia einerseits und Mono- und Didelphia andererseits würde sich — falls die hier

¹⁾ Als dieser Paragraph niedergeschrieben wurde, waren die letzten ausgedehnten Untersuchungen Wilsons und Hills ('07) mir noch nicht bekannt. Ihre an dieser Stelle in Fig. 58, 60 u. 62 reproduzierten Abbildungen stimmen vollkommen mit der hypothetischen Deutung überein, welche ich gegeben hatte, bevor diese neuen Tatsachen in die Öffentlichkeit gebracht wurden.

gegebene Auffassung bestätigt wird — auf die Tatsache stützen, daß die Trophoblastblase der ersteren neben einem Embryonal-knoten noch eine bedeutende Quantität Nahrungsdotter einschließt, dessen Entwicklung mit dem Übergang in der Vorfahrenreihe von Viviparität in Oviparität parallel gegangen ist.

Auch bei den Sauropsiden müssen ähnliche Erscheinungen aufgetreten sein, deren Spuren nachzuforschen jedoch noch beschwerlicher ist, als bei den Ornithodelphia. Die Trophoblastblase, welche bei den Ornithodelphia noch vergleichungsweise deutlich unterscheidbar, obgleich unvollkommen bekannt ist, ist bei vielen Sauropsida und Vögeln mit großer Schwierigkeit vom embryonalen Schild zu unterscheiden, und zwar weil der an einer bestimmten Stelle auftretende Öffnungsprozeß der Trophoblastblase, welcher das embryonale Ektoderm an die Oberfläche treten läßt, hier sehr undeutlich geworden ist. Es wurde nachgewiesen, wie vollkommen deutlich diese Trophoblastblase bei den Monodelphia und Didelphia ist und wie bei den Ornithodelphia an ihrer Anwesenheit nicht gezweifelt werden kann (s. Fig. 60, 61). Und doch trägt diese letztere Gruppe dazu bei, die Tatsache zu erklären, daß sie bei den Sauropsida (Fig. 113—119) undeutlich ist und deshalb nicht erkannt wurde. Eine äußere Trophoblastschicht ist von Mehnert beschrieben ('94, p. 214), welcher Autor vollkommen ihre Identität mit der bei den Säugetieren von mir als Trophoblast beschriebenen Schicht erkannte, welcher aber Verwirrung schaffte, als er dessen ungeachtet den neuen Namen Teloderm¹⁾ (Grenzblatt) aufstellte, eine um so größere Verwirrung, als er heterogene Zellschichten mit einander verglich, wie ich weiter noch angeben werde.

¹⁾ Der Grund, den er angibt für die Einführung eines neuen Namens und für den Nichtgebrauch des Namens Trophoblast, ist dieser, „daß es nicht bewiesen ist, daß diese Zellen in erster Linie den Ernährungsprozeß des Embryos fördern.“ Bezüglich dieser Punkte ist er in vollem Widerspruch zu Schauinsland ('03, p. 33), der es als sehr wahrscheinlich betrachtet, daß jene Zellen bei Reptilien eine ernährende Bedeutung haben. Bei Säugetieren, wo die Schicht so sehr viel bedeutender ist, wurde ihre phagocytische Rolle bewiesen; aber sogar, wenn dies noch nicht der Fall wäre, wurde damit Mehnerts Versuch, die wissenschaftliche Nomenklatur mit einem überflüssigen Synonym zu belasten, noch nicht gerechtfertigt.

Mehnert beschreibt ausführlich, wie beim Embryo von *Emys lutaria* die äußere Keimschicht verdoppelt wird und zwei Schichten produziert, welche total von einander abweichen, von denen die tiefere Schicht das Material zu dem endgültigen Epithel der Schildkröte liefert und das primitive Epiderm repräsentiert, während die äußere Schicht von abgeplatteten Zellen, der Trophoblast (Teloderm Mehnerts), als supracitheliale Schicht betrachtet werden sollte. Nach Mehnert kann der Trophoblast sehr leicht von dem Epiderm getrennt werden (l. c. p. 213, Taf. IX, Fig. 8).

Das Wachstum des Trophoblastes soll von demjenigen der tieferen epithelialen Schicht unabhängig sein. Mit auf Grund der Mitsukuri'schen Abbildungen ('93) behauptet Mehnert die Anwesenheit eines Trophoblastes bei *Clemmys japonica* und *Trionyx japonica*, *Lacerta muralis*, *Tropidonotus* und in Bezug auf die Vögel: bei der Ente, dem Huhn, *Larus*, *Sterna*, *Podiceps*, *Buteo*, *Aegialitis*, *Hirundo*, *Luscinia* u. a. festgestellt zu haben. Ich muß aber anfangen, die Mehrzahl dieser Fälle in Abrede zu stellen. Ich bin überzeugt, daß in gewissen der beobachteten Fälle Mehnert und Mitsukuri tatsächlich den rudimentären Plasmoditrophoblast der Reptilia gesehen haben, daß aber in anderen Fällen der erstgenannte Autor sich geirrt hat und dasjenige, was tatsächlich eine oberflächliche Schicht (weit entfernt vergleichbar mit einer epitrichialen Schicht der Säugetiere) späterer embryonaler Phasen ist, mit Trophoblastelementen verwechselt hat. Ich habe diese Verläugnung vor mehr als zehn Jahren ('95 p. 27 Anmerkung) publiziert, ich kann sie hier nur wiederholen. Ein tatsächlicher, zweischichtiger Reptilientrophoblast kann, wie ich meine, deutlich erkannt werden in Mitsukuris Fig. 59 ('90) von *Clemmys*, wo wir eine gesonderte Zellschicht von abgeplatteten Elementen finden, welche die Amnionfalten an der Außenseite begleitet. Die äußere Schicht ist nicht auf die innere Oberfläche der Amnionfalte fortgesetzt, wie Mehnert es in dem Fall von *Emys lutaria* angibt. Ebenfalls in seinen gefärbten Figuren (l. c. 30a—37a)

scheint Mitsukuri durch die verschiedene Schattierung der roten Farbe anzugeben, daß er nicht (wie es Mehnert tut) eine Kontinuität zwischen der äußeren Trophoblastschicht und der inneren Bekleidung des Amnions gesehen hat.

Falls wir die Mehnert'sche Auffassung annehmen wollten — wozu ich vielleicht in 1895 mehr hinneigte, als damals be-
rechtigt war — so hätten wir nicht nur die innere Schicht des Amnions als Trophoblast zu betrachten, sondern ebenfalls die Deckschicht, welche er bei der Ente beschreibt, welche Deckschicht ein ununterbrochenes epitheliales Stratum, sowohl über dem Rücken als über der ventralen Oberfläche des Embryos bildet; und eine Vergleichung mit demjenigen, was wir oben für die Säugetiere beschrieben haben, sollte uns davor hüten, diese Ansicht als die wirkliche Deutung anzunehmen.¹⁾

Ein zweiter Autor, dessen Untersuchungen ein Reptilienplasmotrophoblast zu Tage gebracht haben, ist Schauinsland (03). In seinen Abbildungen eines jungen *Chamaeleo*- (76) und *Sphenodon*-Embryos (Fig. 64, 65), welche in Hertwigs Handb. I, 2, p. 20, reproduziert sind, beobachten wir, daß die emporwachsenden Falten des Ektoderms, welche die ersten Andeutungen einer gesonderten Existenz des Amnions und der Serosa sind, an ihrer Außenseite von einer an Dicke wechselnden Schicht bedeckt sind. Die Anwesenheit dieser Schicht gibt, wie ich meine, eine Andeutung von einem ähnlichen Prozeß bei Reptilien als wie bei den Säugetieren beobachteten, d. h. eine Differenzierung der außerhalb des Embryonschildes gelagerten Gebietes (in solcher Weise begegnen wir dem Trophoblast, nachdem das embry-

¹⁾ Man sollte bedenken, daß die hier besprochenen Phänomene noch erst teilweise bekannt sind. Wenn wir die sehr verschiedenen oben erwähnten Weisen betrachten, in welchen der Säugetiertrophoblast über dem embryonalen Schild verschwindet, so dürfen wir ebenfalls Variationen bei den Sauropsida erwarten. Setzen wir voraus, daß eine Einrichtung wie beim Kaninchen (Fig. 18) und andern Nagern, wo die Rauber'sche Deckschicht während längerer Zeit wahrnehmbar bleibt, noch länger fort dauerte, so könnten wir einen Zustand erreichen, wie er von Mehnert bei *Emys* und anderen Arten beschrieben ist. Ich würde dies nicht erwähnen, wenn es nicht erwünscht wäre, von Anfang an das Auge geöffnet zu haben für alle verschiedenen Möglichkeiten, welche zur Erleichterung dieser schwierigen Punkte beizutragen vermögen.

onale Ektoderm in diesen interpoliert ist) in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht (Plasmodi- und Cytotrophoblast v. Benedens und Hubrechts). Und diese Differenzierung weckt den Verdacht — welcher weiterhin bestätigt wird durch den scharfen Unterschied zwischen äußerer und innerer Schicht am freien Rande der Amnionfalte (Fig. 64 u. 65) —

Fig. 63. Oberflächenansicht der Amnionfalte bei *Chamaeleo*.

Fig. 64. Dasselbe im Querschnitt mit Wucherung des vorderen Entoderms (Protochordalplatte *pp*). *tr* Trophoblast, worin zwei Schichten unterscheidbar sind.

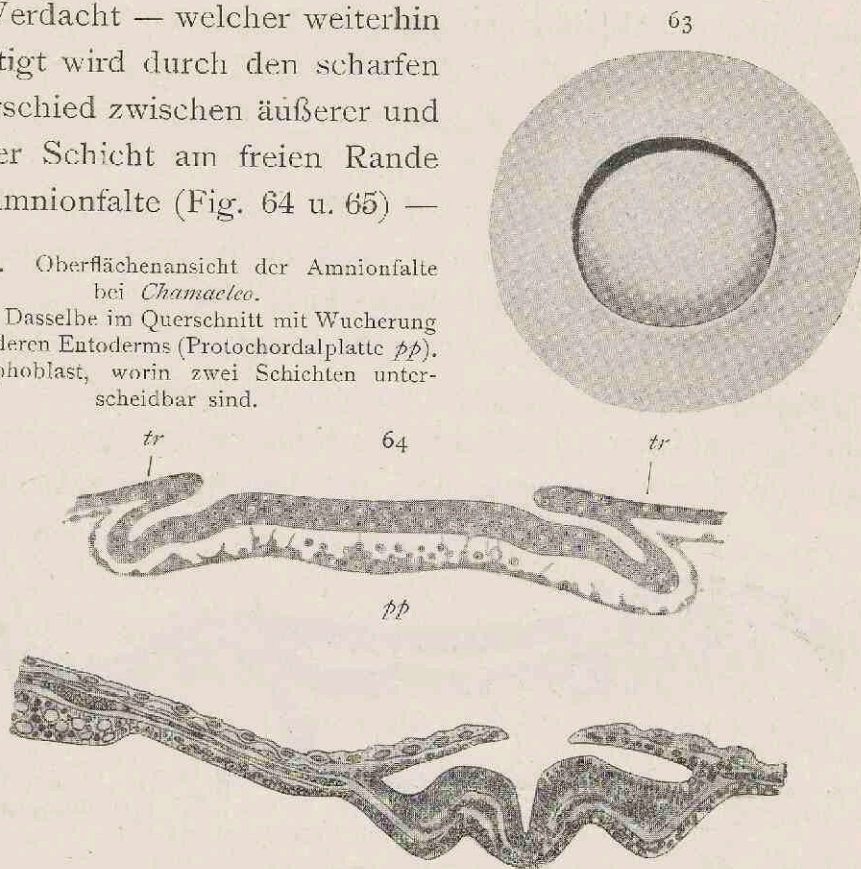


Fig. 65. Querschnitt eines *Sphenodon*-Embryos mit nahezu geschlossenem Amnion. Der Trophoblast ist zweischichtig (Fig. 63—65 nach Schauinsland '03).

daß bei den Reptilia ein ähnlicher Fall wie bei den Fledermäusen und beim Igel vorliegt, wo die äußere Oberfläche der Amnionfalte von trophoblastischer Natur ist, während die innere aus einem Emporwachsen des ektodermalen Schildes hervorgeht (s. auch p. 109 und Duval '99 Fig. 96, 102 117, 132). Der Trophoblast von *Sphenodon* (Fig. 65) und *Chamaeleo* würde also mehr als eine Zelle tief sein, sogar bevor das somatische Mesoderm einen Diplotrophoblast aus ihm gemacht hat. Der Trophoblast trägt nicht zur inneren Bekleidung des Amnionhohlraumes bei. Hier spielt nur das embryonale Ektoderm eine Rolle (s. p. 110). In dieser wichtigen Frage steht Schauinsland, obgleich er

selbst die Wichtigkeit des Problems (welches ihm nicht klar vor Augen stand) nicht anrührt, auf der Seite Mitsukuris, nicht auf der Seite Mehnerts. Beim *Chamaeleo*, von welchem Schauinsland gute Abbildungen gibt ('03, Taf. XXVI, Fig. 184—186), die in sehr gleichgültiger Weise von Hertwig reproduziert worden sind (I, 2, p. 194), sieht man dasselbe Phänomen mit gleich großer Deutlichkeit (Fig. 64). Nachdem das Amnion sich in der sehr primitiven, für *Chamaeleo* charakteristischen Weise geschlossen hat (Fig. 63), besteht die „Membrana serosa“ aus einer doppelten Trophoblastschicht (Fig. 64).

Die oben angeführte Tatsache zwingt uns zur Schlußfolgerung, daß bevor die Amnionbildung bei *Chamaeleo* und *Sphenodon* anfängt, auf der Oberfläche der Keimscheibe eine zirkuläre zentrale Region — vergleichbar mit dem Ektodermalschild der

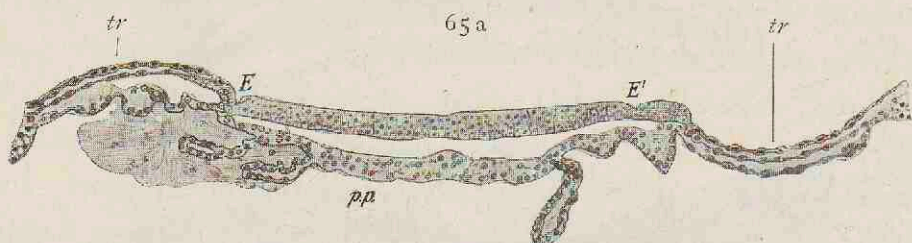


Fig. 65a. Anderer Querschnitt von *Sphenodon* um die Differenzierung des zweischichtigen Trophoblastes *tr* dem ektodermalen Schilde *EE'* gegenüber anzudeuten. *pp* Protochordalplatte (nach Schauinsland '03).

Säugetiere — von einem peripheren Trophoblastgebiete abgegrenzt wird. Diese Abgrenzung ist deutlich nachgewiesen in einer andern der Schauinsland'schen Abbildungen ('03, Taf. 46, Fig. 117) für *Sphenodon*, welche nicht von Hertwig, aber an dieser Stelle reproduziert wurde (Fig. 65a).

Im Texte Schauinslands ('03, p. 142) wird dies mit den folgenden Worten angedeutet: „Wie schon mehrfach betont, gehen sie (die Trophoblastzellen) nicht auf den eigentlichen Embryo hinauf, und dadurch kann man scharf den extraembryonalen von dem embryonalen Teil des ektodermalen Blastoderms unterscheiden.“

Wenn wir uns jetzt auf die hier erwähnten Fälle beschränken, eine Schildkröte (Mitsukuri), *Sphenodon* und *Cha-*

maeleo (Schauinsland) und mit Absicht die sämtlichen Tiere Mehnerts außer Betracht lassen, so haben wir drei Sauropsida, bei welchen klare Andeutungen nachweisbar sind, daß der Säugetiertrophoblast schließlich auch bei den Sauropsida angetroffen wird. Abgesehen von diesen Andeutungen gibt es aber eine große Wahrscheinlichkeit a priori, daß Ansichten, welche für die embryonalen Hüllen der Säugetiere gelten, ebenfalls gültig für die Sauropsida sind, welche — gerade dieser Hüllen wegen — immer in innigerem Zusammenhang mit den Säugetieren als mit den niedrigen Vertebraten gestanden haben. Auch sollten wir nicht die Tatsache übersehen, daß die Vergleichung der Elasmobranchierontogenie mit derjenigen der Sauropsida immer diesen sehr einschneidenden Unterschied gezeigt hat, daß von einer Membrana serosa oder von einem Amnion bei der ersteren nie die Rede war, so daß eine Vergleichung des Prozesses der allmählichen Dotterumschließung durch radiale Ausbreitung des Embryonschildes von Anfang an Verdacht geweckt hat, während die ganze seröse Hülle und das Amnion als tatsächlich larvale Schichten bei Vögeln, Reptilien und Säugetieren bei der Geburt abgeworfen werden.

Und jetzt, wo die Deutung der Tatsachen bei Säugetieren relativ leicht geworden ist (s. auch Kapitel III), sollen wir nicht zögern, die Sauropsidenentwicklung in denselben Gedankengang einzureihen.

Eine Vergleichung meiner eigenen Abbildungen von jungen *Erinaceus* ('89) und derjenigen von v. Beneden ('99) von jungen *Vespertilio*-Keimblasen mit den oben-erwähnten Figuren Schauinslands und Mitsukuris überzeugen uns von der Möglichkeit, die doppelte Schicht außerhalb des formativen Ektoderms z. B. von *Sphenodon* als eine Verdoppelung des Trophoblastes zu betrachten. Die zwei obengenannten Säugetiergenera, wie ebenfalls *Sorex* und andere, zeigen eine Verdoppelung und sogar eine bedeutende Verdickung des Trophoblastes gleich außerhalb des embryonalen Ektoderms. Es würde also keine gezwungene Annahme sein, zu behaupten, daß bei Reptilien und Vögeln — bei welchen Tieren, wie wir gesehen haben, Schauinsland eine scharfe Demarkationslinie zwischen dem Trophoblast und dem embryonalen Schild annimmt (l. c. p. 142) — beide Schichten außerhalb dieser Demarkationslinie Trophoblastzellen sind, getrennt in eine äußere abgeplattete und eine innere zylindrische Schicht. Sogar von diesem Unterschiede in der Form bieten die Säugetiere das Gegenstück, wie wir an der linken Seite der Fig. 6 und 38 von den jüngsten Fleder-

mäusen v. Benedens ('99) und ebenfalls in den hier reproduzierten Fig. 25—27 vom Igel sehen. Überdies werden wir in Kapitel V lernen, daß der Trophoblast sich öfters in zwei Schichten differenziert, welche als Cytotrophoblast und Plasmoditrophoblast bekannt sind. So würde die hier verteidigte Auffassung uns zur Schlussfolgerung zwingen, daß bei Vögeln und Reptilien ein zirkulärer Bezirk von embryonalen Zellen nicht sichtbar, sondern potentiell von einer peripheren Region von Trophoblastzellen getrennt war, in derselben Weise, wie wir dies für *Tupaja*, *Tarsius* u. a. festgestellt haben, bei welchen letzteren, nachdem der Embryonschild an die Oberfläche getreten ist, es nicht länger möglich ist, die Demarkationslinie zwischen Trophoblast und embryonalen Ektodermzellen zu unterscheiden, obgleich wir ihre aktuelle Existenz in den aufeinanderfolgenden ontogenetischen Stadien beobachtet haben. Bei den meisten Sauropsida würde die Ontogenie diesen Unterschied nicht mehr klar zu Tage bringen; die gegenseitige Beziehung würde aber dieselbe sein und ausnahmsweise günstige Fälle wie die hier erwähnten und abgebildeten (*Clemmys*, *Sphenodon*, *Chamaeleo*) würden um so willkommener Bestätigung bieten.

In physiologischer Hinsicht hat sich ergeben, daß die oberflächliche Schicht der Serosa zweifellos gewisse Eigenschaften hat, welche wir ebenfalls bei dem wuchernden Säugetiertrophoblast antreffen. So findet man z. B. eine deutlich markierte Wucherung in der äußeren Schicht bei *Seps*, einem viviparen Reptil, bei welchem Studiati, Giacomini ('91) u. a. sowohl einen allantoiden als einen omphaloiden Kontakt (Plazentation) zwischen der Serosa und den mütterlichen Geweben beschrieben haben.

In ähnlicher Weise gibt die Aktivität der Serosa des Huhns in dem Gebiete, wo Duval das „Organe placentaire“ beschrieben hat, zu denselben Betrachtungen Anlaß. Es müssen aber noch mehr ausgedehnte Untersuchungen ad hoc vorgenommen werden, bevor die isolierten Fälle der obengenannten Reptilien genügende Stütze erlangen, damit sie als Ausgangspunkt dienen zur Gründung einer Theorie über die Modifikation des Sauropsidentrophoblastes (gleichzeitig mit der Bildung der Eischale usw. einsetzend).¹⁾

Über den Anteil, welchen der Trophoblast bei der Bildung des Amnions hat, werden wir in einem anderen Kapitel reden. Weiter würde es interessant sein, zu wissen, ob die Ontogenie einige Andeutung gibt zur Lösung der Frage, ob der Trophoblast bei den viviparen Vorfahren der Reptilia in einer gleich frühen Periode von den überbleibenden Furchungszellen differenziert wurde, wie dieses bei den Säugetieren²⁾ der Fall ist, oder ob die Differenzierung erst später stattfand; wie wir es bei denjenigen

¹⁾ Vor kurzem hat Eternod einen Artikel publiziert „La gastrule dans la série animale in Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 1906, 5^{ème} Série, vol. 42, in welchem er in der Textfigur 16 und Fig. 26, Taf. XIII Teile, welche nach unseren obigen Betrachtungen keineswegs homolog sind, mit einander in Übereinstimmung zu bringen versucht. Die Ansichten Eternods sind schon mit Erfolg von Schlater bestritten (Anat. Anz. Bd. 31, p. 31). Der letzte Autor selbst aber macht einen Fehlschluß, wenn er sagt, daß „die Epiblastschicht der Sauropsidenkeimblase der über die Grenzen der Keimschicht hinausgewachsene embryonale Epiblast ist“. Die sekundären, degenerativen Stadien des Trophoblastes sind hier absolut falsch verstanden.

²⁾ Die obenerwähnten Untersuchungen Wilsons und Hills (p. 12 und 20) scheinen darzustellen, daß wir bei den Ornithodelphia noch ein wichtiges intermediäres Stadium haben, in welchem es tatsächlich möglich ist, ungeachtet der Dotteranhäufung den Trophoblast von den Mutterzellen des embryonalen Knotens zu unterscheiden. Die Fig. 33 und 34 Semons ('94) lassen eine ähnliche Deutung zu.

Amphibien und Fischen vorfinden, wo ebenfalls Spuren einer äußeren larvalen Hülle angetroffen werden, wie wir im letzten Paragraph eines weiteren Kapitels ausführlich besprechen werden.

C. Ichthyopsida.

Im Paragraph A. und B. dieses Kapitels haben wir nachzuweisen versucht, daß neben dem Ektoderm und Entoderm, welche durch Delamination das Gastrulastadium der Säugetiere herstellen, noch eine andere, sehr frühzeitig auftretende Zellschicht, welcher der Name Trophoblast gegeben wurde, besteht.

Diese Schicht, phylogenetisch zum Ektoderm gehörend, wurde als eine Differenzierung derselben Art betrachtet als die äußere larvale Schicht, welche bei bestimmten Nemertinen, Gephyreen und anderen Würmern öfters als zeitliche Hülle dient, welche, sobald das Tier ein gewisses Entwicklungsstadium erreicht hat, abgeworfen wird.

In einem späteren Kapitel werden wir erwägen, ob die verschiedenen fötalen Hüllen der Amniota allantoidca nicht in genetischen Zusammenhang mit dieser Schicht gebracht werden können und ob wir berechtigt sind, die fötalen Hüllen der höheren Vertebrata auf diejenige der invertebraten Vorfahren, welche von einer ektodermalen Larvenhülle bekleidet waren, zurückzuführen.

Bei einer ersten Betrachtung würde es einem wahrscheinlich vorkommen, daß bei den Anamnia, Anallantoidea (d. h. bei den Ichthyopsida) Spuren dieser larvalen Zellschicht fehlen, und daß die Abwesenheit dieser Hülle die Tatsache, daß sich kein Amnion entwickelt, zu erklären vermöchte. Die Möglichkeit, daß die tiefgehenden Unterschiede zwischen, sagen wir Amphibia und Reptilia, nicht so groß sind wie die Trennung der Vertebrata in Amniota und Anamnia es uns vermuten läßt, sollte aber auch noch in Erwägung gezogen werden. In diesem Lichte möchte ich die Tatsache betrachten, daß bei manchen Amphibien gewisse ontogenetische Stadien die Gegenwart einer sogenannten Deckschicht der Larve erkennen lassen. Zur gleichen Zeit muß erwähnt werden, daß bei vielen anderen Gattungen keine Spur dieser Schicht angetroffen wird. Um so

merkwürdiger aber ist die Tatsache, daß nicht nur bei den Amphibia eine solche Deckschicht bisweilen zu Tage tritt, sondern daß sie ebenfalls bei der Entwicklung von gewissen Dipnoi und Ganoiden beobachtet wurde und noch konstanter und unzweideutiger bei allen Teleostiern, deren Entwicklung bis jetzt nachgeforscht wurde.

Setzen wir voraus, daß wir berechtigt sind, die Deckschicht der Amphibien und Teleostomi tatsächlich dem Säugetier- und Sauropsidentrophoblast homolog zu stellen — homolog wenigstens in dem Sinne, daß dasjenige, was wir als eine sehr aktive und wichtige Schicht während der Entwicklung der viviparen Säugetiere betrachten, bei Ichthyopsida nur eine zeitliche, wieder verschwindende Einrichtung ist — so müssen wir zur selben Zeit uns die Frage vorlegen: deutet diese Homologie vielleicht auf einen Irrtum hin, in welchen wir verfallen, wenn wir Milne Edwards' Unterscheidung der Vertebrata in Amniota und Anamnia annehmen? Und sollten wir uns nicht überlegen, ob — und in welcher Weise — dieser Irrtum am besten zu vermeiden wäre?

Jedenfalls zeigen die Elasmobranchier, die Cyclostomen und *Amphioxus* in ihrer ersten Entwicklung keine Spur einer Deckschicht und wie wir in einem späteren Kapitel sehen werden, keine Spur anderer Organe, welche für die anderen Vertebrata charakteristisch sind.

In diesem Kapitel habe ich auf diese Tatsachen aufmerksam machen müssen; in Kapitel IV, sowie auch in Kapitel VI sollen sie ausführlicher besprochen werden.

Kapitel II.

Weitere Entwicklung der zwei Keimschichten der Vertebrata bis zum Auftreten der Somiten.

I. Säugetiere (Mono- und Didelphia).

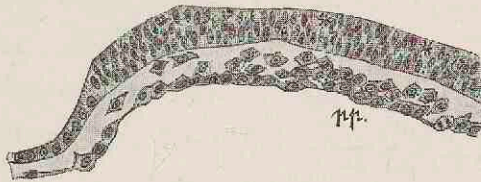
1. Entwicklungsprozesse im Entoderm.

Sehr hohe Autoritäten, wie Kölliker, Selenka, Ziegler, Keibel u. a. sprechen dem Entoderm jeden Anteil an der Bildung des zwischen den zwei primären Schichten gelagerten Gewebes bei den Säugetieren ab; sie meinen, daß das Material zur Mesoblastbildung ausschließlich aus dem Primitivstreifen hervorsproßt und wünschen sogar — jedenfalls einige von ihnen — das Gefäßsystem und das Blut von derselben Quelle herzuleiten.

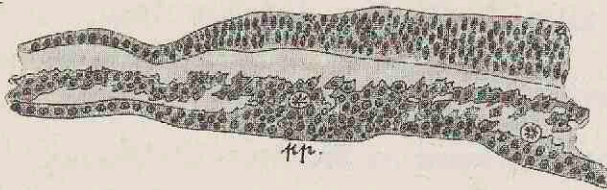
Die Mesenchymbildung, so scharf von O. Hertwig von der Mesoblastbildung unterschieden (siehe sein Lehrbuch 1906 p. 218), wird von vielen Autoren bei Säugetieren als von keinerlei Bedeutung geachtet, obwohl Bonnet in seinen Untersuchungen über die Entwicklung des Schafes ('82, '89) letzteren Gedankengang durch den Nachweis zu hemmen versucht, daß beim Schafe die Gefäßregion auf dem Dottersack ein direktes Derivat einer lokalen Entodermwucherung ist. In seinen späteren Publikationen über den Hund hat Bonnet aber bei diesem Säugetiere das Vorkommen eines ähnlichen Prozesses verneint, obgleich aus seinen Abbildungen ('01, Taf. XVIII, XIX, Fig. 6 u. v. a.) gewiß eine andere Schlußfolgerung gezogen werden dürfte (Fig. 66, 67). Bei *Sorex* und *Tupaja* (für

letzteren bis jetzt noch nicht veröffentlicht) ist dagegen die Genese vom Mesenchym aus dem Entoderm von mir selbst vollkommen bestätigt, und das Gebiet, in welchem die Teil-

66



67



nahme des Entoderms an der Bildung der Blutgefäße stattfindet, im Detail von mir abgebildet worden (90, Fig. 58, 61).

Fig. 66 u. 67. Zwei Schnitte durch das Vorderende zweier verschiedener Keimscheiben des Hundes (nach Bonnet '01). Die Protochordalplatte *pp* wuchert in beiden.

Von oben gesehen ist die Ansicht eine solche, daß es sich rechtfertigen läßt, den Namen „ringförmige Zone des mesoblastbildenden Entoderms“ zu verwenden bei *Sorex* und *Tupaja*.

Seit der Zeit ist über diese sehr schwere und doch sehr wichtige Frage der vergleichenden Embryologie ein Streit geführt.

Es drehen sich viele Probleme bezüglich der Auffassung der Keimblätter und der Bedeutung des Mesoblastes um diese Frage herum. Erst in letzterer Zeit hat Rückert, zusammen mit Mollier, eine bemerkenswerte Bearbeitung in Hertwigs Handbuch Teil I, p. 1244—1260 geliefert, in welcher er — von sorgfältigen Untersuchungen ausgehend — bedeutende Schlüsse bezüglich der Blutbildung aller Vertebrata bringt. Diese Arbeit führt dahin, daß ein Teil der theoretischen, von Rabl vertretenen Ansichten über Mesoblastbildung, wie sie von der Mehrzahl der Embryologen angenommen werden, verlassen werden müssen.

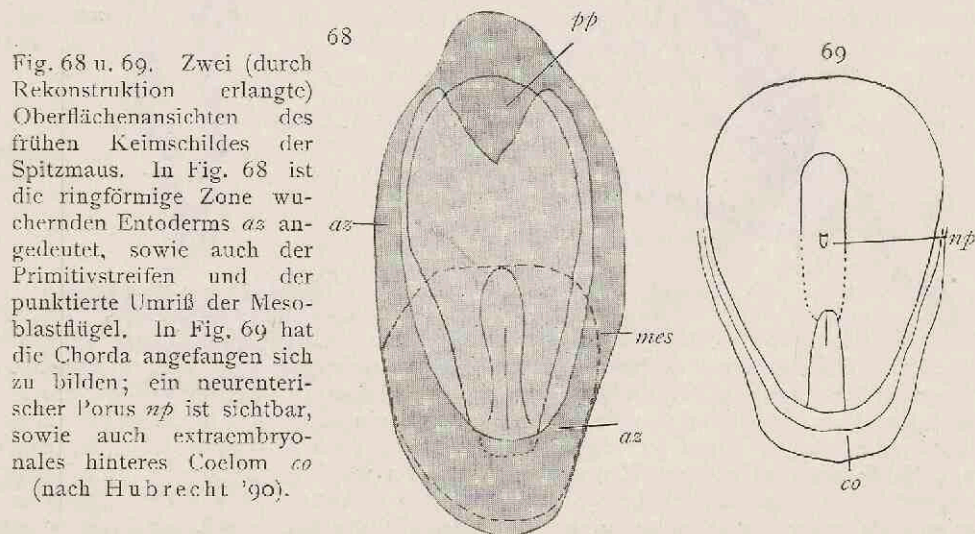
Ich brauche hier nicht eine ausführliche Auseinandersetzung dieses Streitpunktes zu geben, wo dieses jetzt in so sorgfältiger Weise in dem obengenannten Kapitel über „die

erste Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren“ in Hertwigs Handbuch vorliegt.

Ich habe die Absicht, jetzt zu einer vollständigen Beschreibung desjenigen überzugehen, welches schon bei verschiedenen Säugetieren beobachtet und beschrieben ist, und zwar anfangend mit dem Gebilde, das ich 1890 nannte:

a) Die protochordale Platte. Dieses Gebilde wurde anfangs von vielen Embryologen mehr oder weniger ignoriert; später hat man seine Bedeutung anerkannt, aber es damals mit einem anderen Namen belegt (Bonnet '01, E. P.); heute hoffe ich endgültig festzustellen, daß ich nicht nur berechtigt war, diese protochordale Platte als eine unabhängige vordere Mesoblastquelle bei Säugetieren zu betrachten, sondern daß wir von jetzt an ihre Anwesenheit unter verschiedenem Aspekt auch bei Sauropsiden und Ichthyopsiden annehmen müssen, wie ich später auseinandersetzen werde.

Für die Säugetiere haben wir in den vorigen Paragraphen beschrieben, wie im zweiseichtigen Stadium die Entodermzellen unter dem ektodermalen Schilde viel massiver sind als



diejenigen, welche die innere Oberfläche des Trophoblastes auskleiden. Diese letzteren Zellen sind mehr abgeplattet und stehen weiter auseinander, wie Fig. 12, 21, 26, 38 u. 46 angeben. Wenn die zweiseichtige Keimblase größer wird, beobachtet

man ein sehr deutliches weiteres Wachstum, zusammen mit Zellwucherung in demjenigen Teil des Entoderms, das unter dem späteren vorderen Teil des embryonalen Schildes liegt. Ich bilde dieses hier bei *Sorex* nach meinen eigenen Figuren ab (Fig. 54, 55), beim Schafe und Hund nach Bonnet (Fig. 66, 67) und ich füge neue Abbildungen hinzu, welche dasselbe Phänomen bei *Tarsius* (Fig. 71–74) und *Galeopithecus* (Fig. 46 u. 36) zeigen. Beim Schweine wurde dasselbe, obwohl nicht in diesem Lichte betrachtet, von Keibel ('93, Fig. 21 bis 23)¹⁾ abgebildet.

Bei *Sorex* war es besonders interessant, daß wir im Stande waren, die Unabhängigkeit dieser frühzeitigen Wucherung von irgend einer

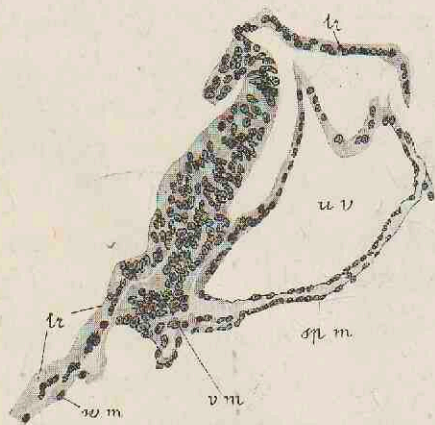


Fig. 70. Die relative Lagerung vom ventralen Mesoblast *vm*, Trophoblast *tr* (auf dem Wege um das embryonale Ektoderm unbedeckt zu lassen [cf. Fig. 16]) und Nabelblase (*uv*) in einer Phase von ungefähr demselben Alter wie die Fig. 72. *so.m* somatischer, *sp.m* splanchnischer Mesoblast (nach Hubrecht '02).

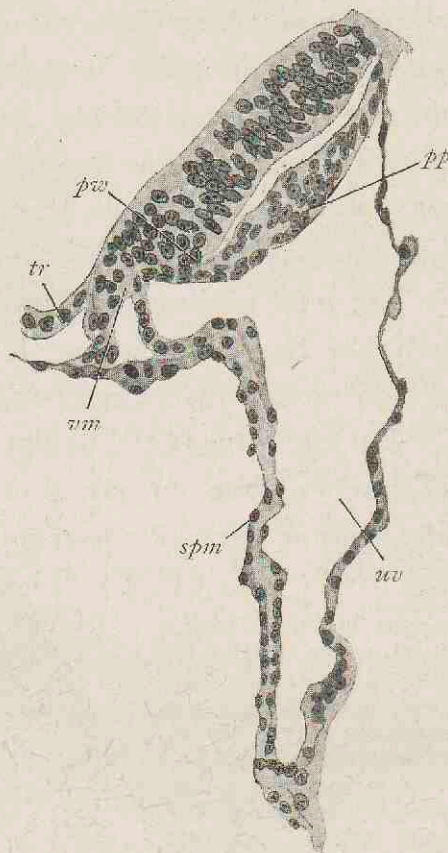


Fig. 71. Längsschnitt einer anderen *Tarsius*-Keimblase, worin die Protochordalplatte *pp* deutlich angelegt und der Protochordalknoten *pw* eben im ersten Entstehen ist, und zwar in einem etwas früheren Stadium wie Fig. 72. Der ventrale Mesoblast *vm* entspringt aus dem Ektoderm gleich hinter *pw*; der Trophoblast *tr* ist von beiden unabhängig.

¹⁾ Keibel deutet seine Figuren anders und erkannte in der obenerwähnten Publikation die protochordale Platte nicht als eine Mesoblastquelle, wie ich sie drei Jahre vorher gedeutet hatte. Und doch lassen die hier zitierten Abbildungen keinen Zweifel übrig über ihre Anwesenheit beim Schweine.

anderen Mesoblastquelle nachzuweisen, obgleich sehr bald nachher die ringförmige Zone des mesoblastbildenden Entoderms die früh auftretende protochordale Platte mit den Mesoblast produzierenden Regionen am hinteren Ende des Embryonal-



Fig. 72. Etwas späteres Stadium des *Tarsius*-Keimschildes, wobei sowohl eine deutliche ventrale Wucherung *pw* des Ektoderms wie die entodermale Wucherung *pp* aufgetreten sind. Der Protochordalknoten *pw* und die protochordale Platte *pp* verschmelzen aufs innigste (s. Fig. 49, 76, 77). Der ventrale Mesoblast *vm* entspringt aus dem Ektoderm gerade hinter dem Protochordalknoten *pw*. *tr* Trophoblast, *spm* splanchnischer Mesoblast, *uw* Nabelblase.

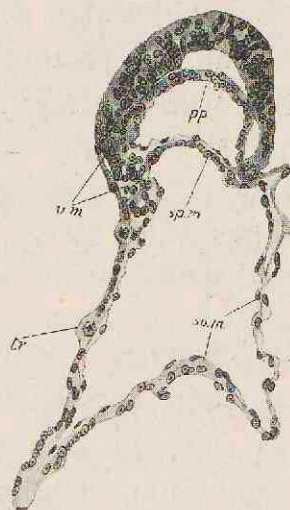


Fig. 73. Längsschnitt eines ungefähr gleichaltrigen Stadiums von *Tarsius*, wie Fig. 72. Die Anheftung der unteren Keimblasenwand gegen die Uterusschleimbaut reicht bis zur Stelle wo der Buchstabe *tr* hinweist: die placentare Trophoblastwucherung ist hier weggelassen (s. Fig. 86). Der ventrale Mesoblast *vm*, aus dem Ektoderm hervorgewuchert, umschließt bereits extracembryonales Coelom, dessen Wand z. T. als splanchnisches (*spm*), z. T. als somatisches Mesoblast (*so.m*) angedeutet wird. *pp* Protochordalplatte.

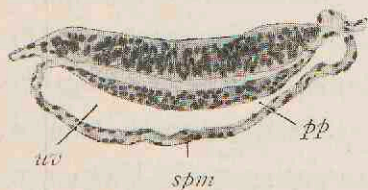


Fig. 74. Querschnitt des oberen Abschnittes einer frühen Keimblase ungefähr im Stadium der Fig. 73, worin die wuchernde Protochordalplatte sichtbar ist. Buchstaben wie in Fig. 72.

schildes verbindet. Von oben gesehen wird diese Phase in Fig. 55 und 68 abgebildet.

Die hier beschriebene entodermale Wucherung ist in ihren jüngsten Phasen eine einfache Verdickung des inneren Keimblattes, aber bald ändert sich dieser Aspekt und bemerken wir, daß einige dieser gewucherten Zellen ihre Ursprungsstelle

verlassen und sich zwischen den zwei Keimschichten lagern. Aus zweierlei Gründen ist es nicht immer leicht, genau zu bestimmen, bis wie weit diese Mesenchymzellen sich über den Raum zwischen Ektoderm und Entoderm ausbreiten. Erstens weil die ringförmige Zone des mesoblastbildenden Entoderms, welche mit der protochordalen Platte zusammenfließt (Fig. 68, *az*), ihre Aktivität fast zu gleicher Zeit — obwohl, wie Fig. 55 zeigt, etwas später — anfängt; zweitens weil eine andere Zelleninvasion dieses Raumes — vom Ektoderm ausgehend — ebenfalls in dieser Zeit anfängt, wie wir später beschreiben werden.

In einer sehr frühen Periode vermischen sich die von diesen drei verschiedenen Quellen herstammenden Zellen und es wird ein sehr verwickeltes Problem sein — welches bis jetzt nicht nur nicht in befriedigender Weise gelöst, sondern sogar noch kaum formuliert ist — zu bestimmen, von welchem der drei Ausgangspunkte schließlich die verschiedenartigen Organanlagen herzuleiten sind.

Bei *Sorex* war dies in einem sehr jungen Stadium bis zu einem bestimmten Grade möglich, weil die die vorderen entodermalen Mesenchymzellen produzierende Wucherung etwas früher einsetzt als der Prozeß, welcher von der hinteren Hälfte des Embryonalschildes ausgeht. In meiner Abhandlung über *Sorex* ('90) war ich im Stande, diese frühesten Prozesse genügend zu unterscheiden, obwohl ich doch völlig eingestehen mußte, daß später eine weitere Unterscheidung unmöglich wurde. Diese letzte Tatsache hat vielleicht dazu beigetragen, daß so viele der besten modernen Embryologen Kölliker in seiner Leugnung der Teilnahme des Entoderms an der Mesoblastbildung nachgefolgt sind.

Bei *Tarsius* ist die Unterscheidung des vom Entoderm herzuleitenden Mesenchyms von anderen Mesoblastzellen, welche sich zwischen den zwei Keimschichten befinden, sogar in den allerjüngsten Stadien kaum möglich, weil hier die Quelle

des jüngsten ektodermalen Mesoblastes am hinteren Ende des Embryonalschildes schon in einer sehr frühen Periode in vollem Gang ist, infolge der Anwesenheit jenes allererst auftretenden Mesoblastgewebes, welches ich ventralen Mesoblast genannt habe. Der ventrale Mesoblast bildet zunächst eine Blase, teilweise vom Anfang an gegen die Nabelblase gelagert, und schließt einen extraembryonalen Coelomraum ein, welcher also in einer viel früheren Periode als bei anderen Säugetieren gebildet wird, mit Ausnahme des Menschen und der Affen. Ein Teil dieses ventralen Mesoblastes wird allmählich zu einem Verbindungsstiel (Haftstiel, Bauchstiel), mit welchem der Embryo in Gefäßverbindung mit der Placenta stehen wird, wie wir in einem späteren Kapitel ausführlich darstellen werden. Bei diesem selben *Tarsius* aber ist die entodermale, bei *Sorex* beschriebene Wucherung, welche ich auch weiter als protochordale Platte zu benennen wünsche, um so deutlicher. Ich habe es in den Figuren 71—74 abgebildet. Das Entoderm ist hier zwei oder drei Zellschichten dick geworden. Diese Region stimmt mit dem späteren vorderen Teil des embryonalen Kopfes überein, vordem die Herzenanlage unter die Gehirnanlage zurückgefaltet worden ist.

Was andere Säugetiere betrifft, verfüge ich nicht über so ausführliche Daten wie für *Sorex* und *Tarsius*; wenn wir aber die Resultate anderer Untersucher konsultieren — sogar derjenigen, welche die Teilnahme des Entoderms an der Mesoblastbildung in Abrede stellen —, ist es nicht zweifelhaft, daß diese Verdickung des Entoderms bei allen Säugetieren stattfindet. Für *Erinaceus*, *Gymnura*, *Talpa* und *Tupaja* besitze ich zahlreiche überzeugende, schon oben erwähnte Präparate; ebenfalls für *Manis*, *Galeopithecus*, *Sciurus*, *Mus*, *Lepus*, von denen verschiedene hier abgebildet sind (Fig. 12, 22, 36). Was den Hund betrifft, gibt Bonnet verschiedene, nicht anders zu deutende Illustrationen ('01, Fig. 11—13, 31, 32); obwohl er den Namen „Ergänzungsplatte“ statt des älteren Namens „protochordale Platte“ einführte. Auch in einem Artikel Asshetons ('96,

Taf. XX, Fig. 17 u. 18) bildet der Autor deutlich die hier erwähnte entodermale Wucherungszone ab.

b) Das ringförmige Proliferationsgebiet. In welcher Weise der hintere Teil der protochordalen Platte mit der vorderen Portion der medianen ektodermalen ventral gerichteten Wucherung des Ektodermschildes zusammenfließt, habe ich bei *Tarsius* in einer früheren Abhandlung beschrieben ('02). Weiter unten werden wir hierauf zurückkommen. An erster Stelle wird es aber nötig sein, eine früher schon von Bonnet ('84) und mir ('90) hervorgehobene Tatsache zu erwähnen, nämlich diese, daß wenn einmal die protochordale Platte sich als eine mediane Mesenchymproduzierende Region im Entoderm gebildet hat, dieselben Mesenchymbildenden Eigenschaften im peripheren Gebiete des Entoderms zu Tage treten. Diese letzteren Bezirke wurden von Bonnet beim Schafe „Mesoblasthof“ genannt; kurze Zeit nachher habe ich sie ('90) bei der Spitzmaus als eine in die Länge gezogene ringförmige Entodermzone beschrieben, welche unter- und etwas außerhalb des Randes des ektodermalen Schildes (Fig. 68) gelagert ist, und sich sowohl rechts als links von der protochordalen Platte aus rückwärts ausbreitet. An dem hinteren Teil des Schildes im Gebiete wo der Mesoblast die unter dem Namen Primitivstreifen bekannte mediane Verdickung zeigt, welche bei den Primaten sich in den Haftstiel fortsetzt, schließen die beiden Hälften des obenerwähnten Ringes wieder zusammen.

Die Gegenwart einer solchen ringförmigen Zone Mesenchymbildenden Entoderms wurde ausdrücklich von Embryologen wie Rabl, Keibel u. a. in Abrede gestellt und O. Hertwig macht im Kapitel über die Lehre von den Keimblättern seines letzten Handbuches absolut keine Erwähnung dieser Befunde. Dies ist um so mehr erstaunlich, weil, wie wir sehen werden, auch bei niederen Wirbeltieren eine ähnliche Teilnahme des Entoderms an der Mesenchymbildung keineswegs verneint werden kann. Es kommt mir vor, daß die Ausdauer, mit welcher diese Tatsachen umgangen sind, ihren Ursprung hat in der Macht

gewisser theoretischer Betrachtungen, mit welchen ein multipler Ursprung des Mesoderms¹⁾ sich nicht vereinigen ließe.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß zum größten Teil das hier beschriebene Mesenchym zu der Bildung von Blutgefäßen und Blut beiträgt. Die protochordale Platte liefert das Endothel des Herzens, wie ich an anderer Stelle bei *Tarsius* ('02, Taf. IX, Fig. 73 a und b) nachgewiesen habe; die ringförmige Zone schafft das Material zur Area vasculosa auf der Nabelblase. Zu dem Zweck wandern Mesenchymzellen, welche sich in einer früheren Phase in der hier erwähnten annulären Zone bildeten, über die Oberfläche der Nabelblase und lagern sich zwischen der Entodermis, welche die innere und die splanchnische Mesodermanlage, welche früher (Primaten) oder später (andere Säugetiere) die äußere Wand dieser Blase bildet. Neben diesen lateralen Teilen der ringförmigen Zone hat sein hinterer Teil, diametral gegenüber der protochordalen Platte gelagert, noch eine wichtige Rolle bei der Gefäß- und Blutbildung zu erfüllen; von diesem ist nämlich die Vascularisation des Haftstieles der Primaten herzuleiten. Vom distalen Ende dieses Haftstieles irradiieren Blutgefäße über die ganze innere Oberfläche des Diplotrophoblastes (Mensch und Anthropomorphen) oder ausschließlich über einen beschränkten kreisförmigen Teil desselben (*Tarsius*). Diese Gefäßversorgung muß, wie wir später besprechen werden, derjenigen, welche mittels einer freien Allantois zu Stande kommt, phylogenetisch vorausgegangen sein. Das verdickte Entoderm im hinteren Teil des Ringes ist besonders deutlich bei *Manis*. Nach relativ kurzer Zeit hört die annuläre entodermale Zone auf, ein Herd von Mesenchymzellen zu sein; so daß von diesem Augenblick an die Zunahme des gefäßbildenden Gewebes den Mitosen der schon gebildeten Gefäßzellen überlassen wird. Nach sorgfältiger Betrachtung der Säugetierpräparate, welche zu unserer

¹⁾ Was mich selbst betrifft, habe ich bei einer anderen Gelegenheit ('02, p. 84) meine Sympathie gezeigt mit dem drastischen Ausdruck Kleinenbergs ('86): „Es gibt kein mittleres Keimblatt.“

Verfügung stehen, dürfen wir mit um so mehr Sicherheit auf das Bestehen einer solchen Wanderung gefäßbildender Zellen schließen, wenn wir bedenken, daß bei anderen Wirbeltieren (Teleostiern) dieselben Erscheinungen von Wenckebach ('86), Ziegler ('87) u. a. beim lebenden Embryo beobachtet worden sind. Ob noch andere Gewebe als Blutgefäße und Blut von dieser entodermalen Wucherung herkommen, muß bei den verschiedenen Säugetierarten noch näher untersucht werden.

2. Entwicklungsvorgänge im Ektoderm.

Ich habe mit Absicht die Besprechung der Wucherungsprozesse im Ektoderm hinausgeschoben, weil in modernen Handbüchern diejenige im Entoderm meistens ignoriert oder sogar in Abrede gestellt werden, während ihnen doch natürlicherweise wenigstens in ihrem ersten Erscheinen diejenigen, welche aus dem Ektoderm hervorgehen, vorausgehen.

Über die letzteren haben eine ansehnliche Reihe von Forschern, worunter verschiedene der ersten Embryologen, die Resultate ihrer Beobachtungen sowie ihrer Überlegungen veröffentlicht. Und doch können wir nicht sagen, daß heute eine allgemeine Übereinstimmung in Bezug auf diese Prozesse erreicht wurde. Diese Resultate sind in verdienstlicher Weise von O. Hertwig in seiner Lehre von den Keimblättern ('03, p. 918—940) zusammengebracht, und ich möchte jedem, welcher sich für die historische Entwicklung der verschiedenen Ansichten über diesen Punkt interessiert, auf diesen Autor hinweisen. Dieses wird mir Gelegenheit geben, vorläufig alle Kontroversen zu umgehen und mir erlauben, meine eigene Ansicht, welche auf die Untersuchung von zahlreichen frühen Stadien von verschiedenen Säugetieren basiert ist, näher zu beleuchten. Die Differenzpunkte mit anderen Autoren werden dann erst später näher hervorgehoben.

a) Der protochordale Knoten. Zur Zeit, wo die zwei Keimschichten des runden oder ovalen Embryonalschildes noch

nicht zusammenhängen, sondern noch unabhängig von einander sind, und die zukünftige vordere Region dieses Schildes schon durch die im vorigen Paragraph erwähnte entodermale Wucherung, welche ich vor Jahren ('90) als protochordale Platte bezeichnet habe, zu unterscheiden ist, wird eine nach unten gerichtete Wucherung des Ektoderms in der Achse des Embryonschildes (ungefähr in dem hinteren Drittel desselben) sichtbar. Ich möchte ohne Anstand behaupten, daß diese Stelle zusammenfällt mit der vorderen Lippe des im Kapitel II beschriebenen, aber schnell wieder verschwindenden Blastoporus des zweischichtigen Gastrulastadiums der Säugetiere. Nur bei wenigen Säugetieren hat man aber diesen Blastoporus als eine tatsächliche, wenn auch nur temporäre und rasch wieder unsichtbar werdende Perforation des embryonalen Schildes nachweisen können (Fig. 48, 50—53). Die Wucherung ist nach dem Namen ihres ersten Beobachters „Hensen'scher Knoten“ benannt worden; auch wurde sie Primitivknoten genannt (Bonnet '89, p. 38 u. 40). Ich möchte hier den Namen beibehalten, welchen ich vielen vor Jahren ('90, p. 501) vorgeschlagen habe und sie Protochordalknoten (protochordal wedge) nennen, wie ich zur selben Zeit die Entodermwucherung Protochordalplatte (protochordal plate) benannt habe.

Daß ich diese beiden Namen beizubehalten wünsche, hat für mich diesen Wert, daß der nächste Schritt bei der Säugetierentwicklung die intime Verschmelzung dieser zwei zunächst unabhängigen Wucherungen ist, welche schnell nacheinander in den zwei unabhängigen Keimschichten entstanden sind und später nicht mehr von einander gelöst werden (Fig. 48, 49, 52, 53, 71—73, 75—78, 90—92). Die Chorda dorsalis ist aus Material aufgebaut, welches in der Achsenlinie dieser Wucherungen liegt, daher der Name.

Schon Hensen hat in genauer Weise beobachtet ('76), daß unter dem runden Knoten, welchen er vom Ektoderm aus nach unten gerichtet sah, der Verwachsungsgrad zwischen Entoderm und Ektoderm maximal ist und als eine wirkliche

Verschmelzung dieser zwei Schichten zu betrachten sei. Dieses ist vollkommen bestätigt worden in transversalen und longitudinalen Durchschnitten. Ich fand dasselbe bei der



Fig. 75. Längsschnitt durch eine *Tarsius*-Keimblase, im Moment der Verschmelzung des ektodermalen Protochordalknotens (*pw*) mit der entodermalen Protochordalplatte (*pp*). *vm* ventraler Mesoblast aus dem Ektoderm hervorwachsend und sich in somatisches und splanchnisches Mesoblast (*spm*) spaltend. *tr* Trophoblast (nach Hubrecht '02).

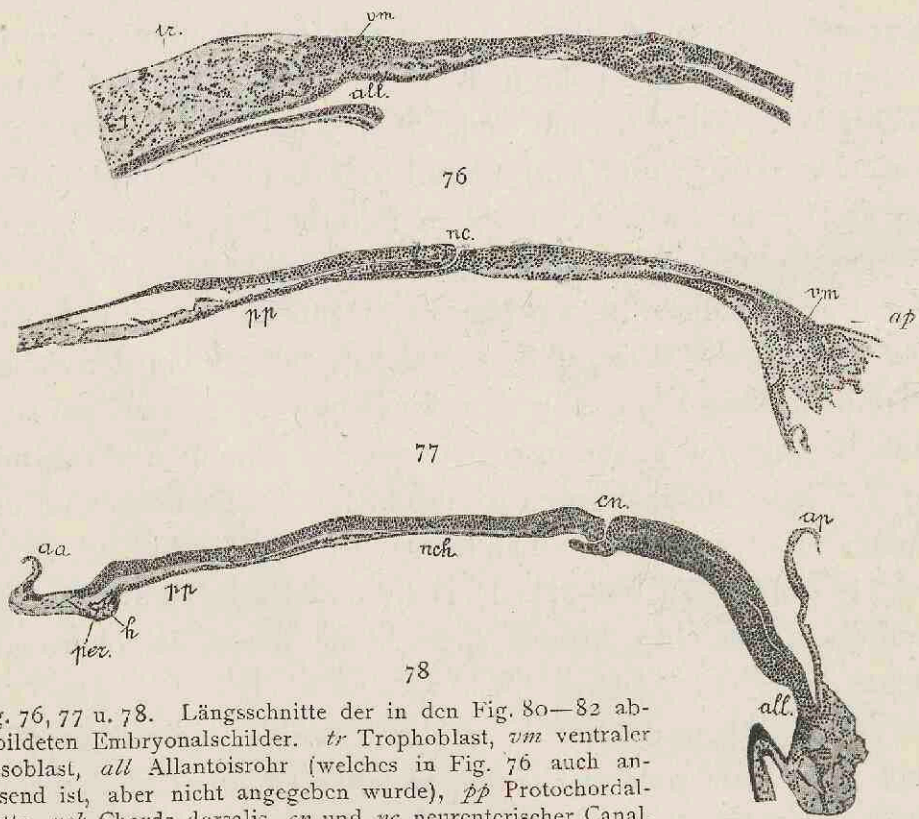


Fig. 76, 77 u. 78. Längsschnitte der in den Fig. 80—82 abgebildeten Embryonalschilder. *tr* Trophoblast, *vm* ventraler Mesoblast, *all* Allantoisrohr (welches in Fig. 76 auch anwesend ist, aber nicht angegeben wurde), *pp* Protochordalplatte, *nch* Chorda dorsalis, *cn* und *nc* neurenterischer Canal, *aa* und *ap* vordere und hintere Amnionfalte, *per* Pericardium, *h* Herz (nach Hubrecht '02).

Spitzmaus (Fig. 53) und später in noch höherem Grade bei *Tarsius* (Fig. 71 und 75).

Bei *Tarsius*, wo wir schon auf p. 42 gesehen haben in wie massiver Weise die protochordale Platte entwickelt ist, wächst der protochordale Knoten gerade hinter dieser nach unten und zwar über denjenigen Teil des Entoderms, welcher wieder aus abgeflachten Zellen besteht. Die Zusammenfließung zwischen den gewucherten Entoderm- und Ektodermzellen, welche in dem Stadium von Fig. 71 noch nicht stattgefunden hat, kommt in der nächstfolgenden Phase (Fig. 75) zu Stande.

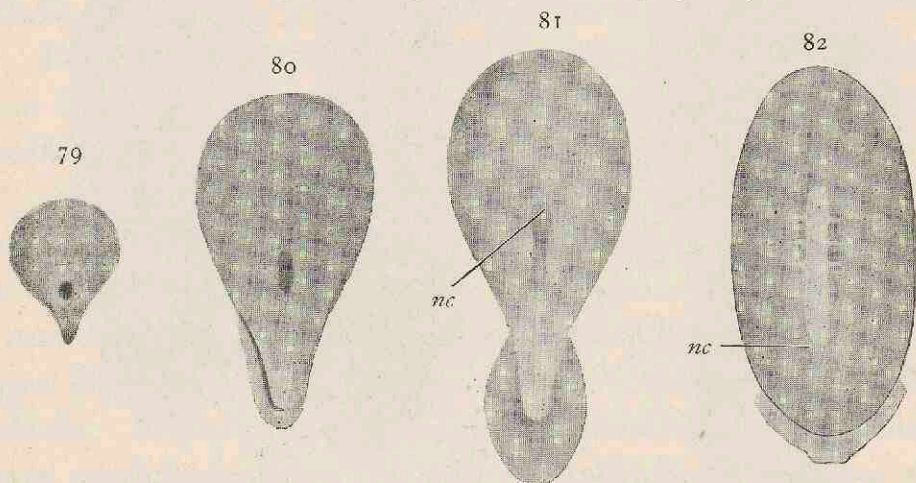


Fig. 79—82. Vier Oberflächenansichten des Embryonschildes von *Tarsius*. In Fig. 79 ist die mediane Verwachsung vom protochordalen Knoten mit protochordaler Platte zu Stande gekommen und hat die Notogenesis angefangen; in Fig. 80 und 81 ist die Rückenmundgegend (Primitivstreifen) verlängert und hat sich zu gleicher Zeit die Chorda und der bilaterale Mesoblast entwickelt; in Fig. 81 erstes Auftreten des Neuporus (*nc*), welcher in Fig. 82 bedeutend rückwärts gewandert ist.

Wir finden bei *Tarsius* nicht die geringste Andeutung, daß die verdickte ektodermale Wucherung, welche wir Protochordalknoten nannten, sich irgendwie nach vorne ausdehnt, wie das der Name „Kopffortsatz“ der deutschen Autoren erwarten ließ. Im Gegenteil, im Augenblick, wo die Verschmelzung mit der protochordalen Platte zu Stande gekommen ist, fängt ein Wachstumsprozeß der hier betrachteten Gewebe an, welches nicht nach vorne, sondern nach hinten gerichtet ist. Wie eine vergleichende Betrachtung der Fig. 49, 72, 76 u. 77 zeigt, nimmt der Embryonschild an Länge zu und in derselben

Zeit wird der Abstand zwischen der Stelle, wo der protochordale Knoten entstanden ist, und dem vorderen Ende des ekto-dermalen Schildes bedeutend größer. Während dieses Prozesses aber ist die Lage des Verschmelzungspunktes vor protochordaler Platte und protochordalem Knoten mehr oder weniger kon-

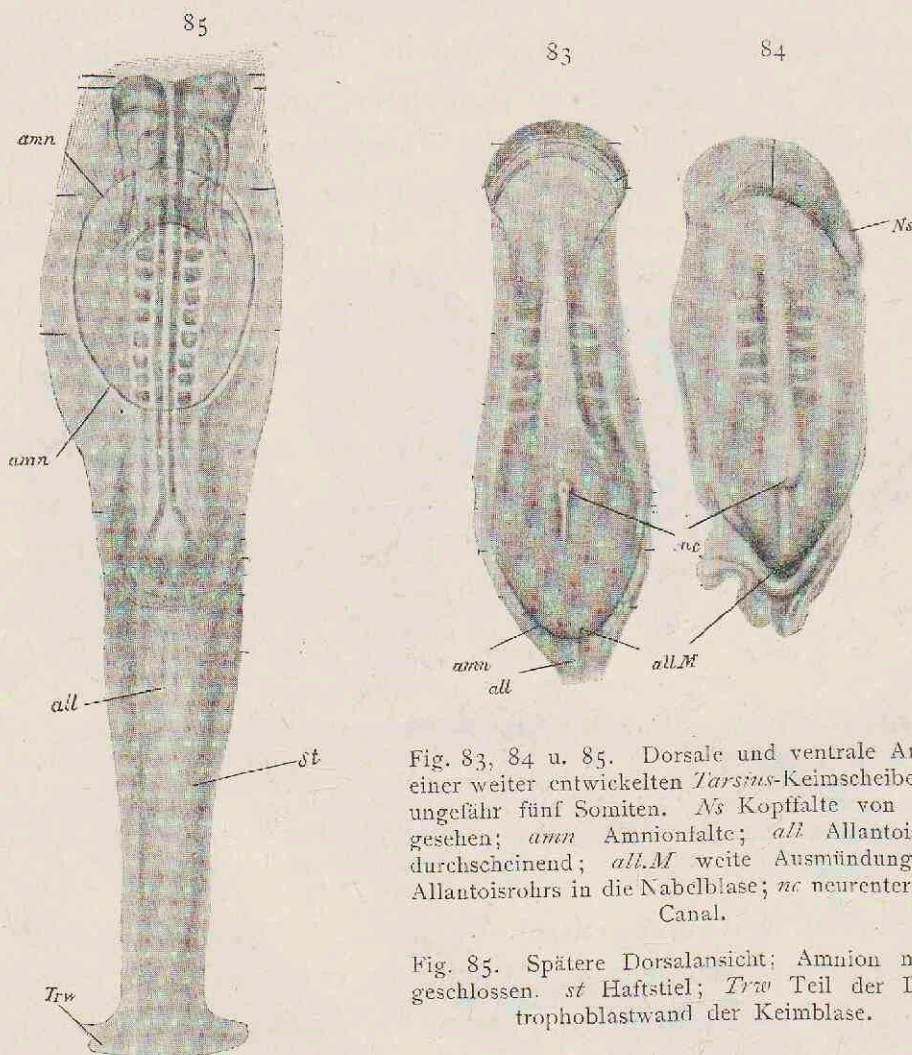


Fig. 83, 84 u. 85. Dorsale und ventrale Ansicht einer weiter entwickelten *Yarsius*-Keimscheibe, mit ungefähr fünf Somiten. *Ns* Kopffalte von unten gesehen; *amn* Amnionfalte; *all* Allantoisrohr, durchscheinend; *all.M* weite Ausmündung des Allantoisrohrs in die Nabelblase; *nc* neurenterischer Canal.

Fig. 85. Spätere Dorsalansicht; Amnion nahezu geschlossen. *st* Haftstiel; *Trw* Teil der Diplo-trophoblastwand der Keimblase.

stant (obgleich dieser Punkt jetzt nicht mehr zu unterscheiden ist), während sowohl Platte als Knoten ungefähr in gleichem Maße in die Länge gewachsen sind (siehe Fig. 79—81). Somit wird der protochordale Knoten unzweifelhaft länger, aber nicht durch Aussenden irgend eines Fortsatzes; sondern dadurch, daß er so zu sagen nach hinten ausgesponnen wird infolge des

Rückwärtswachsens des zukünftigen Chordagewebes¹⁾, dank einer fortgesetzten ektodermalen Wucherung, welche sich der zuerst auftretenden, welche mit der entodermalen Platte zusammengewachsen ist, anschließt. Ein enger Kanal ist bei Säugetieren im hinteren Ende dieser protochordalen Wucherung sichtbar (Fig. 77 u. 78 *nc, cn*).

b) Der ventrale Mesoblast. Wir werden jetzt einen Augenblick den protochordalen Knoten bei Seite lassen und möchten darüber klar werden, ob außerhalb dieses Gebildes der Ektodermalschild noch irgend einen anderen Beitrag zu der Gewebebildung zwischen Ektoderm und Entoderm liefert.

In dieser Hinsicht hat sich herausgestellt, daß *Tarsius* eine Säugetiergattung von großer Wichtigkeit ist zur Beleuchtung dieser viel umstrittenen Fragen.

Affe und Mensch werden, sobald wir mit ihrer Entwicklung in diesen selben frühen Stadien vertraut werden, in aller Wahrscheinlichkeit vollkommen bestätigen, was *Tarsius* uns lehrt. Dabei ist zu bedenken, daß in manchen anderen wichtigen Hinsichten *Tarsius* den anderen Primaten so sehr ähnlich ist. Sogar in dieser Eigentümlichkeit der Anwesenheit eines extraembryonalen Coeloms in einem Stadium früher als bei irgend einem anderen Säugetiere bekannt ist, besteht vollkommene Übereinstimmung.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei *Tarsius* vor dem Erscheinen des Protochordalknotens (Hensen'scher Knoten) im hinteren Drittel des Ektodermalschildes schon eine andere ektodermale Wucherung stattgefunden hat (Fig. 70—73, *vm*), deren Produkte eine wichtige, wenn auch von derjenigen des protochordalen Knotens verschiedene Rolle bei der Bildung sowohl des Embryos als wie der Keimblase zu spielen hat.

¹⁾ Ich neige zu der Annahme, daß alle Untersucher, welche in so entschlossener Weise das nach vorne Wachsen des Kopffortsatzes bei anderen Säugetiergattungen verteidigt haben, falls sie noch einmal genau ihre Präparate ansehen, bereit sein werden, die Möglichkeit offen zu lassen, daß dieses nach vorne Wachsen auch in ihren Fällen eine Verlängerung nach Hinten sein mag, indem — zusammen mit der Längenzunahme des Schildes — dem Protochordalknoten Material am hinteren Ende zugefügt wird.

Diese frühere ektodermale Wucherung ist anfangs rückwärts gerichtet (Fig. 49 u. 71), während der protochordale Knoten eine schwache Neigung nach vorn hat (Fig. 75, 92). Ebenso wie dieser ist sie median und unpaarig.

Wir möchten diese hintere Wucherung den Ursprung des ventralen Mesoblastes nennen (Hubrecht '02, p. 19 und 31), und wir möchten betonen, daß während der Protochordalknoten im hinteren Drittel des Ektodermalschildes erschien, dieser ventrale Mesoblast noch weiter rückwärts (durch den potentiellen Blastoporus vom protochordalen Knoten getrennt) am hinteren Ende des Embryonschildes entsteht; dort wo der Trophoblast öfters scharf vom embryonalen Ektoderm differenziert ist (Fig. 71, 72). Wir treffen diese Wucherung an, sobald das Entoderm nach ihrer Abspaltung vom Embryonalknoten im Gange ist, eine Blase unter dem embryonalen Ektoderm zu bilden (Fig. 86, 90). Diese Entodermblase füllt, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben (p. 8), niemals die ganze Keimblase aus. Nun wird die Wucherung am hinteren Ende des embryonalen Ektoderms, welche wir als den Ursprung des ventralen Mesoblastes betrachten, schon im Anfang ihrer Bildung ausgehöhlt, und kommt in dieser Weise eine zweite Blase innerhalb des Trophoblastes zu Stande.

Der Hohlraum dieser Blase muß als extraembryonales Coelom betrachtet werden; ihre Wände, wo sie dem Trophoblast anliegen (welcher letztere damit zu einem Diplotrophoblast oder Chorion wird), machen in der Weise die periphere Keimblase zweischichtig und können als parietaler oder somatischer Mesoblast bezeichnet werden; wo sie dagegen der Entodermblase anliegen, gehören sie zu der Kategorie des visceralen oder splanchnischen Mesoblastes (Fig. 70, 71, 73).

An der Anfangsstelle, von welcher die Wucherung ausgegangen ist, finden wir den ventralen Mesoblast natürlich mächtiger entwickelt, als in den mehr abgeflachten peripheren Teilen. Wir dürfen es hier als das Material andeuten, aus welchem der Primitivstreifen und der Haftstiel (Bauchstiel) vom

Tarsius-Embryo seinen Ursprung nimmt. Diese haftstiel- förmige Verbindung zwischen Embryo und Tropho- blast ist also in den allerfrühesten Entwick- lungsstadien bereits vorhanden (Fig. 86).

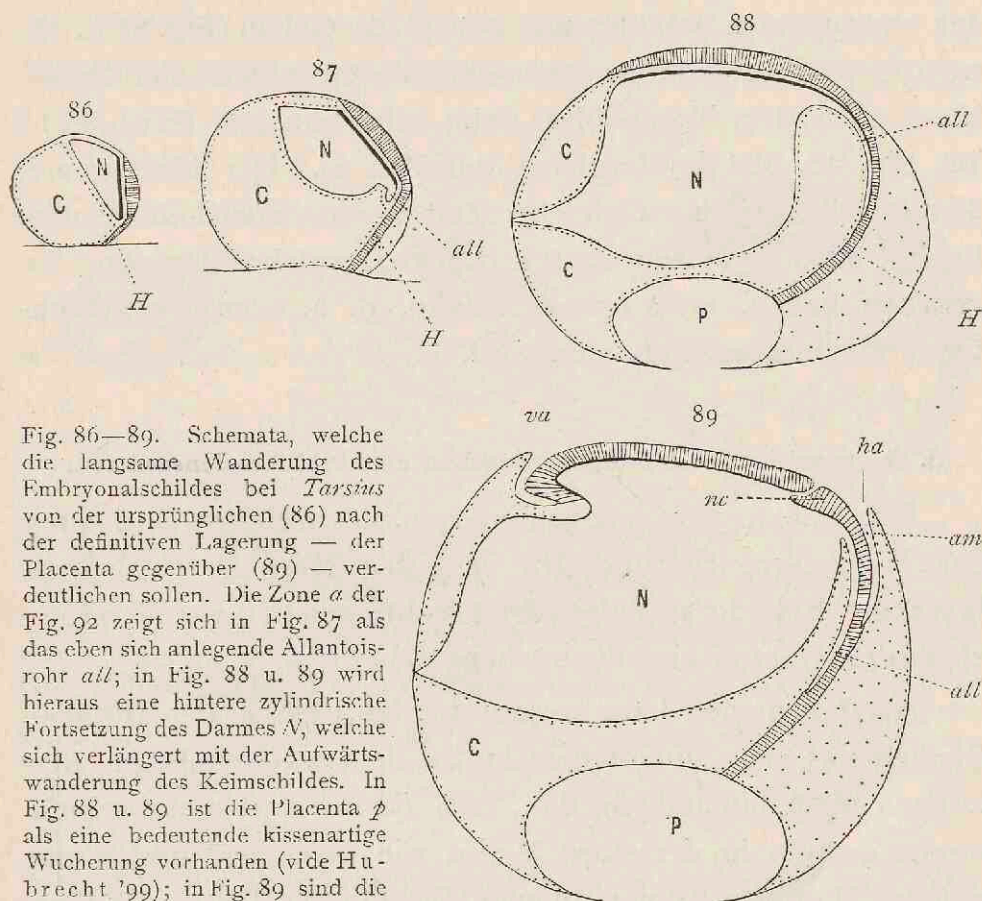


Fig. 86—89. Schemata, welche die langsame Wanderung des Embryonschildes bei *Tarsius* von der ursprünglichen (86) nach der definitiven Lagerung — der Placenta gegenüber (89) — verdeutlichen sollen. Die Zone *a* der Fig. 92 zeigt sich in Fig. 87 als das eben sich anlegende Allantoi- rohr *all*; in Fig. 88 u. 89 wird hieraus eine hintere zylindrische Fortsetzung des Darmes *N*, welche sich verlängert mit der Aufwärts- wanderung des Keimschildes. In Fig. 88 u. 89 ist die Placenta *p* als eine bedeutende kissenartige Wucherung vorhanden (vide Hu- brecht '99); in Fig. 89 sind die Amnionfalten *va*, *ha* und der neu- renterische Canal *nc* erschienen (s. Fig. 78); *c* extraembryonales Coelom; *H* Haftstiel; *am* Amnion (nach Hubrecht '07).

Meine Auffassung des ventralen Mesoblastes bei Säuge- tieren ist seitdem auch von Rückert in seinem oben ge- nannten Artikel angenommen ('06, p. 1248 und 1251). Er vergleicht es mit den bis jetzt publizierten Beobachtungen über die Mesoblastbildung in derselben Region bei anderen Amnioten. Von ihrem hinteren unpaarigen und medianen Aus- gangspunkt bei *Tarsius* breitet sie sich allmählich rechts und links nach vorne aus, wie die Mesoblastflügel es bekanntlich bei anderen Säugetieren tun („Mesodermsichel“) und erst später

erscheint dieser vesikuläre Mesoblast (vesikulär, weil das Coelom von Anfang an besteht und nicht — was wenigstens das extraembryonale Coelom betrifft — durch irgend welche Spaltungsprozesse hinterher gebildet wird) ebenfalls an der anderen Seite des embryonalen Schildes und betritt das Gebiet (Fig. 86 u. 87), wo die vordere und obere entodermale Oberfläche der Nabelblase noch dem Trophoblast sehr nahe anliegen (Hubrecht '02, Fig. 48, 51c in Vergleich mit 57a, c). Der hintere mediane Teil hat sich zu gleicher Zeit weiter entwickelt zu dem beginnenden noch sehr zarten Haftstiel, welcher dort, wie wir gesehen haben, vom ersten Anfang, d. h. vom zweischichtigen Stadium an, gefunden wird.

3. Gegenseitige Beziehungen zwischen den Proliferationszentren.

Wir haben jetzt nachzuforschen, in welcher Beziehung das Wucherungszentrum des ventralen Mesoblastes im embryonalen Schilde zu demjenigen steht, welches wir als protochordalen Knoten angedeutet haben.

Im allgemeinen kann gesagt werden, daß in den früheren Stadien das erste unmittelbar hinter dem zweiten liegt. Wir können noch hinzufügen, daß, falls *Tarsius* in der zweischichtigen Gastrula in derselben Weise wie *Erinaceus* (und einige andere Säugetiere) einen offenen Blastoporus hätte, die Lage dieses Blastoporus eine solche sein würde, daß sie diese zwei Wucherungszentren von einander trennte. Dieses stellt sich heraus, wenn wir den oben genannten Ausnahmefall betrachten (p. 20), wo der Embryonalschild eines bestimmten *Tarsius*-Exemplares eine tiefe grubenartige Einsenkung besaß (Fig. 49), welche nur als ein Versuch einer Blastoporusperforation von atavistischer Bedeutung betrachtet werden kann, während bei den sehr zahlreichen Stadien von *Tarsius* des nämlichen Alters, welche ich in meinem Besitz habe, keine Spur dieser Bildung nachzuweisen ist.

Andere Fälle, bei denen sowohl die Kontiguität, wie zu

gleicher Zeit die gegenseitige Unabhängigkeit dieser zwei Wucherungszentren klar zu Tage liegt, wurden von mir in einer früheren Abhandlung abgebildet ('02, Fig. 46 d, 47, 48, 52 b, 58 b u. c.)¹⁾ Nach diesen sämtlichen Fällen (siehe auch Fig. 70 bis 73) habe ich die Schemata Fig. 90—92 konstruiert. Ich brauche kaum zu sagen, daß die Anwesenheit von drei einander

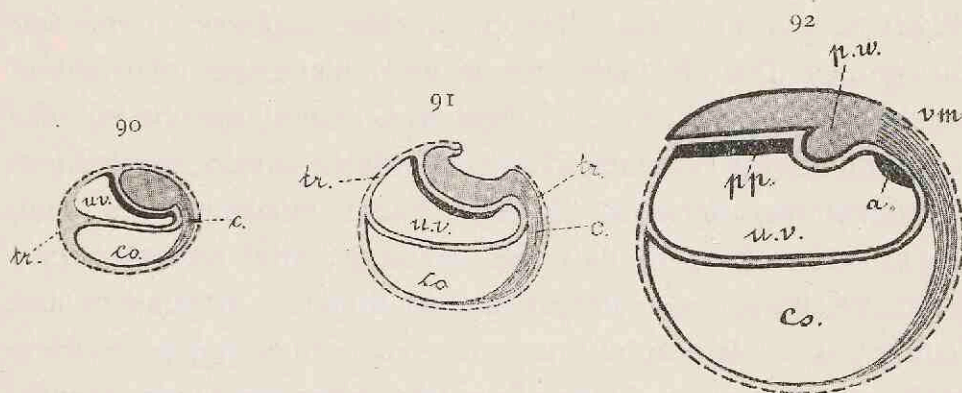


Fig. 90—92. Drei Schemata von Längsschnitten durch eine *Tarsius*-Keimblase. In Fig. 90 bedeckt der Trophoblast noch das embryonale Ektoderm. Die Höhlungen der Nabelblase (*uv*) und des extraembryonalen Coeloms im ventralen Mesoblast (*co*) füllen die Keimblase aus. Der Haftstiel *c* ist gebildet und es ist an dieser Stelle (s. Fig. 73 u. 86), daß die Anheftung der Keimblase an mütterliches Gewebe zu Stande kommt. In Fig. 91 lagert sich das embryonale Ektoderm durch Dehiszenz des Trophoblastes an die Oberfläche: das Entoderm in der Embryonalregion hat sich verdickt. In Fig. 92 sind Protochordalplatte *pp* und Protochordalknoten *pw* deutlich entwickelt (s. Fig. 72). Unter den Teil ventralen Mesoblastes (*vm*) ist die ringförmige Zone wuchernden Entoderms noch einmal getroffen (*a*); von hieraus schreitet die Vaskularisation des Haftstiels weiter. Allantoisrohr hier nicht angegeben (s. Fig. 86—89).

naheliegenden Proliferationszentren (ein entodermales, zwei ektodermale) in den beiden Keimblättern der Säugetiere, wie wir sie oben beschrieben haben (und wie sie in Zusammenhang mit der Tatsache steht, daß in jedem Zentrum neue Zellen zur aktiven Entwicklung kommen, welche sich in die einzige ihnen zugängliche Richtung, d. h. zwischen den beiden Keimblättern ausbreiten) einen Zustand ins Leben ruft, in welchem es sehr bald vollkommen unmöglich wird zu sagen, welchem der drei

¹⁾ Ich möchte betonen, daß die hier erwähnte gegenseitige Unabhängigkeit *cum grano salis* aufgefaßt werden soll. Weil die vordere und die hintere Lippe des Blastoporus natürlich durch die lateralen Lippen verbunden sind, so wäre hier nicht eine reelle anatomische Unabhängigkeit gemeint, sondern nur eine unabhängige Aktivität. Auf S. 59 werden wir auf diese Frage näher eingehen.

Zentren eine bestimmte Zelle oder Zellgruppe ihren Ursprung verdankt. Diese innige Verschmelzung, obgleich sie die Frage des Zellenstammbaumes unserer Beurteilung entzieht, setzt aber nicht die Bedeutung der Existenz einer solchen „Cell lineage“¹⁾ herunter und wir werden bei weiteren Untersuchungen unsere Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet halten müssen. Momentan wäre anzuerkennen, daß ein großer Teil der Verwirrung und der irrigen Ansichten, welche diese wichtigen, frühesten Entwicklungsphasen der Vertebraten wie in einen Nebel eingehüllt lassen, vorzeitigen Verallgemeinerungen in dieser Hinsicht zuzuschreiben sind. Es kommt mir vor, daß der Wunsch, die Realität eines dritten Keimblattes aufrecht zu erhalten — zusammen mit dem starken Wunsche, um diesem keine doppelte Herkunft zuzuschreiben — für vielen theoretischen Dogmatismus, der später sich als wertlos herausstellen wird, verantwortlich ist.

Infolge der hier für *Tarsius* beschriebenen Tatbestandes dürfen wir schließen, daß die Wucherungszentren, welche den protochordalen Knoten sowie den ventralen Mesoblast entstehen lassen, ursprünglich voneinander unabhängig sind. Bald werden wir sehen, daß wir guten Grund haben anzunehmen, daß es sich ähnlich verhält bei allen anderen Säugetieren, ja sogar bei allen anderen Vertebraten. Der Hauptunterschied zwischen meiner eigenen Auffassung und der allgemein geltenden besteht aber in dem Unterschied den ich zu machen wünsche zwischen dem, was dem vorderen Abschnitt des Primitivstreifens (Hensen'scher Knoten, dessen vordere Fortsetzung als Kopffortsatz des Primitivstreifens bezeichnet wurde) darstellt und das Primitivstreifenmaterial selbst. Dieser Unterschied, der recht bald verwischt wird und in späteren Stadien nicht mehr demonstriert werden kann, ist jedoch in den frühesten ganz evident. Wir werden also mit möglichster Schärfe die

¹⁾ Siehe E. B. Wilson ('92, '97) contra Driesch u. a.

Verschiedenheiten hervorzuheben haben, welche eben dadurch in unserer Interpretation der Entwicklung verschiedener Gewebe und Organe hervorgerufen wird.

Der ventrale Mesoblast darf bei seinem allerersten Auftreten (auch bei *Tarsius*) — wo er eben dem hinteren Ende des Embryonalschildes entspringt — aufgefaßt werden als eine mehr weniger sichel- oder fächerförmige Wucherung. Wir werden diese Sichelform wiederfinden bei den Sauropsiden. Wie aber der Embryonalschild in der Länge zunimmt, so wird das Wucherungszentrum ebenfalls verlängert und entsteht aus der Sichel eine Doppelflügelform, wobei die Achse des Doppelflügels mit jener des Embryos zusammenfällt. Dieser Achse entlang entspringt Zellmaterial aus dem Ektoderm, welches rechts und links nach unten zwischen den Keimblättern sich vorschiebt, und welches öfters bezeichnet wurde als Primitivstreifenmesoblast. Dieser setzt sich nach hinten in die Medianlinie fort als der Haftstiel.

Wir begegnen hier einer hochwichtigen Erscheinung, welche besser verstanden werden wird, wenn wir sie auch phylogenetisch betrachtet haben, und welche darin besteht, daß das, was im Anfang der Blastoporus war, allmählich ersetzt wird durch den dorsalen Mundschlitz. Die Verlängerung jenes Gewebes, welches die Seitenlippen des frühen Urmundes bildete, ist jetzt angefangen und die weitere Wucherung dieses Gewebes fällt zusammen mit einer Konkreszenz der rechten und linken Hälfte, wobei Reminiszenzen des ursprünglichen Lumens — welches dem schlitzförmigen Raum des Stomodaems im Coelenteraten-Stadium entspricht (Fig. 56) — nicht ausbleiben. Diese Verlängerung drängt die ursprünglichen Wucherungszentren weiter auseinander. Gleichzeitig wird aber der Zusammenhang der Gewebe nie aufgehoben.

Die Anhäufung von Zellmaterial, welches den Seitenlippen des Rückenmundes entspricht, ruft selbstverständlich eine Verlängerung des Säugetierembryonalschildes hervor, während welcher die Form des Schildes gewöhnlich nicht rundlich

bleibt, sondern oval oder birnförmig wird (Fig. 79—81). Diese Verlängerung geschieht simultan mit einer weiteren Ausdehnung der lateralen Mesoblastflügel (Fig. 68, 82). Für *Tarsius* habe ich dies vor einigen Jahren festgestellt ('02, Fig. 54, 57, 61, 72). Und für andere Säugetiere wurde es demonstriert von Bonnet ('97, Fig. 18, 19), Keibel ('93, '95) u. a.

Sobald diese Materialanhäufung, welche sich als Verlängerung des Embryonalschildes äußert, ein gewisses Stadium erreicht hat, wird ein aktiver Umformungsprozeß eingeleitet, welcher in der sichtbaren Differenzierung hochwertiger Organe, wie Chorda und Somite, aus dieser Matrix seinen Ausdruck findet. Die Herausbildung wird zunächst am Vorderende sichtbar, wo unsere ektodermale Proliferation, der protochordale Knoten, nach unten vorgewachsen und mit der protochordalen Platte verschmolzen ist. Von diesem Punkte aus wird nun die Chorda nach hinten sozusagen ausgesponnen, während zu gleicher Zeit die sogenannten Primitivstreifen — seitliche Lippen des Rückenmundes — an Ausdehnung verlieren. Phylogenetisch würde dies dem Ursprung und der Verschmelzung der lateralen Lippen (nicht vom Blastoporus sondern vom Rückenmund) des dorsal gelegenen Stomodaeums entsprechen.

Eine Vergleichung der Fig. 79—81 und 82 wird mit einem Schlag die Konsequenzen des neuen Tatbestandes ans Licht stellen. Der Protochordalknoten, welcher in Fig. 81 noch weit nach vorne auf dem Embryonalschild gelagert war, ist nicht mehr als solcher sichtbar. Die winzige Öffnung, welche gerade dahinter gelegen war (siehe den Längsschnitt in Fig. 76), hat eine Verschiebung nach hinten erlitten, und hat in Fig. 82 eine Stelle nicht weit vom Hinterende des Embryonalschildes erreicht. Dies ist einem ganz deutlichen Verlängerungsprozeß zuzuschreiben, welcher sich als unläugbar herausstellt, sobald man zwei Längsschnitte durch diese beiden Embryonalschilder vergleicht (Fig. 76 und 77).

Dieser Prozeß ist auch bereits früheren Wahrnehmern

bekannt gewesen und wurde als die Verkürzung des Primitivstreifens beschrieben, welche der Bildung der frühesten Somiten parallel geht. Wie eben das Zellmaterial, welches aus den paarigen Flügeln des ventralen Mesoblastes entsteht, und das, welches ausgesponnen wird während des fortgesetzten medianen Wachstums nach hinten vom Protochordalknoten (wobei die Chorda in die Medianachse und die Mesoblastsomiten zur Linken und Rechten davon entstehen) sich gegenseitig verhält und aneinander anpaßt, und welche Veränderungen sich dabei in diesem Material einstellen während dieser Vorgänge, ist eine außerordentlich schwierige und komplizierte Frage, über welche verschiedene Autoren sich in verschiedener Weise geäußert haben. Ich glaube, daß wir ruhig behaupten können, daß durch die schnelle Ausdehnung nach hinten, welche der Differenzierungsvorgang erleidet — wie es in den Fig. 81 und 82 sichtbar ist — die Dorsalregion des Rumpfes (inklusive hinterer Schädelabschnitt) in Umrissen sich ausbildet (daher der Name Notogenesis), während die Derivate des ventralen Mesoblastes Verwendung finden bei der Herausbildung der hinteren und der postero-ventralen Abschnitte des Embryos.

Es darf genügen hier noch hervorzuheben, daß das extraembryonale Coelom, welches bei *Tarsius* (und wohl unzweifelhaft auch beim Menschen und bei den Affen) in so ganz frühen Perioden im ventralen Mesoblast vorhanden ist (es dehnt sich aus, wie auf S. 53 beschrieben wurde bis hinter und unter die Entodermblase und den Embryonalschild), bei den anderen Säugetieren erst in späteren Perioden in die Erscheinung tritt, jedoch genau in derselben Lagerung, event. hinter dem Embryonalschild (Fig. 37, 93 und 94). Von dort aus dehnt dieses Coelom sich allmählich in Sichelform rechts und links dem Hinterrand des Embryonalschildes entlang. Dieses Coelom — bedeutend weniger geräumig und weniger frühzeitig vorhanden als bei den Primaten — ist damit dennoch völlig homolog, sowohl in Bezug auf die Stelle, wo es auftritt; auf das Zellmaterial, innerhalb dessen es entsteht und auf das Verhältnis,

in welchem es sich befindet zu dem Coelom der Somiten und der Seitenplatten, wie hier später beschrieben werden wird. Bonnets ('82, '89), Keibels ('93), sowie meine eigenen ('02) Wahrnehmungen bezüglich des Erscheinens dieses sichelförmigen Coeloms sind miteinander in genauer Übereinstimmung, sowie auch in Bezug auf die Tatsache, daß dieses ventrale Coelom erst später mit dem intraembryonalen Coelom

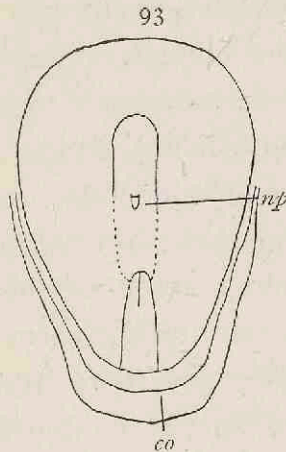


Fig. 93. Keimschild von *Sorex*, von oben. *np* neurenterischer Porus, *co* extraembryonales Coelom.

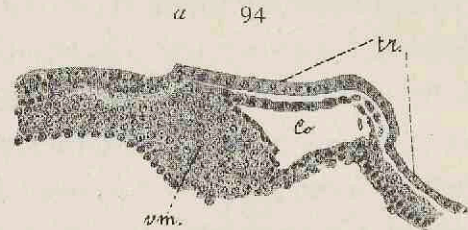


Fig. 94. Oberflächenansicht und Längsschnitt durch das Hinterende eines Keimschildes von *Sorex* mit frühester Erscheinung der hinteren Amnionfalte *a* (nach Hubrecht '90). *co* hinteres Coelom; *vm* ventraler Mesoblast; *tr* Trophoblast; *np* neurenterischer Porus.

verschmilzt (Keibel '93, Fig. 39 u. 40 *x*; Hubrecht '02, Fig. 77 *d*). Das perikardiale Coelom entsteht unabhängig, dem vorderen Rand des Embryonschildes entlang und wird auch später ausführlicher besprochen werden (Hubrecht '02, p. 37, Fig. 70, 73).

Wenn wir dasjenige, was wir hier flüchtig skizziert haben, zusammenfassen, können wir zugeben, daß wir, anstatt eines homogenen medianen Keimblattes, anstatt eines Mesoderms, welches denselben morphologischen Wert hat wie die zwei primären Keimblätter und welches seinen Ursprung haben soll aus den zusammenschmelzenden Lippen eines Blastoporus, hier dahingegen wenigstens drei Herde von Zellenaktivität in diesen zwei primitiven Keimschichten antreffen. Das Auftreten dieser Herde bildet den Schluß des zweiblättrigen Stadiums der Keimblase. Infolge von Wucherungsvorgängen unter rapiden Kernteilungen wird von diesen drei Zentren aus eine große Anzahl neuer Zellen gebildet, welche sich zusammen zwischen

Ektoderm und Entoderm einschieben in einer Form, welche sich begreiflicherweise als eine flache Schicht von sogenanntem Mesoderm vorstellt, welche aber in Wirklichkeit ganz exakt gruppiertes Material für verschiedene Organe und Gewebe ist. Letztere sind nicht den Lippen irgend eines Blastoporus (Urmund) entsprungen, sondern sind sukzessive ans Licht getreten und zwar ontogenetisch in etwa derselben Reihenfolge, worin wir vermuten müssen, daß sie phylogenetisch entstanden sind. Der Blastoporus hat sich zum Rückenmund verlängert. Diese Verlängerung ging Hand in Hand mit einer dorso-ventralen Wucherung des Ektoderms (Protochordalknoten), aus welcher das Stomodaeum (Chorda dorsalis) hervorgeht, und während dieser Zeit ist die dorsale Mundspalte nur durch rudimentäre Spuren vertreten. Ich habe diese Vorgänge bereits anderswo besprochen ('05). Der dorsale verlängerte Mund (Rückenmund, '05, p. 363) könnte also auf eine vermactiniale Stammform hinweisen (Fig. 56), in welcher die spätere Chorda sowie die Coelomdivertikel durch das Stomodaeum und die Darmblindsäcke (wohin das Stomodaeum hinüberleitet) bereits vertreten sind.

Es geht weit über den Rahmen dieser Arbeit hinaus, um im Detail die Zellenstammbäume festzustellen, welche möglicherweise später aufzufinden wären und welche uns eines Tages erlauben werden, einem jeden dieser drei hiererwähnten Wucherungsherde seinen bestimmten Anteil bei der Bildung der ersten Anlage gewisser Organe und Gewebe zwischen Ekto- und Entoderm zuzuweisen. Inzwischen soll darauf hingewiesen werden, daß bereits in meiner Veröffentlichung von vor sieben Jahren ('02, Taf. VIII und IX, Fig. 59 *g* und 75 *h*) deutlich abgebildet wurde, wie in der hinteren Region des Embryonalschildes das Entoderm einen bedeutenden Anteil nimmt an der Entwicklung der unteren Hälfte der Mesoblastflügel (Fig. 95—97), deren obere Hälfte unmittelbar dem Ektoderm entspringt.

Diese und viele andere Erscheinungen sollen aufs Ge-

naueste studiert und festgestellt werden, ehe wir eine vergleichende Analyse dieser Verhältnisse bei den Vertebraten anstellen können.



Fig. 95 u. 96. Zwei Schnitte von verschiedenen Keimscheiben von *Tarsius* (675 und 180 der Utr. Sammlung) in dem hinteren Abschnitt des Primitivstreifens (nach Hubrecht '02). Fig. 96 liegt weiter nach hinten, da wo Schwanzdarm und Allantois (*all*) sich eben voneinander trennen werden. Die Wände der beiden letzteren wachsen stark und bilden Gefäße. Zwischen der Unterwand der Allantois und der Nabelblase ist eine starke Wucherung wahrnehmbar; sie setzt sich nach hinten (wo Allantois und Nabelblase gesondert sind) fort als eine mediane Raphe auf die Nabelblase *uv*. In Fig. 95 entstehen seitliche Mesoblastflügel aus dem Entoderm. *a* Amnionfalte.

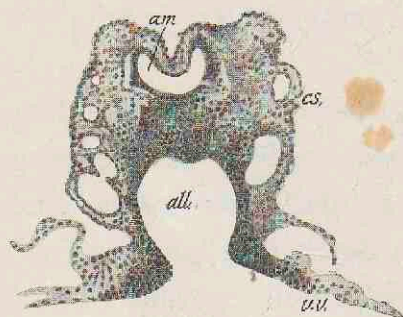


Fig. 97. Querschnitt durch das Hinterende eines frühen *Tarsius* mit röhrenförmigem Amnion (*am*) und Allantois (*all*) in dem schon stark vaskularisierten Haftstiel *cs*; *uv* Nabelblase (nach Hubrecht '02).

Es sollte aber daran gedacht werden, daß der eben genannten Prozesse auch schon auf Seite 47 Erwähnung geschah, als die Vaskularisation des Haftstieles besprochen wurde, und daß in dem Schema der Fig. 92 die hintere Quelle wuchernden Entoderms deutlich hervortritt als integrierender Teil des Ringes, welcher für *Sorex* in Fig. 68 abgebildet wird.

Die definitive Besprechung dieser Angelegenheit wird verschoben bis auf eine spätere Veröffentlichung, in welche die Entwicklungsstadien, welche eingeleitet werden mit der Somitenbildung, einer eingehenden Behandlung zu Teil werden sollen.

II. Amphibien.

Nach dieser Beschreibung der früheren Entwicklungsvorgänge der Säugetiere werden wir die Sauropsida vorläufig bei Seite lassen und erst dasjenige beschreiben, was wir bei den Amphibien finden. Dies wird uns später Gelegenheit geben, die dotterreichen Sauropsiden um so leichter nach beiden Seiten vergleichen zu können. Und außerdem wird es unser Vertrauen in eine auf die Säugetiere sich stützende Interpretation vergrößern, sobald wir dieselbe soviel weiter unten in der Vertebratenstammlinie, als es die jetzigen Amphibien sind, auch noch stichhaltig finden. Zu gleicher Zeit sollte man daneben jedoch nicht vergessen, daß von keinem der jetzt lebenden Amphibienzweige, also weder den Gymnophionen, noch den Urodelen, noch auch den Anuren erwartet werden kann, daß sie in irgendwelcher Weise in der direkten Entwicklungslinie unserer jetzigen Säugetiere sich befinden. Die vergleichende Anatomie hat uns gezeigt (Fürbringer '00), daß in sehr vielen Hinsichten die amphibischen Promammalia des paläozoischen Zeitalters durch wichtige Differenzpunkte unterschieden gewesen sein müssen von allen noch lebenden Überbleibseln dieses alten Stammes. Falls wir hingegen frühe Entwicklungsvorgänge vorfinden, welche in Hauptzügen direkt vergleichbar sind mit dem, was wir bei den Säugetieren finden, und sie sich gut einfügen lassen in die Erklärung, welche wir für die Mammalia versucht haben; da möchten wir sagen, daß die Schwierigkeiten, über die man sich so oft beklagt hat, bei dem Versuch um die vergleichende Ontogenie der Vertebraten festzustellen, bedeutend verringert sind.

Wir werden also die wichtigeren und sorgfältigeren Beschreibungen von Amphibienentwicklung vornehmen. Eigene Untersuchungen liegen hier nicht vor. Und wir werden nachzuspüren versuchen, ob die drei Wucherungsherde, welche wir oben in den zwei Keimblättern der Säugetiere angetroffen haben, auch bei den Amphibien nicht fehlen und ob die gegenseitigen Verhältnisse dieser Wucherungszentren und das weitere Schicksal

der Gewebe und der Organe, welche sie hervorbringen, ebenfalls nähere Vergleichbarkeit besitzen.

Wir fangen an mit den Gymnophionen, von deren früheren Stadien A. Brauer ('97) eine besonders klare Beschreibung gegeben hat, welche auf dem Studium eines ausgedehnten Materiales fußt. In der Reihenfolge haben wir nachzusehen, ob eine Entodermwucherung vorhanden ist, welche unserer protochordalen Platte vergleichbar wäre; ob eine Ektodermwucherung, welche dem protochordalen Knoten entspricht, vorkommt und ob noch ein anderes ektodermales Wachstumszentrum nicht fehlt, welches den ventralen Mesoblast aus sich hervorgehen läßt. Ich will an Kopien der Brauer'schen Figuren zeigen, daß alle drei bei *Hypogeophis* angetroffen werden, und daß durch die weiteren Verhältnisse und die Genesis der Organe, welche von ihnen gebildet werden, die Homologie mit den Säugetieren wohl zweifellos feststeht.

Gleich im Anfang ist daran zu denken, daß das *Hypogeophis*-Ei so sehr von Dottermaterial überfüllt ist, daß keine holoblastische Furchung eintritt, und daß als Resultat des Furchungsprozesses — wie in Kapitel II hervorgehoben wurde — Zellen an einem Pol des Eies sich ansammeln und daß infolge eines Delaminationsprozesses das gefurchte Ei bald zu einer Gastrula wird mit einer entodermalen unteren Schicht (s. Brauer, '97, Fig. A u. B, pp. 403, 404).

Fast zu gleicher Zeit wird eine Zellwucherung im Ektoderm und im Entoderm sichtbar, welche große Übereinstimmung zeigt mit dem, was oben (Fig. 71) für *Tarsius* beschrieben wurde. Der Punkt, wo das Ektoderm zu proliferieren angefangen hat, und wo die erste Veränderung darin bestanden hat, daß die Zellwucherung sich nach unten vorschob, kann unmittelbar mit dem Primitivknoten oder Hensen'schen Knoten auf dem Säugetierkeimschild verglichen werden und ist nichts anderes als unser Protochordalknoten. Der Punkt, wo die Entodermwucherung ins Auge fällt, liegt gerade da vor, wo die zwei Wucherungen verschmelzen — wie es so besonders

deutlich ist in Brauers Fig. 43, hier wiedergegeben in Fig. 99 — in genau derselben Weise wie wir es für *Tarsius* in Fig. 72 sahen. Ich glaube völlig berechtigt zu sein, die korrespondierenden Regionen des Amphibienembryos zu bezeichnen mit den Buchstaben *Pp* (Protochordalplatte), *Pw* (Protochordalknoten) (Protochordalknoten). Brauers Figur läßt für Zweifel keinen Platz, daß die mit *Pp* angedeuteten Zellen nicht entodermal, die Zellen *Pw* nicht ektodermal sein sollten und daß seine Ansichten in dieser Hinsicht mit der meinigen übereinstimmen, erhellt schon daraus, daß er erstgenannte „vegetative“, letztere „animale“ Zellen heißt.

Die spätere Umwandlung dieser von jetzt an verschmolzenen Region, welche in einer Doppelwucherung ihren Anfang nahm (siehe

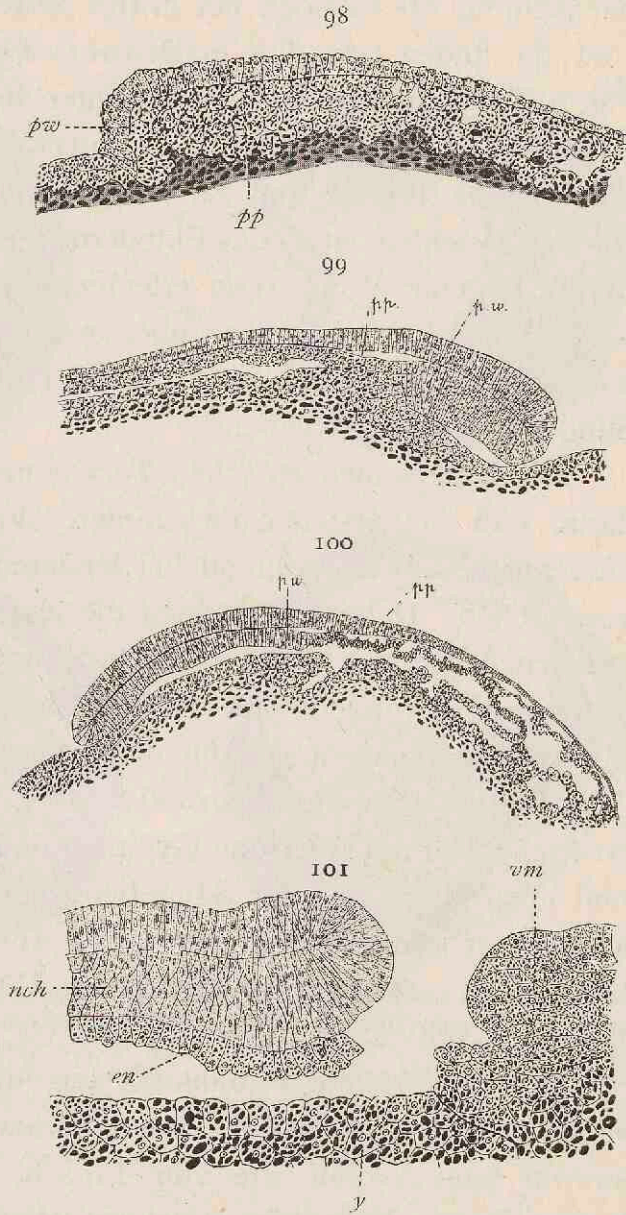


Fig. 98—101. Vier Längsschnitte von *Hypogeophis* (nach Brauer '97). In Fig. 98 fängt die nach unten gerichtete Wucherung des Ektoderms (*pw* protochordaler Knoten) zu verschmelzen an mit der Protochordalplatte *pp*. In Fig. 99 ist die Notogenese wieder weiter vorgeschritten; in Fig. 100 ist die Furchungshöhle mit der enterischen Höhle verschmolzen; in Fig. 101 ist der ventrale Mesoblast *vm* auch aufgetreten und das Entoderm *en* hat sich zwischen Chorda (*nch*) und Dotter (*y*) eingeschoben.

Fig. 100, 101), — eine Wucherung ganz nach demselben Plan wie bei *Tarsius* und recht vielen anderen Säugetieren, — wird später noch besprochen werden. Erst müssen wir noch nachspüren, ob es noch ein drittes Wucherungszentrum gibt. Und da finden wir dies in Brauers Fig. 59, hier kopiert in Fig. 101, wo auf kurzen Abstand hinter den Protochordalknoten — und davon getrennt durch ein Intervall, welches demjenigen von *Tarsius* (Fig. 72 und 92, wo das Intervall jedoch minimal war) vergleichbar ist — das Ektoderm recht deutlich eine neue und bedeutende Wucherung erleidet, welche Gewebe aus sich hervorgehen läßt, die genau übereinstimmen mit jenen, welche wir an der nämlichen Stelle als der ventrale Mesoblast der Säugetiere gedeutet haben.

Der Unterschied zwischen *Tarsius* und *Hypogeophis* besteht darin, daß bei ersterem dies hintere Wucherungszentrum am allerersten auftritt, während bei letzterem die beiden anderen vorangehen. Dennoch kommen die anderen Säugetiere hierin mit den Amphibien überein, da Protochordalplatte und -knoten sichtbar sind vor, oder gleichzeitig entstehen mit der Bildung des Wucherungszentrums für den ventralen Mesoblast.

Wo wir also gutbegründete Vergleichen zwischen Brauers Figuren für frühe Gymnophionen-(Coecilien-)Stadien und unseren eigenen für Säugetiere haben feststellen können, werden wir jetzt zur Betrachtung der Anuren schreiten und dabei als Ausgangspunkt Brachets ('03) Abbildungen des Frosches wählen.

In seine frühere Publikation aus dem Jahre '03 (Fig. 6, 7, 39—47) finden wir, daß Brachet frühere Stadien beschreibt, sowohl vom Axolotl wie vom Frosch, in welchen es einem unparteiischen Wahrnehmer schwer fallen würde, die Anwesenheit einer Protochordalplatte zu leugnen. Eine seiner Figuren, hier in Fig. 102 kopiert, läßt wenig Zweifel bestehen, daß in dem Entoderm des Frosches sich eine besondere Stelle findet, wo verdicktes Entoderm sich eben an der Stelle befindet, wo wir gerade in diesem Stadium die Protochordalplatte erwarten

würden. Seine anderen Figuren, welche hier ebenfalls kopiert sind (Fig. 103—105), zeigen die weiteren Entwicklungsstadien.

Und was nun die ringförmige Entodermzone betrifft, aus welcher die Blutgefäße und das Blut ihren Ursprung nehmen,

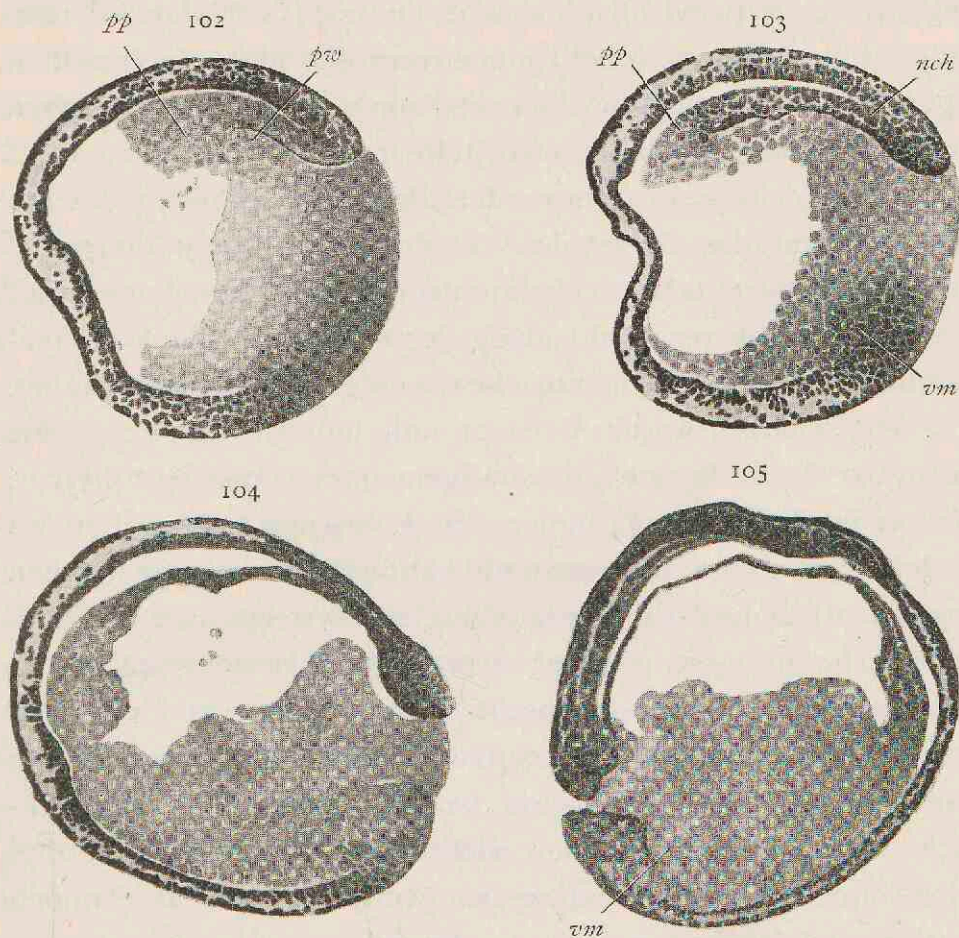


Fig. 102—105. Vier Längsschnitte von Froschembryonen (nach Brachet '02). In Fig. 102 haben Protochordalplatte (*pp*) und Protochordalknoten (*pzw*) sich zu differenzieren angefangen; in Fig. 103 ist die Chorda (*nch*) weiter ausgebildet und tritt der ventrale Mesoblast (*vm*) hervor; in Fig. 104 sind Furchungshöhle und Darmhöhle zusammengeflossen und ist die Notogenese bedeutend weiter fortgeschritten; in Fig. 105 sind Chorda, Somiten und Darm gebildet, ist die Kopffalte sichtbar geworden und hat sich der ventrale Mesoblast weiter entwickelt.

so finden wir es nach Brachet bei den Amphibien in gleicher Weise angeordnet. Er schreibt ('03, p. 686) für den Frosch „les endotheliums vasculaires, y compris l'endothelium endocardiaque et les futures cellules rouges du sang, procèdent de la partie du mésoblaste . . . qui s'est séparée par délamination

de la partie ventrale de l'endoblaste gastruléen". Und weiter ('03, p. 688) „de tout le vaste manchon mésoblastique qui se délamine à la surface de l'endoblaste gastruléen, la partie ventrale, sur une largeur plus ou moins grande selon les régions, se sépare complètement du reste à des stades relativement peu avancés, et, poursuivant dès lors une évolution spéciale, donne naissance à tout l'appareil vasculaire sanguin (endotheliums vasculaires et cellules rouges du sang).“

Der von Brachet verwendete Ausdruck „manchon“ zeigt, daß auch er das Gebiet des Entoderms, welchem Blutgefäße und Blut lieferndes Mesenchym entspringen, in Form einer ringförmigen peripheren Umkleidung des Gebietes, woraus die mediadorsalen Organe sich entwickeln werden, wahrgenommen hat.

Mit schätzenswerter Vorsicht unterläßt Brachet es, seine Resultate beim Frosch zu verallgemeinern und hebt hervor, daß er für *Triton* dazu neigt, an der Folgerung festzuhalten, zu welcher er in einer früheren Publikation ('98) bereits gekommen war, daß nämlich bei *Triton* das Gefäßsystem auch entodermaler Herkunft ist; daß er aber weitere Bestätigung seiner Wahrnehmungen für erwünscht hält, während er für *Axolotl* viele Reserven macht, da hier das Studium des Ursprungs der Gefäßzellen äußerst schwierig ist. Er betont aber ausdrücklich, daß er die Möglichkeit nicht ausschließen will, daß es sich hinterher noch herausstellen wird, daß *Axolotl* dennoch mit den beiden anderen übereinstimmt.

Andere Autoren, welche noch vor Brachet zu ähnlichen Folgerungen bezüglich des Ursprungs des Gefäßsystems bei Amphibien gekommen waren, sind Goette ('75) und Schwink ('91). Sie sind beide überzeugt, daß alle Blutzellen vom Entoderm herzuleiten sind und ebenso die Blutgefäße. Übrigens behauptet Brachet, daß die Stadien, auf welche Schwink seine Schlußfolgerung basiert, bereits zu weit vorgeschritten sind.

Es ist wichtig, daß Brachet beim Wiederholen von Cornings ('99) Wahrnehmungen konstatieren konnte, daß noch vor dem Vorderende der Chorda das mediane, protochordale

Plattenmaterial sich von hinten nach vorne so differenziert, daß der Mesoblast sich ablöst und sodann eine dünne Schicht bildet, welche aus einem bis zwei Zelllagern besteht, welche zwischen dem Entoderm und der unteren Gehirnwand gelagert sind. Er findet, daß im Anfang das vordere Chordaende in diesen medianen Mesoblast hineinreicht. Bald aber wird es daraus losgelöst und das Chordavorderende tritt ganz frei hervor. Noch später verdünnt sich das mediane Mesoblastband, zerfällt und verschwindet schließlich, oder wird auf einzelne zerstreute Zellen reduziert, welche sich hie und da verbreiten. Das Entoderm des Daches des Darmrohres ist sodann direkt gegen die untere Gehirnwand angepreßt.

Das nämliche würde, *ceteris paribus*, für die Säugetiere gelten.

Der nächste Punkt, den wir zu betrachten haben, betrifft die von mir ('90) u. a. für gewisse Säugetiere (*Sorex*) und von Brauer bei *Hypogeophis* konstatierte Zusammenwachsung von Protochordalplatte und Protochordalknoten. Weder in Brachets Abbildungen von *Axolotl*, noch auch in denjenigen vom Frosch sind die Vorgänge so einleuchtend, wie sie es für Brauers *Hypogeophis* waren. Und dennoch kann, wenn wir die Brachetschen Figuren für *Axolotl* und Frosch betrachten, kein ernstlicher Grund uns davon abhalten, nun die Region, welche ich in all diesen Figuren mit *Pp* bezeichne, direkt zu vergleichen mit derselben Region bei *Hypogeophis* und den Säugetieren. Die Verschmelzung mit der ektoblastischen Wucherung, welche der Protochordalknoten darstellt — wenn auch Brachet es nicht in diesem Lichte betrachtet — wird bei *Axolotl* eingeleitet in Brachets ('03) Fig. 4 und 5; bei *Rana* in Fig. 102, hier kopiert. Die ektodermale Wucherung, welche ich als Protochordalknoten bezeichne, findet sich somit bei den Amphibien (*Hypogeophis* einbegriffen) an der Stelle, wo die sogenannte dorsale Lippe des Blastoporus in die Erscheinung tritt. Und diese Wucherungsstelle (wie es schon für Säugetiere hervorgehoben wurde und wie es Brachet ['02, '03], Bellonci

[84] und Lwoff [94] für Amphibien feststellten) bewegt sich nach hinten über die Oberfläche des Eies und spinnt dabei gleichzeitig die Chorda und die Somiten aus.

Beim Frosch habe ich in den Kopieen nach Brachets Figuren die übereinstimmenden Stellen durch die Buchstaben *Pp* und *Pw* angedeutet. *Pp* weist auf unleugbares Entoderm hin, welches durch Delamination getrennt worden ist von dem darüber gelagerten Ektoderm. Und die mit *Pw* bezeichnete Ektodermwucherung, welche gleich zu Anfang des Wucherungsprozesses mit der darunter gelegenen Protochordalplatte verwächst (und zwar in noch deutlicherer Art, wie in der etwas früheren Phase von *Axolotl*) — ungefähr in derselben Weise, wie wir die nämliche Erscheinung bei *Tarsius* in Fig. 72 antrafen — hat hier bereits einen gewissen Weg nach hinten zurückgelegt. Dieser Weg ist noch weiter verlängert und die Derivate von dem, was anfangs der Protochordalknoten war, haben zugenommen in Fig. 103 (*Rana*) und doch lassen die Buchstaben *Pp* nicht bezweifeln, daß sie auf die ursprüngliche entodermale Wucherung gerichtet sind. Ebenfalls weist *Pw* nach, was aus dem ektodermalen Wucherungsherd geworden ist. Wir können es nur begreiflich finden, daß auch für die Amphibien Meinungsverschiedenheiten darüber bestanden haben, ob die Chorda (erstes und vorderstes von *Pw* abstammendes Gebilde) entodermaler, mesodermaler oder ektodermaler Herkunft war. Und die verschiedenen Autoren, welche nacheinander die eine oder die andere dieser Lösungen befürwortet haben, gründeten ihre Aussprache nach ihrem besten Wissen auf ein Material, welches so ungemein viel weniger klar und deutlich ist, wie es dieselben Vorgänge bei den meisten Säugetieren sind. Die Kontinuität, worin von Anfang an Ektoderm und Entoderm (Fig. 102) der ringförmigen Delaminationszone entlang (Goettes Marginalzone) stehen, hat ganz vorwiegend dazu beigetragen, den Irrtum zu bestärken, nach welchem die eben von uns beschriebenen Prozesse als Gastrulationsprozesse aufgefaßt wurden, anstatt sie als

Notogenesis zu betrachten; daß folglich alle Schlüsse durch diese voraufgefaßte Meinung gefälscht wurden. Schließlich sind die Säugetiere gekommen und haben uns den Weg aus dem Labyrinth heraus gezeigt. Eine Umbildung unserer Ansichten muß davon die notwendige Folge sein.

Ohne jetzt in viele Details zu treten über protochordale Platte, protochordalen Knoten und ihre resp. Derivate beim Frosch werden wir jetzt nachzusehen haben, ob das dritte Wucherungszentrum, welches wir auch bei Brauers Gymnophionen konstatieren konnten, ebenso deutlich bei Anuren und Urodelen vorliegt.

In diesen Fragen lassen Brachets Untersuchungen sowie jene anderer später noch zu zitierenden Forscher keinen Zweifel bestehen. Das ektodermale Wucherungszentrum, welches bis jetzt bekannt ist als die ventrale Lippe des Blastoporus, ist recht deutlich (Fig. 103—105) und bringt seine mesoblastischen Derivate mit großer Gesetzmäßigkeit hervor, und zwar in einer Reihenfolge, welche auf das Genaueste vergleichbar ist mit dem, was wir bei Säugetieren vorfanden. Brachet schreibt bezüglich dieses dritten Zentrums ('03, p. 67), daß es ist: „Un épaissement notable de la partie toute inférieure de l'ectoblaste.“ Und weiter noch (l. c. p. 68): „Même épaissement considérable de l'ectoblaste qui vient par une large base se continuer avec les éléments du bouchon vitellin et cela à une certaine distance dans la profondeur de l'œuf.“

Wir haben hier den ventralen Mesoblast vor uns, welcher in *Tarsius* (und den anderen Primaten) so ungemein früh auftritt und sich um die Nabelblase herum ausbreitet, dabei eine recht frühzeitige Differenzierung des splanchnischen als unterschieden vom somatischen Mesoblast hervorrufend.

Betrachten wir die hier nach Brachet kopierten Fig. 104 und 105, so bemerken wir gleich, daß eine Homologie besteht zwischen der mit *vm* angedeuteten Region und derjenigen in den Fig. 71, 72 und 92 mit denselben Buchstaben angegebenen. Auch sehen wir, daß wenn dem dort bei den Amphibien pro-

duzierten Mesoblast eine ebenso frühe Entwicklung zu Teil werden würde wie bei *Tarsius* und sich darin (*vm*, Fig.107) wie bei letzterem eine Höhle bilden würde, daß sodann letztere den Raum der Furchungshöhle ausfüllen würde und sich anlegen gegen die Höhle, welche beim Säugetiere die Nabelblase heißt und welche das sogenannte Archenteron des Amphibiums darstellt. Die Zusammenfließung des letzteren mit der Furchungshöhle ist dieselbe, welche bei *Tarsius* viel früher beobachtet wird (Fig. 15),

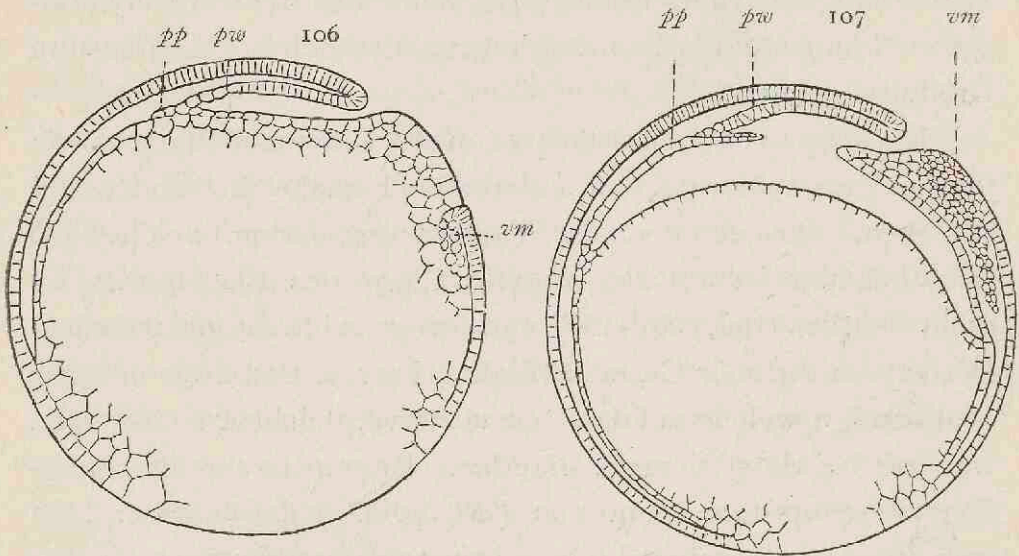


Fig. 106 u. 107. Zwei schematische Längsschnitte zweier Stadien der Notogenese bei Amphibien (nach Ziegler '02). *pp* Protochordalplatte; *pw* Protochordalknoten; *vm* ventraler Mesoblast.

wenn das Entoderm auch das Dach der vom Trophoblast dargestellten Höhle bildet. Wir werden aber später zu diesen möglichen Vergleichen zurückkehren.

Es blieb noch festzustellen, ob in anderen Amphibien, wie *Rana* und *Triton*, ebenfalls ein vierter Herd vorhanden ist, aus welchem Gewebe ihren Ursprung nehmen, die sich zwischen Ekto- und Entoderm einlagern. Mit anderen Worten, ob auch bei Amphibien etwas ähnliches vorkommt, welches der ringförmigen Zone von Mesenchymproduzierendem Entoderm (rechts und links von der protochordalen Platte nach hinten sich ausdehnend und hinten unter dem ventralen Mesoblast wiederum

in der Medianlinie zusammentretend), wie es in Fig. 68 abgebildet wurde, entspricht.

Obgleich nun Brachet nicht ausdrücklich hervorhebt, daß eine solche ringförmige Entodermzone von ihm beobachtet wurde, so dürfen wir aus seinen Beschreibungen ableiten, daß sie dennoch in seinen Präparaten vorhanden ist. Auf S. 88 ('03) beschreibt er „l'intense activité que l'on pourrait appeler mésoblastogène des cellules de la voûte“ (durch welch' letztere er das Dach des Archenterons andeutet); und auf S. 89: „les bandes mésoblastiques sont plus épaisses dans la région blastoporale que dans la région gastrale proprement dite . . . Le mésoblaste péristomal est beaucoup plus abondant que le mésoblaste gastral“ (p. 90). Auf diese Zitate können wir, glaube ich, die Vermutung gründen, daß die Anwesenheit einer ringförmigen Zone Mesenchymproduzierenden Entoderms auch bei den Amphibien zu seiner Zeit wird bestätigt werden können.

Autoren, die es in der hinteren Medianlinie der Embryonalanlage tatsächlich abgebildet haben, sind Robinson und Assheton ('91, Fig. 14—17), in deren Figuren der medianen Region des Blastoporus und der dahinterliegenden Abschnitte wir eine entodermale Wucherung beobachten, welche dasjenige hervorbringt, was diese Autoren „die hypoblastische oder innere Mesoblastschicht des Primitivstreifens“ nennen, als solche der „epiblastischen oder äußeren Schicht des Primitivstreifens“ entgegengesetzt. Diese Untersuchung erlaubt uns also, einen direkten Vergleich anzustellen mit den in Fig. 95 und 96 für *Tarsius* abgebildeten Erscheinungen, wo wir eine deutliche epiblastische und hypoblastische Mesoblastschicht des Primitivstreifens hervortreten sahen, wie sie für den Frosch von Robinson und Assheton festgestellt wurde.

Es sollte noch hinzugefügt werden, daß die ringförmige Zone Mesenchymproduzierenden Entoderms beim Frosch sogar als eine unpaare ventrale Schicht auftreten kann, und erst später paarig und dabei mehr oder weniger ringförmig wird. Brachet ('03, p. 686) äußert sich darüber folgenderweise: „Il existe

une phase du développement où les cellules vasculaires des futurs vaisseaux vitellins forment une couche continue impaire et médiane (Fig. 22) et la parité définitive est secondaire.“

Wir haben jetzt gesehen, daß wir in den drei Unterabteilungen der Amphibien frühe Vorgänge ektodermaler und entodermaler Wucherung beobachten können, welche eine direkte Vergleichung zulassen mit dem, was wir für Säugetiere beschrieben haben. Und wir mögen noch hinzufügen, daß die Kontinuität zwischen den Derivaten der Protochordalplatte und derjenigen der ringförmigen Zone bei den Amphibien vielleicht sogar noch früher auftritt; während die Kontinuität dieser letzteren Derivate mit den mesoblastischen Elementen, welche rechts und links der medianen Dorsallinie entstehen, wieder so früh zu Stande kommt, daß es nicht Wunder nimmt, daß die Amphibien frühere Untersucher nicht auf die Idee gebracht haben, daß die verschiedenen Ursprungsstellen dieser Zellen und Gewebe, welche sich zwischen die beiden primären Keimblätter einschieben, gegenseitig als relativ unabhängig zu betrachten sind.

Wenn wir später hervorheben werden, welches die weiteren Schicksale der Produkte dieser hier ebengenannten Wucherungszentren sind, wird die vollständige Homologie zwischen Amphibien und Säugetieren noch deutlicher hervortreten.

III. Sauropsida und Ornithodelphia.

Mit Bezug auf diese Klassen habe ich keine eigenen Wahrnehmungen zu verzeichnen. Wir dürfen aber aus den bis jetzt von anderen veröffentlichten Untersuchungen die hier folgenden Tatsachen hervorheben, welche sich auf die Beteiligung des Entoderms bei der Mesenchymbildung beziehen.

Für den Sperling veröffentlicht Schauinsland ('03) sowohl eine Oberflächenansicht, einen Quer- und einen Längsschnitt, welche für diesen Vogel keinen Zweifel bestehen lassen an der Anwesenheit einer scharf umschriebenen Protochordal-

platte, welche als Wucherung im Entoderm entsteht, noch ehe irgend eine Mesoblastbildung aus Ektodermzellen angefangen hat. Fünf seiner Figuren sind hier kopiert (Fig. 108—112).

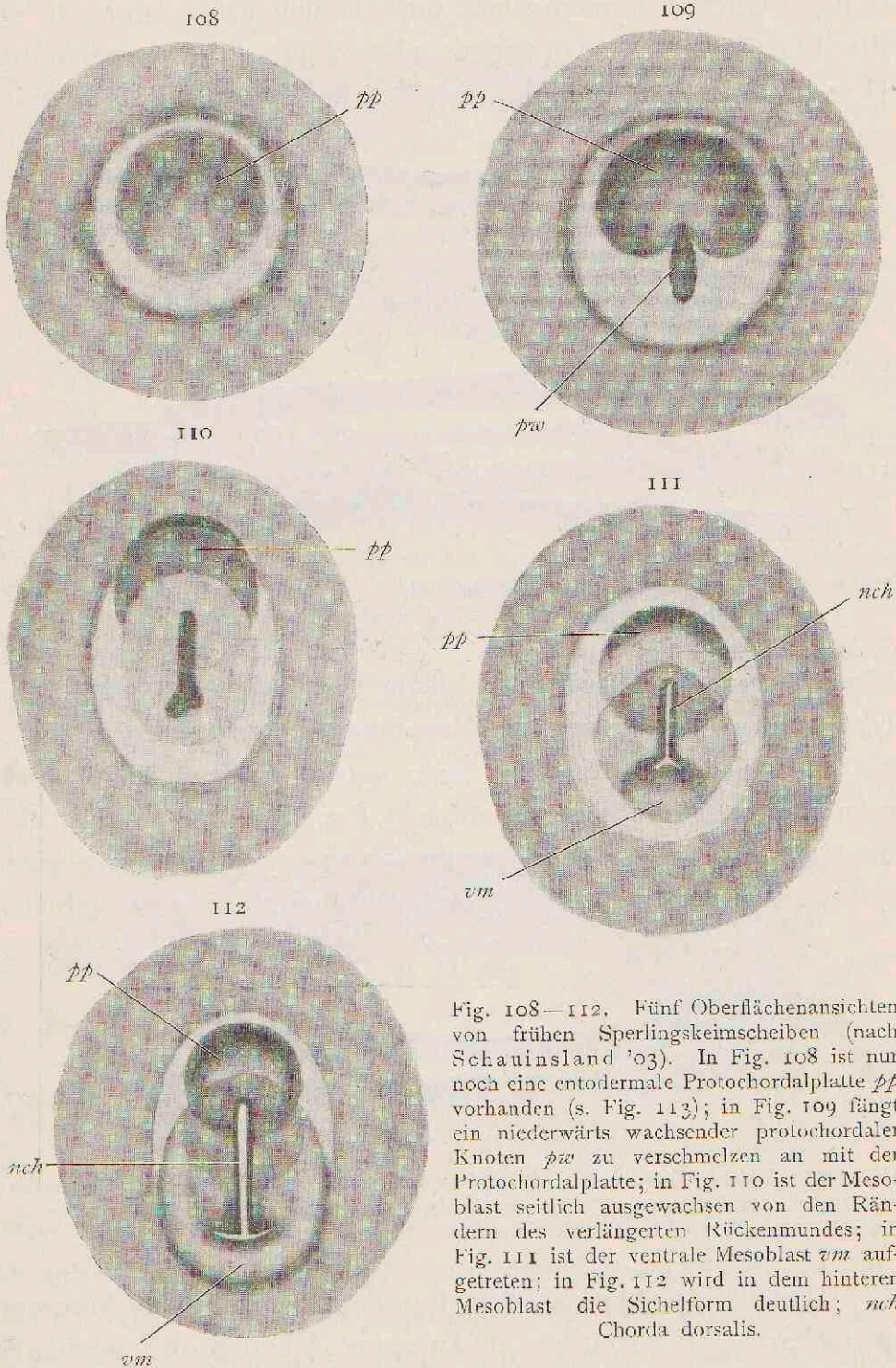


Fig. 108—112. Fünf Oberflächenansichten von frühen Sperlingskeimscheiben (nach Schauinsland '03). In Fig. 108 ist nur noch eine entodermale Protochordalplatte *pp* vorhanden (s. Fig. 113); in Fig. 109 fängt ein niederwärts wachsender protochordaler Knoten *pw* zu verschmelzen an mit der Protochordalplatte; in Fig. 110 ist der Mesoblast seitlich ausgewachsen von den Rändern des verlängerten Rückenmundes; in Fig. 111 ist der ventrale Mesoblast *vm* aufgetreten; in Fig. 112 wird in dem hinteren Mesoblast die Sichelform deutlich; *nch* Chorda dorsalis.

Die Region in der Oberflächenansicht, welche ich als Protochordalplatte bezeichne, wird von Schauinsland der Entoblasthof genannt. Nicht nur ist die Lage dieser Region in vollster Übereinstimmung mit der nämlichen in *Sorex* wie es die Fig. 55 und 68 vorzeigen, aber auch die Längsschnitte (Fig. 113 für den Sperling, 54 für die Spitzmaus) sind sehr



Fig. 113. Längsschnitt einer Sperlingskeimscheibe mit früher Mesoblastbildung. *pp* protochordale Platte; s. Fig. 111 (nach Schauinsland '03).

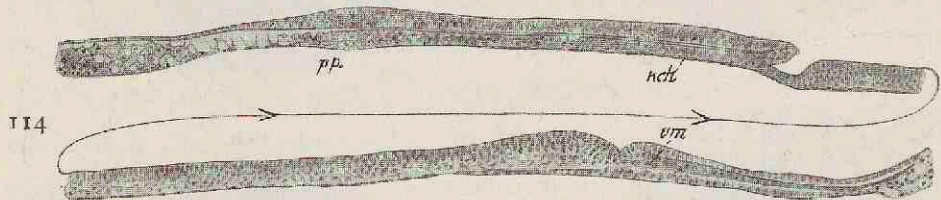


Fig. 114. Längsschnitt eines Sperlingskeimschildes. *pp* Protochordalplatte; *ndc* Chorda dorsalis; *vm* ventraler Mesoblast (nach Schauinsland '03).

ähnlich und bestätigen eine lokale Verdickung im Entoderm. Und wenn später der ventrale Mesoblast sich zu zeigen anfängt, so sind wiederum die Oberflächenansichten vom Vogel und vom Säugetier direkt vergleichbar (s. Fig. 68 u. 111) und ist die unabhängige Gewebevermehrung — innig verwoben, obgleich von verschiedenen Keimschichten herrührend — unzweifelhaft.

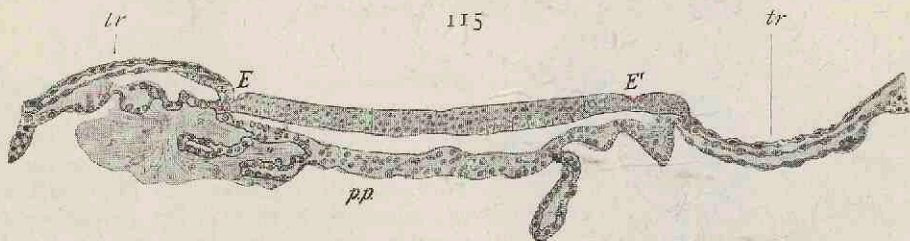


Fig. 115. Anderer Querschnitt von *Sphenodon*, um die Differenzierung des zweischichtigen Trophoblastes *tr* dem ektodermalen Schilde *EE'* gegenüber anzudeuten. *pp* Protochordalplatte (nach Schauinsland '03).

Gleichfalls steht es bei den Reptilien, wo zahlreiche Autoren in vielen noch rezenten, illustrierten Arbeiten die mediane

entodermale Wucherung (protochordale Platte) in frühen Stadien abbilden. Ich kopiere hier einige von *Passer* (Fig. 113, 114), fünf von *Sphenodon* (Fig. 65, 115—118) und zwei von *Cha-*

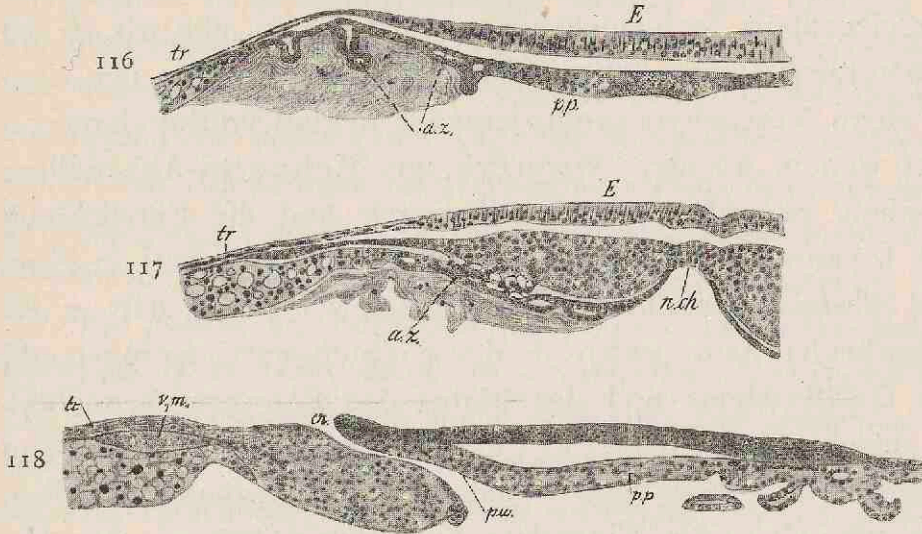


Fig. 116—118. Drei Durchschnitte früher Keimscheiben von *Sphenodon* (nach Schauinsland '03). In Fig. 118 (Längsschnitt) sind die protochordale Platte *pp*, der Protochordalknoten *pw*, der ventrale Mesoblast *vm* und der Trophoblast *tr* vorhanden. In dieser Phase der Notogenesis liegt ein langer und deutlicher neurenterischer Kanal vor. In Fig. 116, welche weiter vorwärts liegt als Fig. 117, ist die Protochordalplatte *pp* quer durchschnitten, wie auch die ringförmige Zone wuchernden Entoderms *ax*, welche sich nach hinten ausbreitet und an der Bildung der Area vasculosa mitwirkt. In Fig. 117 hat die Chorda *nch* ihre mediolongitudinale Differentiation angefangen; *cr* neurenterischer Canal.

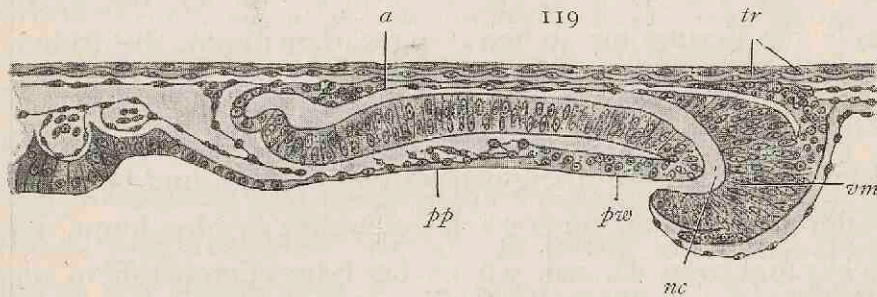


Fig. 119. Längsschnitt eines frühen Embryos von *Chamaeleo* (nach Schauinsland '03). *pp* protochordale Platte; *pw* protochordaler Knoten; *vm* ventraler Mesoblast; *nc* neurenterischer Canal; *a* Amnion, *tr* zweischichtiger Trophoblast.

maeleo (Fig. 64, 119), alle sieben an Schauinsland ('03) entlehnt. Ich darf noch hinzufügen, daß Mitsukuri ('93), Mehnert ('92, '94) und Davenport ('96, Pl. VII) einen ähnlichen Sachverhalt für Schildkröten, Strahl ('82, '84), Will

(90) und Corning (99) für Eidechsen, Voeltzkow (93) für Krokodile ans Licht gefördert haben.

Wenn also die Anwesenheit einer Protochordalplatte bei den Sauropsida als wohlbegründet gelten darf, so müssen wir die Angelegenheit doch noch genauer betrachten, ehe wir zu der Behauptung Recht hätten, daß das nämliche von der ringförmigen Mesenchym produzierenden Region im Entoderm gesagt werden könnte. Wenn wir uns Mehnerts Abhandlung ansehen, in welcher er den Ursprung und die Entwicklung des haemovasalen Gewebes (Area vasculosa, Siecl) in *Emys* und *Struthio* bespricht (96), so werden wir sehen, daß er für diese beiden Sauropsiden als den endgültigen Ursprungspunkt des Gefäßsystems und des Blutes das Entoderm betrachtet. Er tut aber noch mehr. Er gibt eine detaillierte Beschreibung (welche größtenteils ganz vollständig übereinstimmt mit dem, was wir oben für Säugetiere beschrieben haben), des Ursprunges in dem Hinterende des „Primitivstreifens“ von einer unleugbaren entodermalen Wucherung, welche von vielen Autoren irrtümlicherweise als ektodermal betrachtet wird. Ich glaube, daß eine sorgfältige Nachuntersuchung ihrer Präparate, sowie eine Vergleichung derselben mit den zahlreichen Schnittserien von *Tarsius* und *Tupaja* (welche immer für letzteren Zweck zur Verfügung stehen), sogar diejenigen, die früher an der rein ektodermalen Herkunft des Primitivstreifens festhielten, davon zu überzeugen im Stande sein wird, daß in der unteren Hälfte des Primitivstreifengewebes eine direkte und bedeutende Entodermwucherung unmöglich geleugnet werden kann. Diese Wucherungszone ist, wie wir es bei Säugetieren sahen, nichts anderes als der hintere mediane Abschnitt des gefäßbildenden Ringes, welcher oben besprochen und abgebildet wurde (Fig. 68 und 92) und von welchem die protochordale Platte der mediane frontale Abschnitt ist.

Bei der Schildkröte, *Emys*, gibt Mehnert (96) eine Detailbeschreibung, wie dieser Gewebering anfänglich den Eindruck macht von seitlichen Auswüchsen des Primitivstreifens,

später von sichelförmigen Flügeln und erst nachträglich eines Ringes. Hier darf daran erinnert werden, daß auch im Embryonalschild von *Tarsius* der erste Ursprung von Blut und Blutgefäßen in der hinteren Region sichtbar wird und daß wir ein ähnliches flügelartiges Vorwärtswachsen in der Verbreitung der Mesenchymproduzierenden ringförmigen Zone beobachten. Zur selben Zeit sollte es im Auge behalten werden, daß, wenn einmal das Primordium des Gefäßgewebes aus dem Entoderm hervorgegangen ist, die weitere Entwicklung davon unabhängig von der Ursprungsregion wird; so daß z. B. die Tatsache, daß wir bei *Tarsius* zu einer bestimmten Zeit die ganze Nabelblase mit Blutgefäßen dicht besetzt antreffen (Hubrecht '02, Fig. 91) selbstverständlich nicht erheischt, daß dieselben in loco aus dem Entoderm entstanden sind. Sie dehnten sich über die Nabelblase aus, nachdem sie einmal in der hier mehr eingehend besprochenen annulären Zone ihren Ursprung genommen hätten.

Es wird wohl genügen, hier auf Mehnerts Arbeit, worin er den entodermalen Ursprung des Gefäßringes sowohl für Reptilien wie für Vögel hervorhebt, hingewiesen zu haben und nicht nötig sein, diesen Vorgang noch mehr im Detail zu beschreiben, um so mehr, da bekanntlich so viele Meinungsverschiedenheiten mit Bezug auf diesen Punkt zwischen den verschiedenen Autoren bestehen. Wie weit diese Meinungsverschiedenheiten gehen, kann auch aus Mehnerts Arbeit abgesehen werden. Er gibt nämlich eine tabellarische Übersicht der verschiedenen Ansichten, wie sie mit Bezug auf diesen Punkt vertreten werden, und zwar von nicht weniger als sechsunddreißig verschiedenen Forschern, welche er unter sechs verschiedenen Möglichkeiten zusammenbringt, wo es der Entstehung von Blut und Blutgefäßen gilt.

Wo wir zwischen so weitgehenden Meinungsverschiedenheiten zu wählen haben, ist es nur natürlich, daß ich dazu neige mich Mehnert ('96), O. Hertwig ('83, p. 319), Goette ('74, '75), His ('00) und Rückert ('06) mit Bezug

auf den Ursprung des Gefäßnetzes anzuschließen. Haben doch verschiedene Säugetiergattungen mir zum Besitze von ganz zuverlässigen Schnittserien verholffen, aus welchen sich die Existenz einer ringförmigen Mesenchym produzierenden Zone im Entoderm ableiten läßt. Daß Kölliker, Keibel, Heape u. a. für die Säugetiere die hier befürwortete Beteiligung des Entoderms geleugnet haben, und daß sie das ganze Gefäßsystem von dem Mesoblast des Primitivstreifens herleiten, erklärt sich wohl aus der Tatsache, daß sie wahrscheinlich spätere Entwicklungsstadien als eben diejenige, in welchen der entodermale Ursprung evident ist, in Betracht gezogen haben. Letzterwähntes Stadium wird recht bald von einem anderen gefolgt, in welchem die Beteiligung des Entoderms aufgehört hat und in welchem die Weiterentwicklung des Gefäßsystems jetzt stattfindet zwischen den beiden primären Schichten und zwar in dem sogenannten Mesoblast.

All die hier besprochenen Punkte wurden von Rückert und Mollier gesichtet und einem sorgfältigen Vergleich unterzogen in dem Kapitel, welche sie beigetragen haben zu Hertwigs „Handbuch der Embryologie“. Demjenigen, der ihren Aufsatz nachschlägt, wird es nicht schwer fallen, sich der hier vertretenen Verallgemeinerung anzuschließen, daß nämlich das Entoderm das Muttergewebe ist, aus welchem Blutgefäße und Blut ihren Ursprung nehmen.

Rückert schreibt mit Bezug auf *Gecko* (l. c. p. 1172): „Ich traf auf eine deutliche Ablösung der hier ziemlich dotterreichen ersten Gefäßanlagen von dem angrenzenden hohen und ebenfalls dottergefüllten Entoblast. . . . Ihre entodermale Entstehung liegt daher klar zu Tage.“

Neben der protochordalen Platte und der ringförmigen Zone des Mesenchym produzierenden Entoderms finden wir auch bei den Sauropsiden die ektodermalen Mesoblast bildenden Herde, welche wir bei den Säugetieren beobachteten.

Der protochordale Knoten tritt in gewissem Sinne deutlicher hervor wie bei Säugetieren; er wurde unlängst von O.

Hertwig ('06) mit dem Namen Mesodermsäckchen angedeutet und er umfaßt eine umfangreichere Höhle als der relativ enge Kanal, den wir bei Säugetieren antrafen (Fig. 77). Auch in dieser Hinsicht soll der Ausnahmefall der Fig. 49 betrachtet werden: er wirft ein Streiflicht auf diese komplizierten Vorgänge sowohl bei Säugetieren als bei Sauropsiden.

Das Zusammenfließen zwischen der frühesten ektodermalen nach unten wachsenden Wucherung mit der protochordalen Platte wurde bis jetzt bei Reptilien nicht genauer untersucht. Dennoch dürfen wir aus den hier gegebenen, verschiedenen Autoren entlehnten Abbildungen schließen, daß es in derselben Weise stattfindet wie wir es bei *Tarsius* für Säugetiere und bei *Hypogeophis* für Amphibien beobachteten. Hertwigs ('06) Fig. 419 zeigt uns den frühesten Protochordalknoten bei einer Schlange, wie es mit dem verdickten Entoderm zusammenfließt. Hinter dem Protochordalknoten zeigt sich der ventrale Mesoblast als ein dritter mesoblastbildender Herd. Die Fig. 427 und 429 sind Fortsetzungen der nämlichen in etwas späteren Phasen und die Übereinstimmung mit unseren Fig. 76, 77, 102 und 103 von Säugetieren und Amphibien ist einleuchtend. In Hertwigs Fig. 429 ist sogar die Quelle des ventralen Mesoblastes nach unten verschoben, und wird sie von uns in der nämlichen Lage und zwar sehr scharf markiert in Fig. 119 für *Chamaeleo* wiedergefunden.

Für *Lacerta* wird dies alles uns noch deutlicher vor Augen geführt in Wenckebachs ('86) wohlbekanntem Figuren, welche in Hertwigs Fig. 437—441 wiedergegeben werden. Und was die Vögel betrifft, so läßt Schauinslands longitudinaler Sperlingsschnitt (Fig. 114) keinen Zweifel daran bestehen, daß die Vorgänge hier in der Tat dieselben wie bei Reptilien und Säugern sind. Protochordale Platte, Protochordalknoten, seitliche Lippen des Rückenmundes (Primitivstreifen) und ventraler Mesoblast haben jedes ihre übereinstimmende Stellung sowie ihre entsprechende Weiterentwicklung.

Es ist besonders deutlich, daß in dem letztgenannten Ge-

bietet die sogenannte Sichelrinne den ventralen Mesoblast unmittelbar hinter sich hat und daß es in dieser Gegend noch eine andere Entodermverdickung gibt, welche der Bildung von gefäßführenden Geweben vorangeht, wie es in der sich mehr speziell auf Säugetiere beziehenden Fig. 92 angegeben wurde.

Wo einmal so ausgedehnte Übereinstimmung mit Bezug auf gewisse allgemeine Grundzüge der frühesten Entwicklung mesoblastischer Strukturen zwischen Säugetieren, Amphibien und Sauropsiden vorgefunden wurde, war es selbstverständlich ein großes Desideratum zu wissen, inwieweit auch die eierlegenden Säugetiere, die Ornithodelphia, damit übereinstimmen. Dieser Paragraph war bereits niedergeschrieben und die Lücke, welche in dieser Hinsicht in unserem Wissen besteht, wurde schwer von mir empfunden, als eben die allerneueste Abhandlung von Wilson und Hill über *Ornithorhynchus* ans Licht kam in den Philosophical Transactions ('07). Diese wichtige Arbeit liefert uns die nötigen Daten, um die bestehende Lücke auszufüllen und ich war nur zu froh, daß ich diesen Paragraph umzuarbeiten hatte, da diese Tatsachen in vieler Hinsicht dasjenige bestätigten, wofür ich hier eingetreten war und sogar gewisse Punkte meiner Interpretation mit unerwarteter Bestimmtheit noch näher betonten.

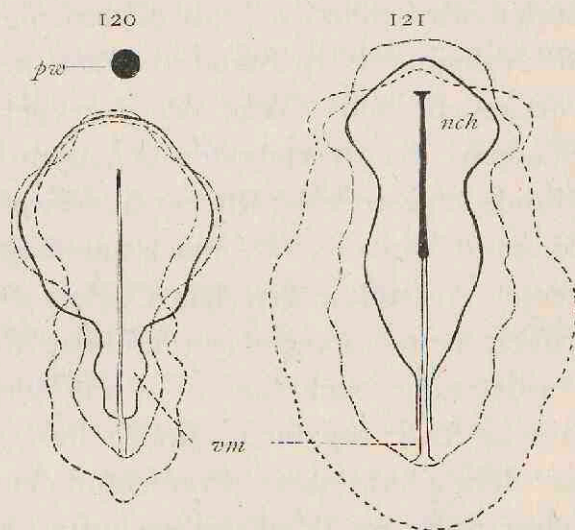
Zunächst bemerke ich, daß eine protochordale Platte, wie sie weiter oben besprochen wurde, von ihnen bei *Ornithorhynchus* wiedererkannt wurde und auch mit diesem Namen belegt wird. Die Daten jedoch, welche sich auf die allerfrüheste Erscheinung dieser Protochordalplatte bei *Ornithorhynchus* beziehen, sind immerhin noch zu dürftig, als daß ich es gewagt habe, deren Erwähnung zu tun, als wir im vorangehenden die Protochordalplatte besprochen haben. Und es erscheint wünschenswert, noch weitere Untersuchungen über diese seltenen Säugetiere abzuwarten, von welchen es so äußerst schwierig ist, die oben erwähnten Entwicklungsstadien zu bekommen.

Was den Protochordalknoten und den ventralen Mesoblast

von Sauropsida und Ornithodelphia betrifft, wurden gewisse staunenswerte Tatsachen von Wilson und Hill ans Licht gefördert. Wir werden diese hier vergleichen mit dem, was wir bei Reptilien, bei Vögeln und bei nicht monotremen Säugetieren antreffen.¹⁾

Die wichtigste Entdeckung bei *Ornithorhynchus* scheint mir diejenige zu sein, daß die Mesoblastbildung an dem Oberflächenabschnitt, welcher dem Säugetierembryonalschild entspricht, an zwei voneinander getrennten Stellen in der Medianlinie anfängt. Mit anderen Worten: der Protochordalknoten

Fig. 120 u. 121.
Zwei Oberflächenansichten von frühen Keimblasen von *Ornithorhynchus* (nach Wilson und Hill '07). In Fig. 120 sind der Protochordalknoten *pw* und der ventrale Mesoblast *vm* noch weit von einander getrennt; in Fig. 121 sind sie in der Mittellinie verschmolzen und findet Wucherung statt dem ganzen Rückenmund entlang, *nch* Chorda dorsalis.



und der ventrale Mesoblast, welche wir in allen Details ihrer frühesten Entstehung bei *Tarsius* verfolgt haben (p. 48 u. 53) und welche wir da in nächster Nähe zueinander antrafen (siehe noch Fig. 70—73), sind bei *Ornithorhynchus* so weit von-

¹⁾ Im Vorbeigehen möge hier bemerkt sein, daß Wilsons und Hills Aufsatz ein sehr lehrreiches Beispiel bildet von der Unmöglichkeit, in welcher wir uns befinden, um die bestehende Nomenklatur beizubehalten, wie diese sich allmählich aus den aufeinanderfolgenden Beiträgen verschiedener Autoren entwickelt hat. Wie wir schrittweise eine vergleichende Einsicht bekommen in das hier behandelte Thema, zeigt es sich, daß Namen wie Kopffortsatz, Primitivknoten und -streifen und viele andere oft irreführend und unerwünscht sind. Schon jetzt betrachten Wilson und Hill den Primitivstreifen von Säugetieren und Vögeln nicht länger als homolog ('07, p. 116) und schlagen nebenbei vor, um den Namen Kopffortsatz fallen zu lassen (ein auch von mir u. a. früher befürworteter Vorschlag). Daneben aber schlagen sie neue Namen vor, wie archenterische Platte u. a., wovon die Berechtigung noch zu beweisen steht und mir fraglich erscheint.

einander entfernt, wie es die Fig. 120 angibt. Bei Sauropsiden wurden sie von den verschiedenen, einander nachfolgenden Forschern im Zusammenhang angetroffen, aber nun ist zu beachten, daß sie bei *Ornithorhynchus* bald zusammenfließen (Fig. 121), so daß noch Raum bleibt für die Annahme, daß vielleicht bei gewissen Sauropsiden auch noch frühe Stadien gefunden werden mögen, welche mit dem Verhalten bei *Ornithorhynchus* übereinstimmen.

Aus dem Verhalten bei *Ornithorhynchus*, für dessen Details wir den Leser auf Wilsons und Hills Arbeit ('07) hinweisen, dürfen wir schließen, daß in derjenigen Embryonalregion, wo die Notogenesis zu Stande kommt, mehrere Wachstumszentren vorhanden sind. Was bei dem pelagischen, vermactinialen Stadium der Vertebratenstammform (Fig. 56) der dorsale Mundschlitz oder der Rückenmund war (von welchem das Stomodaem (Chorda dorsalis) nach unten vorwuchs gegen den Darm, dessen Ausstülpungen dem Coelom vorangingen), hat bei dem frühen Vertebratenembryo erbliche Reste seiner schrittweisen Ausdehnung nach hinten, sowie seiner Schließung¹⁾ hinterlassen. Das proximale Ende dieses dorsalen Mundschlitzes ist der allerfrüheste Protochordalknoten, das distale Ende unser frühestes Wachstumszentrum des ventralen Mesoblastes. Zwischen diesen beiden finden wir 1. ein rückwärts gerichtetes Wachstum des Protochordalknotens (oben für *Tarsius* und die Amphibien beschrieben), 2. ein vorwärts gerichtetes Wachstum, welches mit dem vorhergenannten zusammenfließt und durch Wilson und Hill für *Ornithorhynchus* festgestellt wurde, sowie auch noch 3. laterale Auswüchse, wie wir die lateralen Lippen des dorsalen Mundschlitzes nennen dürfen. Was als „Sichelrinne“ gedeutet worden ist, fand sich immer am distalen Ende dieses mediodorsalen Wucherungsherde, während das, was

¹⁾ In dieser Hinsicht kann die Hertwig'sche Auffassung sehr gut mit der meinigen in Übereinstimmung gebracht werden, nur mit dem Unterschied, daß der Rückenmund nicht als Urmund aufgefaßt und die Notogenesis nicht mit einer Gastrulation verwechselt werden soll.

anfangs der Protochordalknoten (Hensen'scher Knoten) ist, sich immer zu Anfang am proximalen Ende findet. Es darf behauptet werden, daß es einen gewissen Weg rückwärts zurücklegt, ehe es definitiv und vollständig mit der hinteren Proliferation zusammenwächst.

Das, was ab und zu als archenterische Höhle in den Protochordalknoten bezeichnet worden ist (und sogar von v. Beneden ('88) [auf Grund seiner Untersuchungen an Fledermäusen] verglichen worden ist mit dem Archenteron von *Amphioxus*), was von O. Hertwig Mesodermsäckchen genannt wurde ('06, p. 828), was von Wilson und Hill bei *Ornithorhynchus* als ein Querschlitz angetroffen wurde, und als eine unzweifelhafte Höhle durch vielen anderen Autoren, wie Will ('90), Mitsukuri ('93), Ballowitz ('01), Wenckebach ('86), Voeltzkow ('99), Schauinsland ('03) bei allen Reptilienordnungen, scheint mir der letzte Überrest zu sein jenes Raumes, welcher bei den coelenteraten Vorfahren eingeschlossen war zwischen den beiden seitlichen Lippen des Stomodaeums der sich verlängernden actinienartigen Stammform. Daß die Chorda dorsalis aus der Wandung dieser Höhlung gebildet wird, ist ja ganz natürlich; daß letztere in Verbindung tritt — sei es oft in launenhafter Weise und mit eigentümlichen Unterbrechungen — mit dem Darm, ist auch nur eben erbliche Reminiszenz; daß sie seitlich dazu neigt, um mit den Protosomiten¹⁾ in Verbindung zu treten, wie es Wilson und Hill für *Ornithorhynchus* ('07), Spee ('01) für *Cavia* beschreiben, ist auch leicht zu begreifen, sobald wir da-

¹⁾ Die sehr wichtige Frage, in wie weit Wilson und Hill Recht haben zu behaupten ('07, p. 117), daß die Protosomiten, welche sie beschreiben und abbilden „nichts zu tun haben mit dem Ursprung der ersten definitiven Somiten, noch auch irgendwie gerade da angetroffen werden, wo sich später letztere differenzieren werden,“ werde ich hier nicht näher besprechen, da es, wie der Titel dieses Kapitels zeigt, außerhalb des Rahmens dieser Arbeit fällt. Es möge hier nur noch darauf hingedeutet werden, daß meine eigenen Präparate mir wichtiges Material liefern, wodurch Licht auf diese sehr dunklen aber dennoch äußerst wichtigen Punkte in der Entwicklung der Säugetiere geworfen wird. In einer späteren Arbeit werde ich ausführlicher darauf eingehen.

ran denken, daß die Teile des primitiven Coelenteraten-Darmes, welche die Vorläufer eines vom Enteron getrennten Coeloms sind, in unmittelbarem Zusammenhang stehen mit der unteren Grenze des Stomodaeums (Chorda dorsalis).

Die Tatsache, daß diese Höhlung, oder Schlitz, oder Porus so viele verschiedene Formen und eine so wechselnde Ausdehnung annimmt bei den verschiedenen Wirbeltieren; daß sie bei einigen als neurenterischer Kanal auftritt, während bei anderen keine freie Höhlung an dieser Stelle mehr sichtbar ist; daß sie eine Verschiebung nach hinten erleidet, um endlich zu verschwinden, nachdem sie an verschiedenen Stellen in der Medianfläche des Rückens des Tieres erschienen ist; dies alles weist darauf hin, daß während der Notogenese diese wichtige Gewebdiskontinuität phylogenetischer Bedeutung auch diejenige Variabilität besitzt, welche sich an alten und archaischen Abschnitten des Vertebratenorganismus (Epiphysis, thyreoide Bildungen usw.) so oft wahrnehmen läßt.

Sie als Archenteron zu betrachten, wie es v. Beneden vorgeschlagen hat, und dabei das ursprüngliche Entoderm zu der Bedeutung eines Lecithophors herabzusetzen, ist eine verwerfliche Hypothese in derselben Richtung als jene von der Gastrulation in zwei Phasen, welche vor vielen Jahren von Keibel ('89) und von mir selbst ('88) vorgeschlagen wurde, welche wir aber seitdem aufgegeben haben.

IV. Fische.

Die frühen Entwicklungsphasen der Keimblätter der Fische waren nicht das Objekt einer ausführlichen persönlichen Nachforschung meinerseits, obschon ich eine gewisse Anzahl von Schnittserien besitze, sowohl von Elasmobranchiern wie von Teleostiern.

Und so möchte ich in den nachfolgenden Seiten nur einige zerstreute Literaturangaben über dieses Thema geben, welche meiner Meinung nach die Möglichkeit nicht aus-

schließen, daß die Ansichten, zu welchen die Säugetiere mich geführt haben, auch für diese niederen Vertebraten Gültigkeit werden beanspruchen können.

Mit *Amphioxus* anfangend, werde ich nur hinzudeuten haben auf Legros' letzten Beitrag zur Ontogenie dieses Tieres, aus welchem ich Fig. 47 (p. 18) kopierte. Darin sehen wir, daß die mit *pp* angedeutete Region von Legros speziell gedeutet wird als ein Teil des ursprünglichen Entoderms der weitmündigen Gastrula. Letztere wird in *Amphioxus* — im Gegensatz zu dem, was wir bei allen anderen Vertebraten finden — durch Invagination und nicht durch Delamination gebildet (cf. p. 13).

Cerfontaine ('06) und Legros ('07) sind bereit, die Lwoff'sche Interpretation zu akzeptieren. Letzterer hat sehr dazu mitgewirkt, um verschiedene Forscher zu einer genaueren Überlegung des Vorganges zu veranlassen. Die mit *pw* bezeichnete Stelle in dem Längsschnitt (Fig. 47) eines frühen Stadiums der Notogenese sollte also als der mediane Abschnitt der Lwoff'schen Dorsalplatte betrachtet werden, und als ein essentielles Ektodermdderivat, welches zu Stande gekommen ist infolge des Wachstums nach hinten von dem, was anfänglich die dorsale Lippe des früheren Blastoporus war (cf. für Säugetiere mit Fig. 71, 72 und 76—78 von *Tarsius*). Während dieses Wachstums nach hinten, welches nicht die Gastrulation abschließt, sondern die Notogenese einleitet (Hubrecht '05), treten die beiden Embryonalregionen hervor, welche wir auch bei *Amphioxus*, die essentiell entodermale Protochordalplatte *pp* und den ektodermalen Protochordalknoten *pw* genannt haben.

Bei Elasmobranchiern ist die Vergleichung weder mühsam noch entfernt liegend. Wir sehen in den Fig. 122—124 und 125—127 (nach His und Rückert kopiert), daß, wenn einmal die Trennung zwischen den primären Keimblättern durch Delamination zu Stande gekommen ist, eine Ektodermwucherung auftritt (*pw* Fig. 126), welche hier ebenfalls den Namen

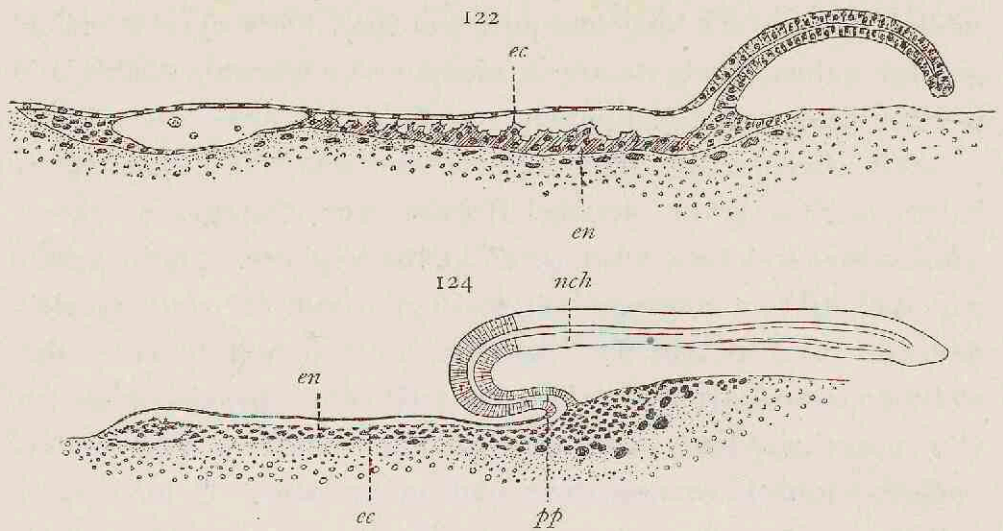


Fig. 122—124. Drei Längsschnitte durch aufeinanderfolgende Notogenesis-Stadien von *Torpedo* (nach His '00). In Fig. 122 sind Ektoderm *ec* und Entoderm *en* voneinander durch Delamination getrennt worden und hat eben Notogenesis angefangen. In Fig. 123 ist das Abfalten des Kopfes weiter vorgeschritten; in Fig. 123 u. 124 wird ein Teil der Protochordalplatte vom Dotter abgehoben. *pp* Protochordalplatte, *nch* Chorda dorsalis.

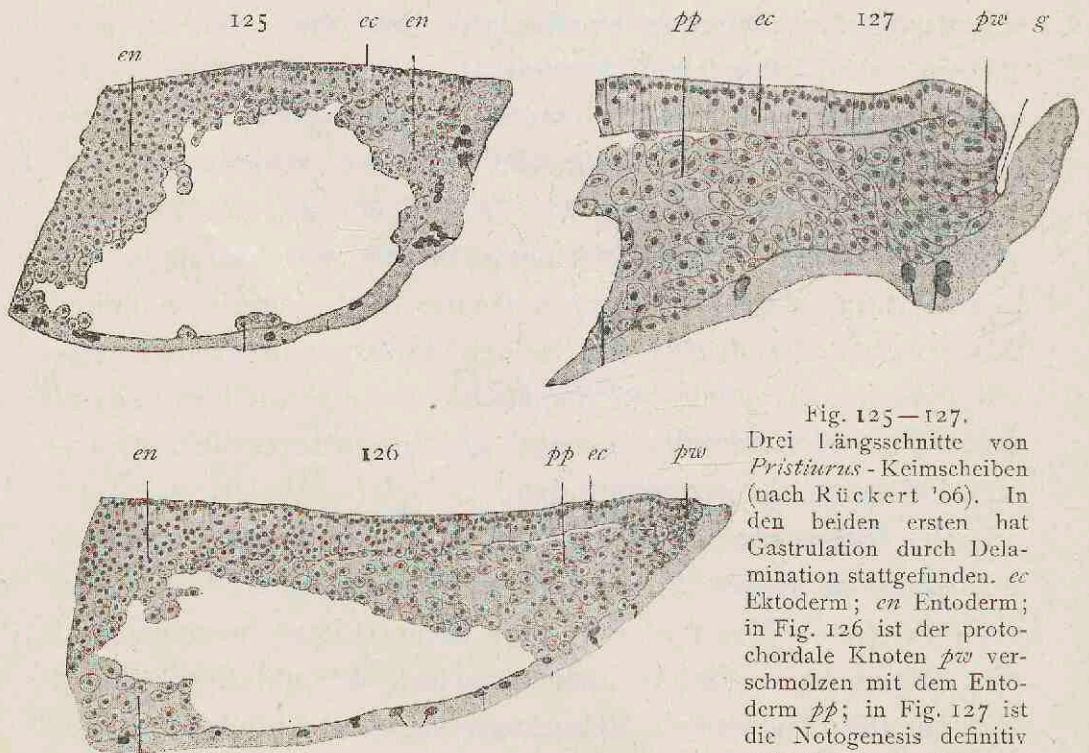
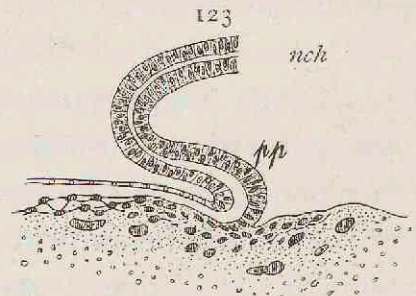


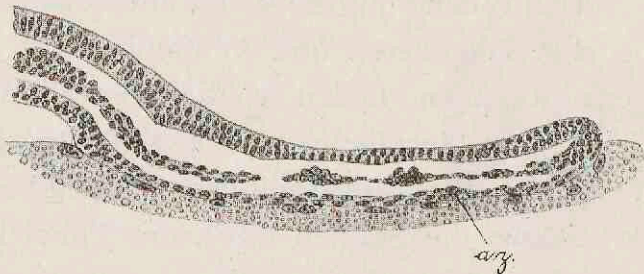
Fig. 125—127. Drei Längsschnitte von *Pristiurus*-Keimscheiben (nach Rückert '06). In den beiden ersten hat Gastrulation durch Delamination stattgefunden. *ec* Ektoderm; *en* Entoderm; in Fig. 126 ist der protochordale Knoten *pw* verschmolzen mit dem Entoderm *pp*; in Fig. 127 ist die Notogenesis definitiv aufgetreten; *g* eben anfangende Darmhöhlung.

Protochordalknoten verdient, während die unzweifelhafte entodermale Schicht (*pp*) in der linken Seite der Figur homolog ist und bleibt mit dem, was wir bei den Säugetieren die Protochordalplatte genannt haben. In Fig. 127 ist die Notogenesis eben angefangen, in Fig. 122 ist sie bedeutend vorgeschritten und in Fig. 123 und 124, wo die Kopffalte aufgetreten ist, hat sich ein Teil der anfänglich horizontal ausgedehnten Schicht (*pp*) vom Dotter abgehoben. Sie ist jetzt diejenige Partie des Entoderms, welche vor dem Vorderende der Chorda liegt und welche an ihrer dem Ektoderm zugewehrten Seite durch eine Wucherungserscheinung an der Bildung des Herzendotheliums mitwirkt (cf. Rückert und Mollier in Hertwigs Handbuch, Bd. I, 1, II, p. 10, 33, 34).

Ganz ähnliche Verhältnisse wurden früher von mir ('02, Pl. IX, Fig. 72—74) für *Tarsius* beschrieben und die Fig. 77, 78 sollten mit den hier für Elasmobranchiern gegebenen verglichen werden.

Über die Frage, ob es auch bei Elasmobranchiern eine ringförmige Entodermzone gibt, welche eine Mesenchymbil-

Fig. 128. Querschnitt der rechten Hälfte eines frühen Embryonschildes von *Torpedo* (nach Rückert und Mollier '06). Die Beteiligung einer Entodermregion *az* an der Bildung von Blut und Blutgefäßen ist hier angedeutet.



dung hervorgehen läßt, aus welcher letzterer sich das Gefäßsystem entwickeln wird, finden wir vertrauenswürdige Tatsachen in Rückerts und Molliers ausführlicher, oben zitierter Abhandlung. Ihre Fig. 177, hier als Fig. 128 kopiert, ist ganz besonders instruktiv, und wir können uns damit begnügen, auf dieses wichtige Kapitel in Hertwigs Handbuch hinzuweisen. Es geht daraus hervor, daß die frühen Elasmobranchierstadien auch dadurch wieder denjenigen der Säugetiere gleichen, daß bei ihnen eine ringförmige Zone Mesenchym bildenden Entoderms

vorhanden ist. Obschon wir in Rückerts Aufsatz eine gewisse Reserve konstatieren, mit Bezug auf die Anerkennung jener Schlußfolgerung, daß das blutbildende Mesenchym von entoblastischer Herkunft ist, so hat er sich doch de facto ganz deutlich in dieser Richtung ausgesprochen. Seine Schlußfolgerung (l. c. p. 1095), daß es von keiner Bedeutung sein kann, ob die Blutanlage der Selachier meso- oder entodermal sei, ist nicht die unsere, weil wir in der ersten Hälfte dieses Kapitels dargetan haben, daß eine genaue Analyse der Mesoblastbildung auch bei Säugetieren bedeutend dazu beitragen kann, um die Vergleichung der verschiedenen Klassen miteinander zu erleichtern. Daß auch bei Elasmobranchiern sowie bei Säugetieren eine sehr frühe Verschmelzung eintritt zwischen Rückerts peripherem und seinem axialem Mesoderm und daß, wenn diese Verschmelzung eingetreten ist, von weiterer Analyse nicht die Rede sein kann, ist zweifellos wahr: es darf uns aber nicht davon zurückhalten nachdrücklich zu betonen, daß es notwendig wird, eben die allerjüngsten Stadien mit größter Genauigkeit gegenseitig zu vergleichen.

Den Wucherungsherd, der übereinstimmt, mit dem, was wir bei den Säugetieren und Amphibien den ventralen Mesoblast genannt haben, finden wir bei den Elasmobranchiern in den Schwanzanschwellungen. Ich will hier nicht in noch engere Vergleichen treten, sondern verschiebe dies auf eine spätere Arbeit, wo die Stadien nach der Entwicklung der Mesoblastosomen zur Besprechung kommen.

Bei den Teleostomen finden wir Entwicklungsstadien, welche wieder einen anderen Charakter haben als diejenigen, welche wir bei den Elasmobranchiern antrafen. In vielen Fällen sind die Eier nicht meroblastisch und sodann ist eine mehr weniger enge Vergleichung möglich zwischen ihrer Entwicklung und jener der oben besprochenen Amphibien. So verhält es sich mit den Störeiern und mit denen der Dipnoer: *Ceratodus*, *Lepidosiren* und *Protopterus* (Fig. 129). Andere mögliche Vergleichen, und zwar solche mit der Entwicklung

des *Petromyzons*, tauchen auf und werden bereits von vielen Autoren erwähnt. Gewisse äußere Charaktere dieser Entwicklung, wie z. B. die Rückenrinne, welche Semon für *Ceratodus* (Fig. 130) abgebildet hat, und welche von Braus auch für Urodelen beschrieben wurde, scheinen mir einfach erklärt werden zu können, wenn wir diese Rückenrinne nicht als irgend welchen Rest des Blastoporus oder des Urmundes betrachten, wie es Semon vorschlägt ('93, p. 37—39), sondern als die letzte Reminiszenz von dem, was der ancestrale Rückenmund einer Actinienartigen Stammform gewesen ist.

In einer späteren Abhandlung hat Semon ('01, p. 317) seine erste Auffassung zurückgezogen, indem er hervorhebt, daß der Gastrulationsprozeß bereits aufgehört hat, wenn die Naht sichtbar wird. Hier wurde Semon von der falschen Interpretation des Gastrulationsprozesses irre geführt (siehe Hubrecht '05). Seine ursprüngliche Auffassung kann aber nur unter dieser Bedingung aufrecht erhalten werden, daß wir für Gastrulation „Notogenesis“ lesen und für Blastoporus (Urmund): Rückenmund.

Protochordalplatte und Protochordalknoten können in ihren gegenseitigen Beziehungen vom selben Standpunkt betrachtet werden, wie wir das bei den Amphibien taten.

Der ventrale Mesoblast, welcher bei *Petromyzon* nicht als eine so deutliche frühe mediane Wucherung der ventralen

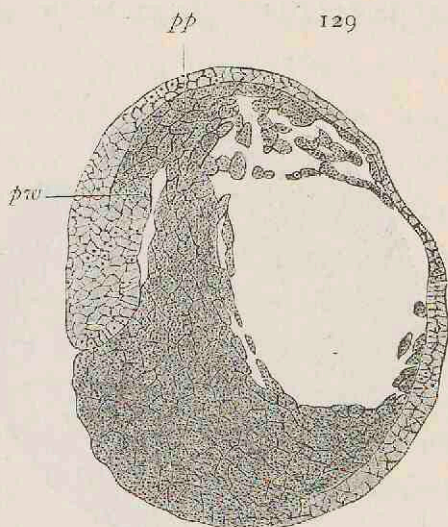


Fig. 129. Längsschnitt von *Lepidosiren* (nach Graham Kerr '01) (siehe auch Fig. 102). *pp* Protochordalplatte; *pw* Protochordalknoten.

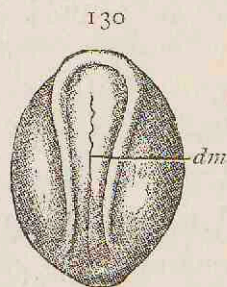


Fig. 130. Die dorsale Raphe (Rückenmund „Rückerrinne“) *dm* von *Ceratodus* von oben gesehen (nach Semon).

Blastoporuslippe auftritt, wie wir es bei mehreren Amphibien wahrnehmen, tut dies ebensowenig bei Dipnoern und Ganoiden; sein Homologon findet sich im Schwanzknopf, wie wir es bereits bei Elasmobranchiern sahen. Außerdem zeigt die Fig. 131

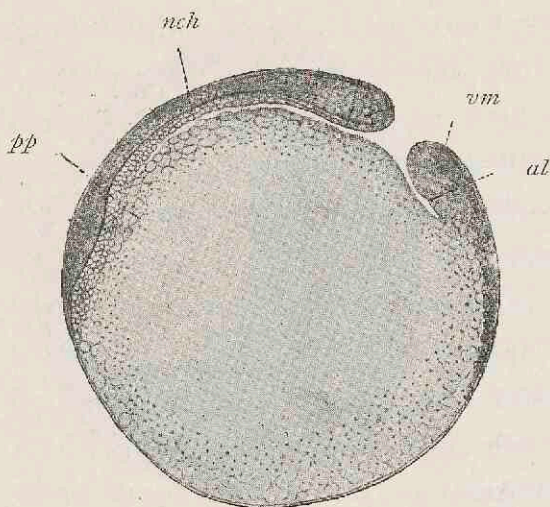


Fig. 131. Längsschnitt eines frühen *Amia*-Embryos (nach Bashford Dean '96). Dieses Stadium ist dem von *Rana* vergleichbar (Fig. 103) und ebenso dem von *Hypogeophis* (Fig. 100). *pp* protochordale Platte; *nch* Chorda dorsalis; *vm* ventraler Mesoblast; *al* Teil des Darmes, welcher der Allantoisregion höherer Vertebraten vergleichbar ist.

für *Amia*, wenn wir sie mit Fig. 78 für *Tarsius* vergleichen, daß die Darmfortsetzung *al* in beiden Figuren einer selben Kategorie angehört, obschon es beim Säugetier keinen Schlitz vorstellt, sondern zu einem Rohr geworden ist. Beide können sie mit der Kupffer'schen Blase bei Knochenfischen auf eine Linie gestellt werden.

In vielerlei Hinsicht bietet die Entwicklung bei Teleostiern Eigentümlichkeiten, welche wir noch

nicht bei den bis jetzt besprochenen Vertebraten antrafen. Der Vorgang der Notogenese hat gewisse bemerkenswerte Vergleichungspunkte mit dem bei vielen Amphibien wahrnehmbaren. Ziegler hat in seinem „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der niederen Wirbeltiere“ vier farbige Schemata gegeben (l. c. Fig. 11—14), um die Tragweite dieser Vergleichbarkeit festzustellen, und sagt in seinem Text (p. 182): „Der ventrale Rand des Blastoderms schreitet ganz in derselben Weise vorwärts, als es der ventrale Übergangspunkt zwischen kleineren und größeren Zellen bei *Rana* und *Triton* tut.“

Es gibt aber daneben zahlreiche Divergenzpunkte und die verschiedenen Autoren, welche in der letzten Zeit sich mit Teleostierontogenie beschäftigt haben, gehen in vielen Punkten weit auseinander. Swaen und Brachet ('99, '04), H. Wilson

('95), Sumner ('04) und Boeke ('02, '07) gehören zu den Autoren, welche in den letzten Jahren unsere Bekanntschaft mit der Teleostierentwicklung bedeutend gefördert haben. Letzterer Forscher, der sich meinen Ansichten bezüglich der Gastrulation angeschlossen hat und jenen Prozeß trennt von dem, was ich Notogenesis zu nennen vorgeschlagen habe, gibt einige Figuren, die in einer Richtung hinweisen, welche schließlich dazu führen wird, daß wir eine engere Vergleichung anstellen können zwischen den Vorgängen einerseits bei Amphibien und Säugetieren, andererseits bei Teleostiern. Ich kopiere einige Abbildungen aus seinen letzten Abhandlungen in meinen Fig. 132 und 133, um näher anzugeben, wie ich es mir vorstelle, daß man vielleicht später auch bei den Knochenfischen eine Protochordalplatte (*pp*) wird unterscheiden können von einem Protochordalknoten (*Pw*), welche in einem ähnlichen Verhältnis zueinander stehen wie bei Säugetieren. Das Homologon der Protochordalplatte darf wohl ohne Zweifel gesucht werden in einen Teil des Periblastes, welcher Schicht seit Bockes detaillierten Untersuchungen eine Beteiligung an der Bildung von embryonalen Zellen nicht länger abgesprochen werden kann. Es ist gewiß treffend, daß diese Beteiligung denselben Charakter hat, welchen sie unter einen Gesichtspunkt bringen lassen würde mit jenen Vorgängen, welche wir oben besprochen, sowohl für die Protochordalplatte, wie für die ringförmigen Entodermalzone, welche gefäßbildende Prozesse hervorgehen läßt. Andererseits ist der Protochordalknoten, als nach unten gerichtete Ektodermwucherung, welche an Länge zunimmt, infolge eines rückwärts gerichteten Wachstums des Blastoderms, welche nach einiger Zeit von unten eine neue Entodermzellbekleidung bekommt, ganz besonders deutlich bei den Knochenfischen (Fig. 132 und 133).

Der Bildungsherd des ventralen Mesoblastes ist bei den Knochenfischen zu Anfang weit entfernt vom Protochordalknoten; er verschmilzt dennoch damit, wenn einmal der Dotter ganz überwachsen ist und sobald dasjenige, was anfangs der vordere

Rand des Blastoderms war, von hinten her zusammengeflossen ist mit der prostomialen Verdickung. Diese prostomiale Verdickung der Teleostier muß seit den Untersuchungen Boekes ('02, b) als eine entodermale (periblastische) Wucherung betrachtet werden und wurde von mir mit derjenigen Wucherung des Säugetierentoderms homologisiert, der in der hinteren

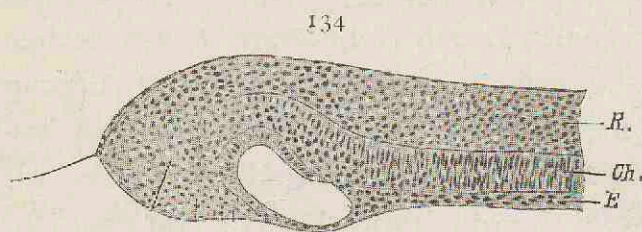
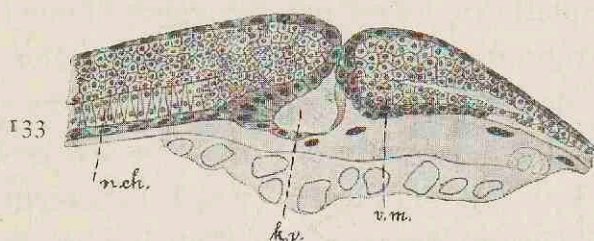
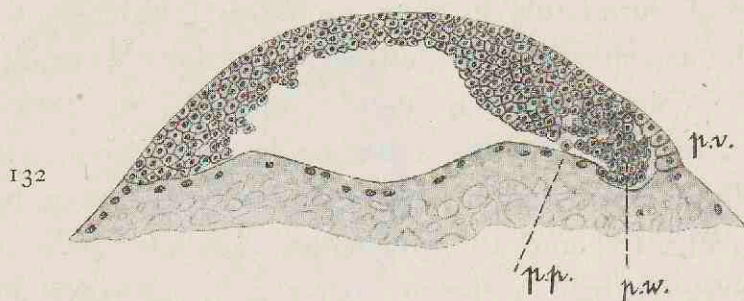


Fig. 132—134.
Längsschnitt eines frühen *Muraenoiden*-Embryo (nach Boeke '03). *pp* Protochordalplatte; *pw* Protochordalknoten; *pv* Wucherung, welche dem ventralen Mesoblast homolog ist.

Fig. 133. Ein Schnitt durch das Hinterende einer älteren *Muraenoiden*-Keimscheibe. *vm* ventraler Mesoblast; *kv* Kupffer'sche Blase; *nch* Chorda dorsalis (nach Boeke '03).

Fig. 134. Längsschnitt des hinteren Teiles eines *Salmoniden*-Embryos mit Kupffer'scher Blase (nach Ziegler '02).

Region dieser ringförmigen Zone angetroffen wird, welche im Kapitel II, § 2 b beschrieben wurde und schematisch abgebildet ist hinter den Protochordalknoten in Fig. 92. Die Tatsache, daß in und hinter dieser Entodermwucherung die Kupffer'sche Blase sich entwickelt, scheint diese Homologie noch weiter zu bestätigen, wie es unten näher ausgeführt wird. Diese Blase wird sichtbar, wenn der Dotter ganz von embryonalen Geweben eingeschlossen ist.

Es freut mich, zu konstatieren, daß meine Identifikation der Kupffer'schen Blase bei Knochenfischen mit der Allantois

bei primitiven Säugetieren (eine Vergleichung, welche auch Kupffer selbst zu machen nicht unterlassen hat) von Boeke akzeptiert wird. Eine Vergleichung zwischen Fig. 90, 128 und 63 wird den hier befolgten Gedankengang noch weiter beleuchten. Und ich darf noch besonders hinweisen auf Swaen und Brachets Abhandlung ('84) sowie auf ihre Fig. 58 bis 77 (Pl. XV) von *Trutta fario*, um zu zeigen, wie diese Forscher engere Beziehungen festgestellt haben zwischen dieser zylindrischen, hinteren Fortsetzung des Entoderms, welche Kupffer'sche Blase genannt wird, und dem Auftreten gefäßbildenden Gewebes (Swaen und Brachets lame vasculaire, *Lv.*). Ich möchte zu einer genaueren Vergleichung einladen sowohl mit dem, was ich über *Tarsius* auf S. 45 geschrieben habe als mit Fig. 102 dieses Säugetiers, und ich zweifle nicht, daß, wenn wir die Kupffer'sche Blase nicht geradezu vergleichen mit der freien Allantois der Sauropsiden und der meisten Säugetiere, sondern mit der viel primitiveren Allantois der Primaten, sodann viele vor der Hand liegende Einwürfe gegen eine solche Vergleichung wegfallen werden.

Zusammenfassung der Kapitel I und II.

Ehe bei Säugetieren Ektoderm und Entoderm sich gegeneinander abgesetzt haben, gibt es in dieser Tierklasse eine deutliche larvale Zellschicht, welche bereits im Morulastadium der Eifurchung die Mutterzellen des embryonalen Gewebes umhüllt. Diese Schicht, die als Trophoblast bezeichnet worden und phylogenetisch ein Ektodermdderivat ist, trägt zu der Bildung von Chorion und Amnion bei und wird bei der Geburt abgestreift. Die Mutterzellen von Ekto- und Entoderm, umhüllt wie sie sind vom Trophoblast und mit letzterem an einer Stelle in engem Zusammenhang, trennen sich durch Delamination in jenen beiden Keimblättern.¹⁾

¹⁾ Die beiden Keimblätter (Ektoderm und Entoderm) aller Wirbeltiere entstehen durch Delamination; nur bei *Amphioxus* werden sie durch einen Invaginationsprozeß — wie dieser so oft bei Wirbellosen auftritt — gebildet.

Das Endprodukt dieser Delamination ist die Säugetiergastrula, ab und zu durch das Auftreten eines tatsächlichen Blastoporus gekennzeichnet. Diese Gastrula unterliegt recht bald einer Reihe von ontogenetischen, vom Gastrulationsprozeß ganz verschiedenen Veränderungen, welchen in diesem Anfangsstadium die Namen *Kephalogenesis* und *Notogenesis* beigelegt werden können. Ersterer Vorgang bezieht sich auf die allervorderste Region des Kopfes; letzterer auf den Rumpf und die diesem so sehr verwandte hintere Kopfregion.

Noch ehe die *Notogenesis* angefangen hat, wird ein hinterer Abschnitt des ektodermalen Embryonalschildes (gleich hinter dem Fleck, wo der Blastoporus in Wirklichkeit oder potentiell vorhanden war) als das Muttergewebe des ventralen *Mesoblastes* erkennbar. Die *Notogenesis* stellt sich dadurch ein, daß eine deutliche medioventrale Wucherung des Ektoderms auftritt gerade vor der hinteren, eben erwähnten Zone. Die nach unten vorwachsende Wucherung (*Protochordalknoten*) verwächst mit dem Entoderm und verschmilzt mit einer entodermalen Wucherung (*Protochordalplatte*).

Beide Wucherungen sind Ursprungszentren von sogen. mesoblastischen und mesenchymatischen Geweben. Die antero-mediane, entodermale Wucherung, *Protochordalplatte* genannt, steht in Zusammenhang mit einer ringförmigen Zone, welche sich seitwärts ausbreitet und hinten geschlossen ist, unterhalb des ventralen *Mesoblastes*. Dieser Ring ist die Ursprungsstelle von Blut und Blutgefäßen. Bei gewissen Säugetieren trägt er in seinem hinteren Abschnitt dazu bei, daß es zu einer sehr frühen Vaskularisation des *Trophoblastes* kommt, in dieser Weise einen Bauchstiel hervorrufend, in welchem ein Entodermrest, in Röhrenform ausgezogen, die allererste Andeutung ist von dem, was bei weniger primitiven Verhältnissen zur freien *Allantois* geworden ist.

Kapitel III.

Diplo-trophoblast — Seröse (subzonale) Membran, Chorion, Amnion, Allantois und Nabelblase in der Onto- und Phylogenese.

Im zweiten Kapitel dieser Abhandlung haben wir die Tatsachen besprochen, welche uns die Überzeugung brachten, daß die sehr frühen Stadien der Säugetierentwicklung gekennzeichnet sind durch die Anwesenheit einer sehr frühen Larvenhülle: des Trophoblastes. Auf S. 22 haben wir versucht, uns vorzustellen, wie diese Larvenhülle möglicherweise hervorgegangen sein möchte aus Einrichtungen, welche wir bei Invertebraten antreffen.

Wir haben auch darauf hingewiesen, wie die jetzt geltenden Ansichten betreffs der Phylogenie der Embryonalhüllen der höheren Vertebraten möglicherweise Vereinfachung erleiden könnten. Sind doch diese Ansichten momentan weder befriedigend noch auch allgemein angenommen. Wir haben aber noch keinerlei ausführlichere Zusammenstellung gegeben, wie wir uns vorstellen sollen, daß sich die phylogenetischen Prozesse verhalten haben, infolge welcher sich die verschiedenen Fötalhüllen aus diesem primitiven Trophoblast allmählich entwickelt haben. Und wie es geschah, daß einige davon in verschiedener Weise vaskularisiert worden sind und damit den Erscheinungen der Placentation den Weg anbahnten. Diese Placentation hängt wieder eng zusammen mit der höheren

Entwicklung, welche die Säugetiere den niederen Vertebraten gegenüber kennzeichnet.

Ich muß zunächst hervorheben, daß viel von dem, was in diesem Kapitel besprochen werden wird, ein Versuch ist, um in das Licht einer hypothetischen Erklärungsweise Tatsachen zusammen zu bringen, welche bis jetzt ungenügend verstanden oder auch übersehen worden sind. Eine Lösung, welche etwa nicht hypothetisch wäre, kann selbstverständlich nicht einmal angestrebt werden.

1. Chorion und Amnion.

Das Amnion ist eine membranöse Hülle, welche wir bei allen Säugetieren und Sauropsida antreffen und wovon bis jetzt keine Spur bei Amphibien und Fischen vorgefunden wurde. Die beiden letzteren werden als Anamnia den erstgenannten oder Amniota gegenübergestellt.

Verschiedene Ansichten sind vertreten worden bezüglich der Phylogenese des Amnions, und es muß anerkannt werden, daß die plötzliche Erscheinung dieser nützlichen und komplizierten Fötalhülle — sei sie nur vorhanden während der wenigen Wochen oder Monate, die zwischen den allerersten Entwicklungsphasen und der Geburt verlaufen — eng vergleichbar ist sowohl in Bezug auf die sie zusammensetzenden Schichten als in Bezug auf ihre Entstehungsweise, wo wir sie auch antreffen. Für jeden, der bei seiner Interpretation der Natur durch gesunde Evolutionsgrundsätze geführt zu werden wünscht, verlangen diese Verhältnisse ihre natürliche, auf Evolution basierte Erklärung. Die bereits gegebenen Erklärungen, welche wir Haeckel, v. Beneden und anderen verdanken, sind jedoch, wie wir sehen werden, unhaltbar. Ich bin bereits lange dieser Ansicht ('95) und habe einen anderen Versuch gemacht zur Lösung dieses entwicklungsgeschichtlichen Rätsels; finde aber, daß die Wiederholung meiner Auseinandersetzung der alternativen Lösung dieses verwickelten Problems nicht überflüssig zu sein scheint.

Es ist nun ein sehr beachtenswerter Punkt, daß zwei der Fötalhüllen, das Amnion und die seröse Hülle, in so verwickelter Weise miteinander zusammenhängen in Betreff auf ihre erste Erscheinung, daß die seröse Hülle (wie es Schauinsland, der Verfasser des Kapitels „Fötalhüllen bei Sauropsida“ in Hertwigs neuem Handbuch sagt) ihren Ursprung nimmt aus der äußeren Hälfte der Amnionfalte, später aber an Ausdehnung zunimmt durch einen weiteren Prozeß, durch welchen sie von der Nabelblase abgespaltet wird.

Vor mehreren Jahren ist der Name amniogenetisches Chorion (Bonnet) bei Säugetieren an der Stelle von Serosa eingeführt worden und damit ist die Auffassung noch näher betont worden, daß letztere ihren Ursprung dem Amnion verdankt.

Wir wären geneigt zu erwarten, daß eine Fötalhülle von der Bedeutung des Chorions bei Primaten und der subzonalen Membran oder Serosa (Diplotrophoblast) bei den anderen Säugetieren und Sauropsiden eine eigene Phylogenese hinter sich hatte und nicht als Nebenprodukt eines Faltungsvorganges aufzufassen wäre, welcher für Sauropsiden typisch ist, aber bei Vertretern verschiedener Säugetierordnungen fehlt.

Eine Hypothese, welche die Phylogenese von Chorion (Serosa) und diejenige von Amnion von einander trennen würde, wäre also an sich wohl eher annehmbar und möchte sich als ein besserer Leitfaden zeigen zum Verständnis dieser Säugetiere, welche keine Amnionfalten besitzen (*Cavia* und andere Nagetiere, *Pteropus*, *Galeopithecus*, *Erinaceus*, *Gymnura*, Affen und Mensch) als eine, welche dazu zwingt, die Amniogenese der letztgenannten Säugetiere herzuleiten von den Erscheinungen, wie wir sie bei Sauropsiden und bei einer Anzahl anderer Säugetiere antreffen, und zwar auf dem Wege einer dunkeln Cenogenese.

Bereits vor mehr als dreizehn Jahren ('95 B) habe ich eine solche alternierende Hypothese verteidigt, welche ich hier noch einmal hervorheben möchte mit einigen neu hinzugekommenen Tatsachen, welche sie unterstützen.

Der Ausgangspunkt für diese Hypothese, welche uns in den Stand setzen wird, eine getrennte Phylogenese für Chorion und Amnion zu statuieren, war die Tatsache, daß wir bei allen Säugetieren die Anwesenheit einer tatsächlichen Fötalhülle — den Trophoblast — lange vor der Erscheinung eines Amnions konstatiert haben. Und zweitens die andere Tatsache, daß diese frühe Fötalhülle, wie wir sie da finden, in spätere Entwicklungsstadien übergeht die wir Chorion, Diplotrophoblast, seröse Membran oder subzonale Membran nennen. Dies macht es also recht wahrscheinlich, daß wir unsere Ansichten ganz umwechseln müssen und nicht länger diese äußere Fötalhülle als ein Nebenprodukt des Amnions betrachten dürfen, aber im Gegenteil uns die Frage vorlegen sollen, wie das Amnion sich entwickelt hat aus oder neben der älteren Fötalhülle, dem Trophoblast.

Wenn wir die interessante aber zunächst ganz unlösliche Frage bei Seite lassen, ob es jemals in älteren geologischen Perioden Wirbeltiere gegeben hat, welche einen Trophoblast besaßen, aber noch nicht mit einem Amnion versehen waren (eine Frage, welche berechtigt ist sobald wir gezeigt haben, daß die Verknüpfung von Amnion und Serosa nicht so unentwirrbar ist wie es die modernen Lehrbücher der Embryologie uns lehren), werden wir jetzt dazu schreiten um jenen Fällen nachzuspüren, in welchen die unabhängige Entwicklung von Chorion einerseits, Amnion andererseits noch besonders evident ist.

Von diesen Fällen möchte ich einige zitieren, welche bereits oben Erwähnung fanden und welche bei verschiedenen Säugetierordnungen vorkommen. Wir fangen mit einem so extremen Fall an wie es *Cavia* ist. Der Trophoblast und jener wuchernde Abschnitt davon, welcher als der Träger bekannt ist, sind in einem ganz frühen Stadium unabhängig vom Embryonalknoten (s. Fig. 135 u. 136). Wenn einmal die Mutterzellen des Entoderms sich vom Embryonalknoten abgelöst haben, so entsteht eine Höhle, wovon die untere Innenfläche

zum Ektodermschild wird (Fig. 40), die obere Innenfläche zur inneren Bekleidung des Amnions. Letzteres ist also von Anfang an eine geschlossene Höhlung.¹⁾

Bei anderen Nagetieren treffen wir Fälle weniger extremer Art. Sie wurden im Detail von Selenka ('83, '84) und anderen beschrieben. So ist bei Maus und Ratte, sowie bei *Arvicola* und anderen die Höhlung,

welche später zum Amnion wird, nie in offener Kommunikation mit dem Raume außerhalb des Trophoblastes, sondern sie ist immer intratrophoblastisch. Somit ist eine graduelle Begegnung von Falten hier nicht nötig, um eine Amnionhöhle darzustellen, da es von Anfang an bereits eine allwärtsgeschlossene Höhlung gab

(Fig. 135, 136). Was als Kopf- und als Schwanzfalte des Amnions der Maus gilt (Fig. 136), muß noch näher untersucht werden, ehe wir es mit den nämlichen Strukturen bei Sauropsida vergleichen. Dabei ist zu bedenken, daß diese Falten bei der

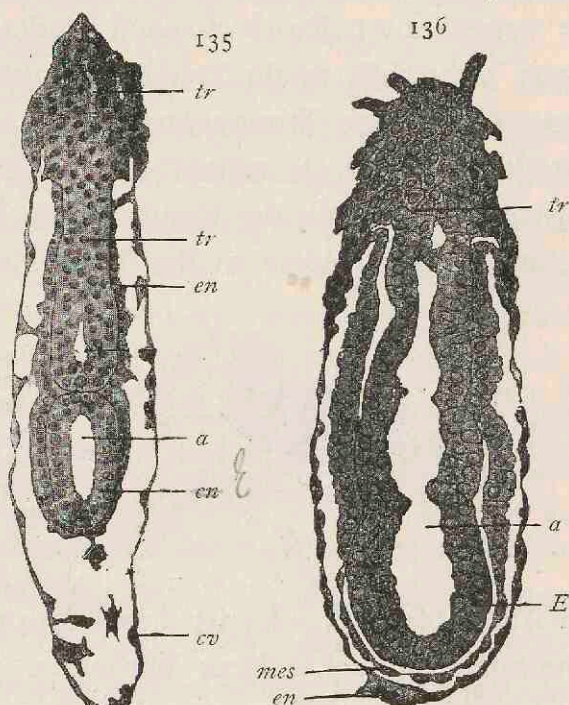


Fig. 135 u. 136. Längsschnitte der Mauskeimblase (nach Selenka '83). *tr* trophoblastischer Träger, *cv* Trophoblast; *a* Amnionhöhle; *en* Entoderm; *E* Ektodermschild; *mes* Mesoblast.

¹⁾ In früheren Veröffentlichungen (z. B. '95 B, p. 25) habe ich öfters angedeutet, daß die Amnionbildung bei Menschen und Affen (bis jetzt nicht durch direkte Wahrnehmung bekannt) wahrscheinlich derselben Kategorie angehören wird wie diejenige von *Cavia*. Während der Korrektur dieses Bogens wurde ich mit dem interessanten frühen menschlichen Ei persönlich bekannt, welches im April 1908 bei Gelegenheit der Berliner Anatomen-Versammlung von Bryce und Teacher demonstriert wurde und ich bin überzeugt, daß es meine Vorstellung noch näher bestätigen wird, wenn es sich bei weiterer Durchforschung als ganz normal herausstellt.

Maus, wenn einmal zusammengewachsen, nicht eine Grenze bilden zwischen der Amnionhöhle und der Außenwelt, sondern zwischen zwei Höhlungen innerhalb des Trophoblastes, von welchen eine das Amnion ist. Bei Nagetieren ist der Fall von *Lepus* besonders lehrreich. Ich habe bereits früher darauf aufmerksam gemacht ('95 B) und habe dort demonstriert, daß die sogenannten Rauber'schen Zellen zum Trophoblast gehören, womit sie in direkter Kontinuität stehen (Fig. 18). Bei *Lepus* bricht der Trophoblast nicht auf um das embryonale Ektoderm an die Oberfläche zu bringen, sondern die Trophoblastzellen oberhalb des embryonalen Ektoderms flachen sich ab und verschwinden in der Weise, wie es die Deckschicht

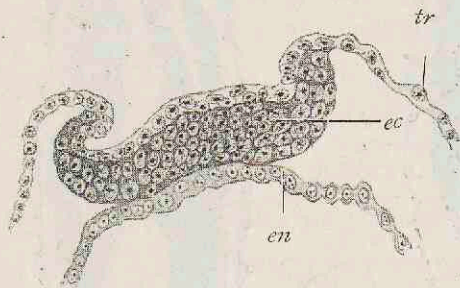


Fig. 137. Schnitt durch ein ähnliches Stadium von *Ammospermophilus*. Nach einer noch nicht publizierten Zeichnung Prof. G. Lees von Minneapolis. Trophoblast *tr* setzt sich über das embryonale Ektoderm *ec* fort. *en* Entoderm.

der Amphibien tut. Es ist dies kein primitives, sondern wahrscheinlich ein sekundäres Verhalten, wie es auch abgeleitet werden dürfte aus dem, was Lee bei einem anderen Nagetier (*Ammospermophilus*) gefunden hat, welches die Mitte hält (Fig. 137) zwischen der Entypie, welche verschiedene Nagetiere, Ungulata und Insektivoren aufweisen (Fig. 11, 17, 19—21) und dem flachen embryonalen Ektoderm von *Lepus*, *Sorex* u. a.¹⁾

Ein Fall, welcher mit Beziehung auf das Amnion große Ähnlichkeit hat mit dem von *Cavia*, ist jener des fliegenden Hundes (*Pteropus*), wo Selenka und Göhre ('92) ein geschlossenes Amnion von den allerfrühesten Stadien an beobachteten. Es entwickelt sich zum definitiven Amnion durch einen einfachen Wachstumsvorgang und besteht bereits als

¹⁾ Genaue Details über die Bildung des Amnions bei *Ammospermophilus*, mit Bezug auf das eventuelle Verschwinden seiner trophoblastischen Innenschicht, verdienen in der Zukunft unsere besondere Aufmerksamkeit.

geschlossener Sack von ektodermaler Herkunft, lange bevor eine Mesoblastschicht die Wand verdoppelt hat (Fig. 31 bis 34).

Eine sehr ähnliche Anordnung trifft man bei dem noch viel primitiveren *Galeopithecus* (Fig. 35, 36), welche im Detail zu beschreiben ich bis jetzt noch keine Gelegenheit gefunden habe.

Noch ein anderer sehr lehrreicher Fall ist jener von *Erinaceus* und *Gymnura*. Von ersterer dieser beiden Gattungen haben wir beschrieben, wie die frühe Keimblase gekennzeichnet ist durch den Besitz eines Embryonalknötens, von welchem das Entoderm sich so früh ablöst, daß die Details dieses Vorganges noch nicht ganz genügend bekannt sind. Daneben nimmt das sonstige embryonale Ektoderm etwas mehr Zeit, um vom Trophoblast ganz abgetrennt zu werden als bei anderen Säugetieren. Und wenn es sodann dazu kommt, so geschieht es durch das Erscheinen einer Höhlung zwischen dem, was sich zum Embryonalschild entwickeln wird und dem was Trophoblast bleibt. Hiermit tritt dann eben die Amnionhöhle in die Erscheinung (Fig. 138—141). Auch hier wieder stellt es sich als von weittragender Bedeutung heraus, daß die Höhlung gleich als geschlossener Raum auftritt. Anderswo habe ich hervorgehoben (95 b), daß, wenn wir zu wählen haben, was die wahrscheinlichere früheste Erscheinung des Amnions gewesen ist: entweder als eine geschlossene Höhle oder als ein Komplex von Falten, durch deren Zusammenkommen ein Raum oberhalb der Rückenoberfläche des Embryos eingeschlossen werden wird, sich unzweifelhaft erstgenannte Möglichkeit — vom evolutionistischen Standpunkt aus — als weit wahrscheinlicher herausstellt. Hauptsächlich weil nur in dem Falle, wo diese die phylogenetische Vorstufe gewesen ist, wir uns vorstellen können, daß das Amnion gleich bei seiner allerersten Erscheinung von direkter Bedeutung für den Embryo gewesen ist, als eine Art Wasserkissen, welches — schon vom allerersten Anfang an — die embryonalen Rudimente schützt

gegen äußeren Druck oder mechanische Beschädigung. Wir haben jetzt gesehen, daß das Amnion nicht nur in vielen Fällen ganz vom Anfang an als eine geschlossene Höhle auftritt in verschiedenen Säugetierarten (an die bereits gegebene Liste sollten noch die Affen und der Mensch hinzugefügt werden), sondern daß in diesem Falle eine Erklärung seiner

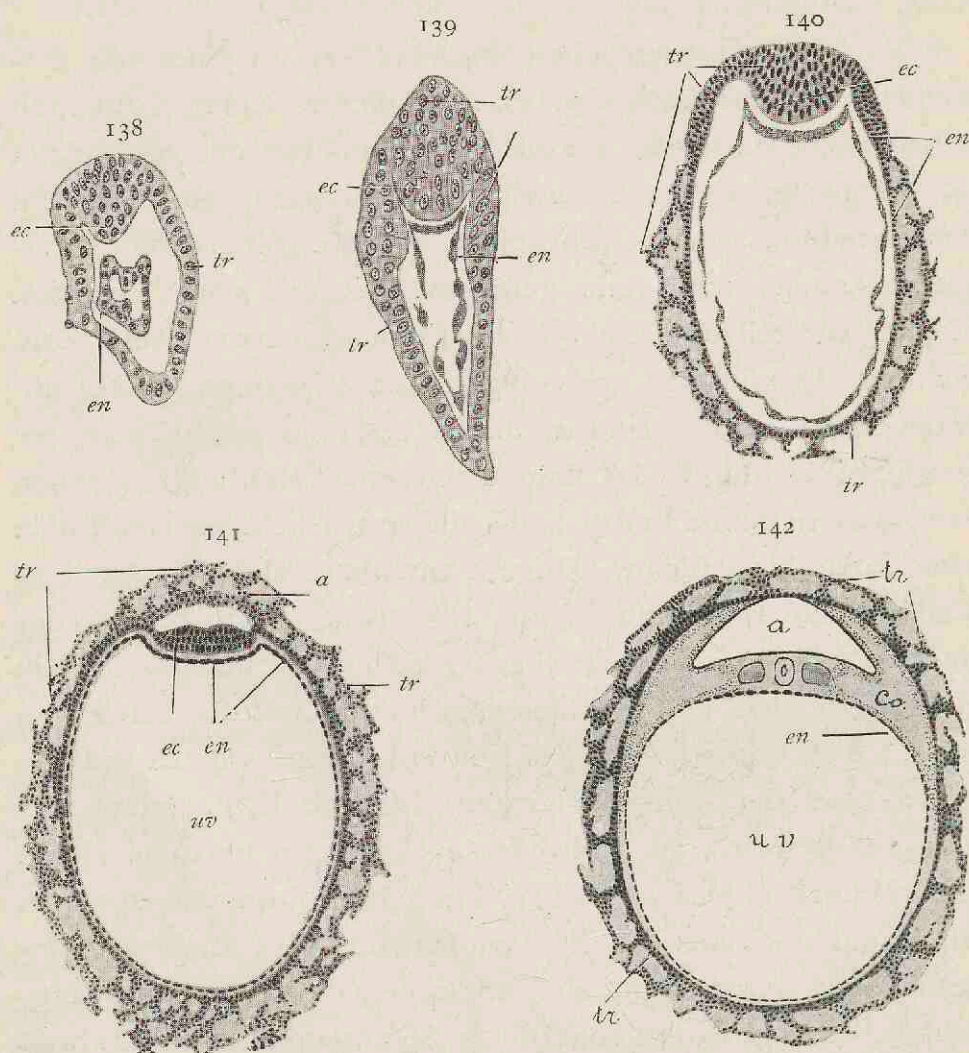


Fig. 138, 139. Schnitte zweier sehr früher Stadien der Igelkeimblase. *tr* Trophoblast, *en* Entoderm, *ec* Ektoderm noch fest mit dem Trophoblast zusammenhängend. Fig. 140. Ein etwas späteres Stadium, wobei schon bedeutende Lacunen, in welchen mütterliches Blut durchdringt in das wuchernde Trophoblast, entstanden sind. Fig. 141. Schnitt durch ein noch späteres Stadium, in welchem die Lacunen um die Keimblase rings herum entwickelt sind und wo das Amnion (*a*) als eine Spalte zwischen Trophoblast und embryonalem Ektoderm (*ec*) entstanden ist. Fig. 142. Noch späteres Stadium der Igelkeimblase, in welchem die Entwicklung des Embryos weiter vorgeschritten ist und das Amniondach sich ausgebildet hat und äußerlich von Mesoblast bedeckt wird. *uv* Nabelblase, *co* Coelom.

ersten Erscheinung nicht weit zu suchen ist. Haben wir doch zugegeben, daß der Trophoblast eine frühe Larvenhülle ist, deren Anwesenheit das Auftreten eines Chorions oder einer serösen Membran früher oder später prophezeien dürfte. Aus dieser Larvenhülle — auch im Falle der Nemertinen und Gephyreen (Fig. 57) — soll das embryonale Ektoderm in irgend einer Weise sich abtrennen, während auch das Amnion in verschiedener Weise in die Erscheinung treten wird. Wir wissen durch die Beispiele, welche wir von den Nemertinen (*Pilidium* und Desor'sche Larven) besitzen, daß zu gewisser Zeit diese Abtrennung sich vortut als ein Spaltungsprozeß, wobei (wie es der Fall ist in der Dorsalplatte der Desor'schen Larve, welche ich früher [85, Fig. 53a, 95] beschrieb) die Platte des zukünftigen embryonalen Ektoderms vorläufig mit der Larvenhülle im Zusammenhang bleibt, einer kreisförmigen Verbindungslinie entlang. Dieses finden wir in ähnlicher Weise, da wo das embryonale Ektoderm des Igels mit dem Trophoblast zusammenhängt (Fig. 141) und die geschlossene Amnionhöhle über sich hat. Bei anderer Gelegenheit, und zwar bei der Bildung der lateralen Platten der Desor'schen Larve oder der vier embryonalen Platten des *Pilidiums* findet die Trennung des definitiven Ektoderms von der Larvenhülle durch einen Invaginationsprozeß statt, während dessen der Abschnitt, welcher zur äußeren Wand des Embryos werden wird, von der larvalen Oberfläche etwas in die Tiefe sinkt, und somit diese Oberfläche eingeschlossen wird und sich in dieser besser geschützten Lagerung weiter entwickelt. In letzterem Falle bringt eine Kreisfalte die Kontinuität zwischen larvalem und definitivem Ektoderm hervor und nun ist, sobald die Falten zusammentreffen, die Oberfläche des *Pilidiums* von der zukünftigen Leibeswand des Embryos abgespaltet und sind diese beiden durch eine geschlossene Höhle getrennt, welche auch in dem Falle der *Pilidium*-Larven bereits seit langen Jahren den Namen Amnionhöhle getragen hat. Es macht keinen Unterschied, daß beim *Pilidium* dieser Vorgang an vier getrennten Stellen auftritt und daß die so hervorge-

brachten Höhlungen später zusammenfließen. A. Willey ('98) bespricht ähnliche Verhältnisse zwischen Arthropodenembryonen und deren Larvenhüllen, welche letztere auch als Amnion bei *Peripatus*, *Lepisma*, *Gryllus*, *Forficula* u. a. bezeichnet wurden. Er hat die direkte Vergleichbarkeit mit dem Vertebraten-Trophoblast ganz richtig ins Licht gestellt und betrachtet es, wie ich dies für Wirbeltiere tat, als eine Anpassung an vivipare Lebensverhältnisse, welche die terrestrischen Nachkommen eines aquatischen Vorfahren sich zu eigen machten.

Wir können also den larvalen Trophoblast nicht nur mit anderen Hüllen, welche wir bei Wirbellosen antreffen, in Beziehung setzen; aber sogar für die Entwicklung eines Amnions, entweder als geschlossener Raum oder durch Bildung von Ringfalten (letztere bei jenen Invertebraten vielleicht auch eine sekundäre Modifikation) können wir Beispiele in dem Bereich der Wirbellosen aufweisen.

Es will mir scheinen, daß wir für die Vertebraten folgendes statuieren können: a) wo eben ein Amnion angetroffen wird, verdankt es sein Entstehen der Trennung des embryonalen Ektoderms von der Larvenhülle; b) diese Larvenhülle (der Trophoblast, welcher Chorion, Diplotrophoblast oder Serosa aus sich entstehen läßt) geht immer dem Amnion voraus und ist somit älter als letzteres; c) die tatsächliche Trennung zwischen embryonalem Ektoderm und Trophoblast kann bei denjenigen Säugetieren, wo das Amnion vom Anfang an eine geschlossene Höhle ist, wahrgenommen werden; d) in jenen Fällen, sowohl bei Säugetieren wie bei Sauropsiden, wo wir keine direkte Trennung zwischen dem embryonalen Ektoderm und dem Trophoblast dem Amnion seinen Ursprung geben sehen, nehmen wir an, daß die Amnionhöhle in einem späteren Stadium einem Faltungsprozeß ihr Entstehen verdankt. Von diesen Falten ist die Innenhälfte aus reinem ektodermalen, die Außenhälfte aus trophoblastischem Gewebe aufgebaut. Für ihre Bildung ist die Anwesenheit von Mesoblast keineswegs notwendig.

Kehren wir zum Igel zurück, um einen redlichen Erklärungsgrund zu finden, wie die Falten wohl aufgetreten sein dürften, wenn das Amnion nicht länger als eine geschlossene Höhle ab initio gebildet wurde. Wir konstatieren, daß sich hier und bei der Fledermaus eine Erscheinung vortut, welche auf diesen Punkt Licht wirft. Wir sehen (Fig. 142), daß, wenn ein gewisses Entwicklungsstadium erreicht worden ist, die ringförmige Anheftungslinie des Ektodermalschildes gegen den Trophoblast eine Neigung entwickelt, aufwärts zu wandern. Früher ('95 b, p. 25) war ich geneigt, dies einer Spaltung der tiefsten Trophoblastschichten zuzuschreiben. Jetzt möchte ich den ersten Schritt in dieser Richtung darin sehen — wie ich das auch bereits in einer früheren Publikation ('89) tat —, daß jener Verbindungsring des embryonalen Ektoderms veranlaßt wird aufwärts zu wandern, derjenigen Oberfläche entlang, welche der massive blutführende Trophoblast ihr darbietet (Hubrecht '89, p. 374, Taf. XXV, Fig. 51). Die annuläre Befestigungszone erlangt somit eine immer kleinere Oberfläche und wenn sie schließlich verschwindet, so wird in dem Moment eine Trennung zwischen Amnion und Trophoblast hervorgerufen. Ob der Mesoblast Gelegenheit findet, sich in den Raum zwischen diesen beiden auszudehnen, ist eine Frage, die in keinerlei Weise überwiegende Bedeutung hat für die Amniogenese; wie es auch hervorgeht aus der eigentümlichen Weise, worin das Amnion von *Chamaeleo* seinen Ursprung nimmt. Diese Sauropside weist in dieser Hinsicht primitive Charaktere auf. Als solche rechnen wir die Tatsache, daß das Amnion zu Anfang keine Mesoblastbekleidung besitzt, und daß es als Ringfalte auftritt (Fig. 63, 64), welche in der Mitte sich schließt und noch nicht in Kopffalte, Schwanzfalte und Seitenfalten differenziert ist.

Diese Amnionfalte von *Chamaeleo* hat eine äußere Platte von Trophoblast, eine innere von embryonalem Ektoderm; die zwei wachsen unabhängig und gehen in einander über am Rande der Falte, wo — wie wir es auch in *Sphenodon* sehen

(Fig. 65 u. 65a) — in einem etwas früheren Stadium die oben-erwähnte potentielle Grenzlinie zwischen embryonalem Ekto-derm und Trophoblast gelegen war. Diese Fälle bei Reptilien sind also mit den oben vom Igel erwähnten verknüpft; sowie auch mit denjenigen, welche von Duval für die Fledermäuse so besonders deutlich abgebildet wurden ('99, Fig. 96, 102, 117, 123, 132). Letztere Figuren, in Vergleich gebracht mit Fig. 50, 57, 68, 73—76, 82, 85 auf Duvals Taf. II und III, zeigen uns, wie ein Fall der Bildung eines geschlossenen Amnions, wie es bei *Galeopithecus* und *Pteropus* vorkommt und wie es virtuell auch bei den sehr frühen Fledermausstadien vorhanden ist (Duvals Fig. 50 und 57), allmählich sich umändert (bei sonstigen Fledermäusen) in einen solchen, wo das geschlossene Amnion nur dadurch definitiv entsteht, daß ein Grenzrand allmählich aufwärts wächst. Die äußere Wand wird dabei vom Trophoblast, die innere vom embryonalen Ektoderm aufgebaut.¹⁾

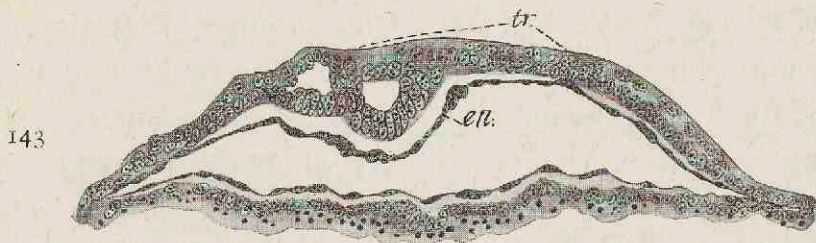


Fig. 143. Schnitt durch eine frühe Fledermauskimblase (cf. Fig. 4—6). *tr* Trophoblast, *en* Entoderm. Der Ektodermsschild tritt noch nicht aus dem Trophoblast hervor (nach van Beneden '99).

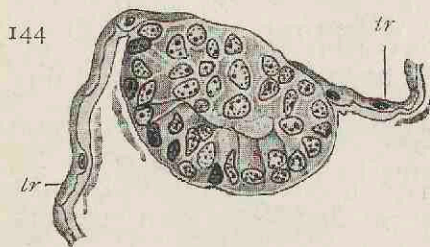


Fig. 144. Schnitt durch den Embryonal-knoten von *Cervus* (nach Keibel '99). Der Trophoblast (*tr*) ist deutlich vom Embryonal-knoten zu unterscheiden; in letzterem sind Ektoderm und Entoderm noch ungetrennt beisammen.

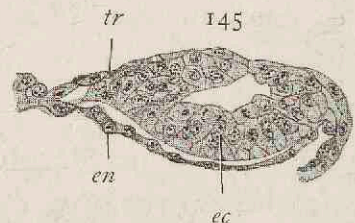


Fig. 145. Schwein (nach Weysse '94). Das Ektoderm hat sich noch nicht nach der Keimblasen-oberfläche zu frei gemacht. *tr* Trophoblast; *ec* Ektoderm; *en* Entoderm.

¹⁾ Ich möchte besonders auf Duvals ('99) Fig. 96 und 102 hinweisen und bemerke zu spät — nämlich während der Probekorrektur —, daß ich diese Figuren

Viele Figuren (141, 143—150) haben gezeigt, daß die frühe Trennung zwischen Trophoblast und Embryonalknoten

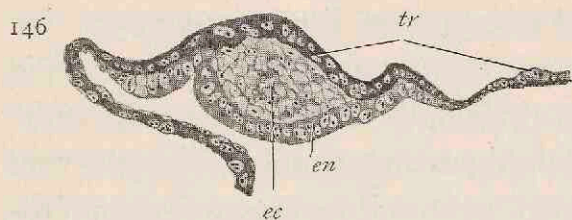


Fig. 146. *Galeopithecus*.
tr Trophoblast; ec embryonales Ektoderm; en Entoderm.

Fig. 147. *Tarsius*-Keimblase mit noch nicht ganz vom Trophoblast (tr) befreitem Ektodermchild ec. en Entoderm (nach Hubrecht '02).

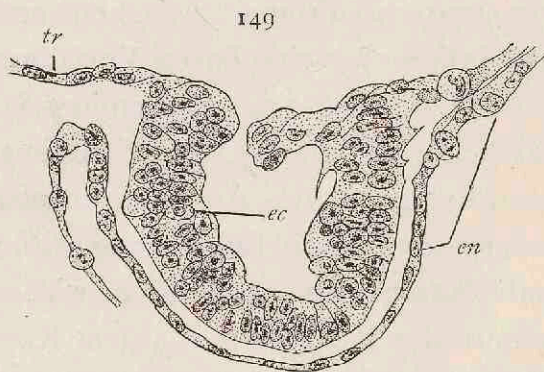
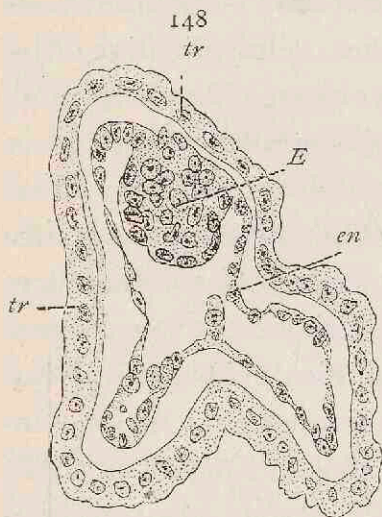
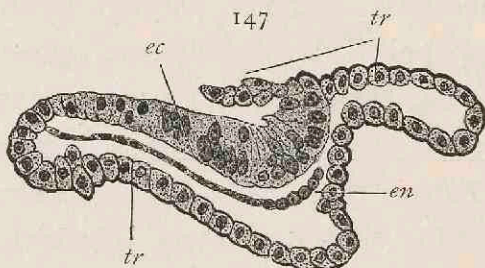
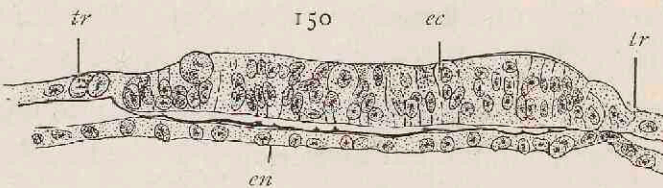


Fig. 148—150. Drei Phasen in dem Freiwerden des *Tupaja*-Ektodermchildes aus dem Trophoblast. E Embryonalknoten (in 148 mit noch nicht abgespaltenem Entoderm); ec Ektodermchild; tr Trophoblast; en Entoderm (nach Hubrecht '95 b).



In 150 hat sich das flache Ektodermchild aus dem Embryonalknoten entfaltet.

auf die allerverschiedensten Weisen zu Stande kommt. Und daß eben in einer und derselben Spezies, wie z. B. *Tarsius*,

hier kopiert haben sollte, besonders weil das unabhängige Wachstum der trophoblastischen (äußeren) und der ektodermalen (inneren) Platte der Amnionfalte, in ihnen so besonders deutlich hervortritt.

die Trennung einmal früher, ein anderes Mal später eintreten kann (vgl. Hubrecht '02, Taf. II, Fig. 38a—e mit Taf. VI, Fig. 49a, b und 50a—c). Diese spätere Erscheinung ruft eine stärkere Ähnlichkeit zwischen *Tarsius* und solchen Fällen wie *Pteropus* und *Cavia* hervor. Jedenfalls ist es dieser sehr frühe Abtrennungsprozeß des zukünftigen embryonalen Gewebes vom Trophoblast, welcher parallel geht mit ontogenetischen Prozessen bei den Wirbellosen, wie wir sie bereits vorführten (*Pilidium*, Desor'sche Larve) und welche uns mit den ersten Ursachen der Amniogenese bekannt machen. Solche Fälle wie *Tupaja* (Fig. 148—150) und *Cervus* (Keibel '99) und *Sus* (Fig. 145) sind besonders lehrreich. Was Selenka Entypie genannt hat, ist — von unserem Standpunkt — kein sekundäres Phänomen, sondern eins, welches sehr primitive Abtrennungsverhältnisse zwischen embryonalem Ektoderm und Larvenhülle in wirbellosen Vorfahren wiederholt.

Die Bildung eines Proamnions ist eine Erscheinung, welche gar keine Bedeutung besitzt für unsere Betrachtungen betreffs der Phylogenie des Amnions im allgemeinen. Das Proamnion ist eine temporäre Einrichtung, welche bei vielen Säugetieren und Sauropsiden angetroffen wird, wo ein kreisförmiger Abschnitt der Keimblase vor dem Kopf mesodermfrei bleibt. In diesen taucht das Vorderende des Kopfes ein und bleibt dadurch zeitweilig geschützt. Diese Hülle besteht also nur aus Ektoderm und Entoderm (Fig. 151). Der Raum des Proamnions wird während des weiteren Wachstums des Embryos allmählich verringert; der Kopf wird daraus zurückgezogen; Mesoderm erscheint allmählich zwischen den beiden Schichten, und wenn der Embryo fertig ist, hat er seine proamniotische Hülle gänzlich verloren, da diese jetzt definitiv verstrichen ist.¹⁾ Also ist

¹⁾ Die Erklärung des ersten phylogenetischen Ursprunges eines Proamnions wurde noch nicht versucht. Allgemein wird er einer Wachstumsbeschleunigung zugeschrieben, welche Veranlassung gab zu einer zeitweiligen Einbettung des Kopfes des Embryos, in dessen eigenen Dottersack. Dahingegen haben die Primaten (welche unzweifelhaft verhältnismäßig die größten Köpfe besitzen!) kein Proamnion.

Meine eigene Erklärung ist eine ganz andere und geht nicht von dotterreichen

wohl die sich am weitesten von der Wahrheit entfernende Erklärung des Amnions jene von Selenka ('91, p. 86), der sich dahin aussprach, daß das Amnion aus einer doppelten Bildungsquelle hervortrat, und daß die beiden Anlagen von Amnion und Proamnion schließlich zur Verschmelzung kamen. Die wahre Auffassung muß notwendigerweise von ganz anderen Ansichten ausgehen wie dies oben entwickelt wurde.

Wir können jetzt begreifen, wie die eigentümliche Art der Amnionentwicklung, wie wir sie von Vögeln und in erster Linie vom Huhn kennen (die natürlicherweise der Typus wurde, auf welchem alle Hypothesen mit Bezug auf das Amnion ursprünglich fußten, da keine anderen genügend bekannt waren), Veranlassung gab zu der falschen Auffassung des Amnions als die direkte Ursache der Bildung der serösen Hülle.

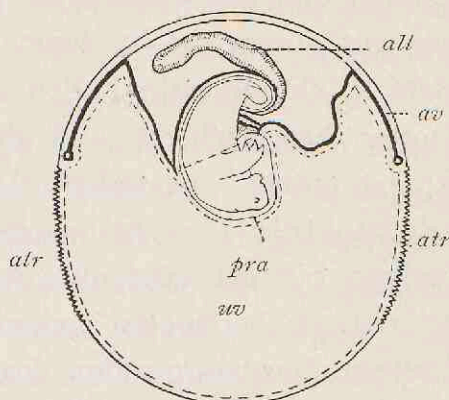


Fig. 151. Schematischer Längsschnitt eines *Dasyurus*-Embryos (nach Hill '00). *all* Allantois; *av* Area vasculosa auf der Nabelblase *uv*; *atr* Gegend wo der Trophoblast phagocytotische Eigenschaften besitzt; *pra* Proamnion.

Sauropsideneiern aus, sondern von frühen viviparen Protetrapoden (S.65), welche sowohl an Sauropsiden wie an Säugetieren vorangegangen sein müssen. Einige von diesen haben unmittelbare Vaskularisation des Trophoblastes mittels Nabelarterien und -venen erlangt. Viele andere sind von dieser direkten Linie der zweckmäßigsten Gefäßbildung abgezweigt; sie haben den frühen Haftstiel aufgegeben (dessen homologe Bildung in der allantoiden Verbindung wiederkehrt) und haben bereits in einem frühen Stadium ihre auf der Nabelblase gelegene Area vasculosa benutzt, um mit den mütterlichen Gefäßen in Wechselbeziehung zu gelangen. Dementsprechend entstand eine omphaloide Plazentation. Nach einer gewissen Zeit traten die Nachteile dieses Vaskularisationsprozesses und zwar während des weiteren Wachstums des Embryos deutlich hervor. Jedoch nicht bevor gewisse Einrichtungen aufgetreten waren, durch welche die omphaloide Plazentation so lange wie möglich funktionieren konnte. Von diesen Einrichtungen ist die allerwichtigste das Wachstum des Kopfes in die Nabelblase hinein, wodurch ein Proamnion gebildet wird. Es erreicht sein Maximum bei den Didelphiern, welche, als sie einmal allantoide Plazentation aufgegeben hatten (jetzt noch persistierend bei *Perameles*), während kurzer Zeit sich des Besitzes einer omphaloiden Plazentation erfreuen und sodann das Lebenslicht erblicken unter den so sehr spezialisierten Verhältnissen, die für die Marsupialia so charakteristisch sind.

Dieser Irrtum war um so erklärlicher — aber zu gleicher Zeit um so widerstandsfähiger — weil beim Huhn die Anwesenheit des Trophoblastes als eine extra Larvenhülle keineswegs ins Auge springt (siehe S. 35). Nur wenn wir alle Übergangsstufen zwischen den primitiven Protetrapoden bis zu den Ornithodelphia und den Sauropsida zusammengestellt haben, können wir mit gutem Erfolg demonstrieren, wie es kommt, daß die Schicht ektodermaler Zellen, welche bei letzteren sich um den Dotter herumschiebt und ihn schließlich ganz umschließt, nicht primär eine radiale Ausdehnung des Ektodermschildes *sensu strictiori* ist; sondern daß sie ihren Ursprung derjenigen Schicht verdankt, welche wir als eine Umhüllungsschicht zu betrachten gelernt haben. Letztere hat bei den eierlegenden Sauropsiden ihre Bedeutung verloren und ist nur bei den Säugetieren in ihrer vollen Entwicklung sichtbar.

Eine noch weitere Reduktion, besser gesagt eine Reduktion in ganz anderer Richtung wie wir es bei den Sauropsida finden, treffen wir bei dem Trophoblast der Amphibien an. Nicht bei allen, aber dennoch bei sehr vielen ist nämlich die Entwicklung

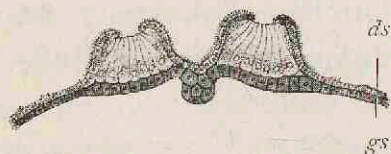


Fig. 152. Schnitt durch einen Teil der Deckschicht *ds* mit lokalen Wucherungen in dieselbe beim Frosch. *gs* Grundschicht (nach Assheton '96 B).

dadurch charakterisiert, daß in einer ganz frühen Periode die äußere Ektodermis des jungen Embryos so sichtbar unterschieden ist von den darunterliegenden ektodermalen Zellschichten, daß sie durch den Namen „Deckschicht“ gekennzeichnet ist von den anderen, welche zusammen die „Grundschicht“ bilden. Außerdem dokumentieren die Zellen der Deckschicht ihre vorübergehende und larvale Bedeutung noch dadurch, daß sie in späteren Entwicklungsstadien verschwinden und daß sie nur bei der Bildung besonderer larvaler Organe eine Rolle spielen. So bei der Bildung der Saugscheibe, sowie bei jener der als larvale Geruchsorgane betrachteten Apparate (Fig. 152).

Somit hat diese Schicht eine bloß vorübergehende larvale Bedeutung. Bereits bei einer früheren Gelegenheit habe ich mir einen Vergleich erlaubt zwischen dieser Schicht und dem Säugetiertrophoblast. Seitdem habe ich neulich ('07, p. 60) noch deutlicher hervorgehoben, daß ich die Deckschicht der Amphibien keineswegs betrachten möchte, als wäre sie der Ausgangspunkt von dem, was sich später zu Amnion und Chorion der höheren Vertebraten ausbilden wird. Wir dürfen ruhig sagen, daß Deckschicht und Trophoblast homolog sind und dieselbe Vorfahrenlinie besitzen; aber wir können bis jetzt uns noch nicht völlig hineindenken, wie es sich verhielt mit der Einrichtung der larvalen Hülle bei der gemeinschaftlichen Stammform, von welcher beide herrühren. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die Viviparität jener Vertebraten, welche zu den höheren Säugetieren geworden sind, dazu beigetragen hat, um den Trophoblast stark in den Vordergrund zu bringen. Ob wir aber auch für die Amphibien annehmen dürfen, daß bei ihnen in der Vergangenheit der Trophoblast deutlich hervortrat in den ganz frühen Stadien, und ob er da einen Embryonalknoten einhüllte, wie wir es bei Säugetieren beobachten, kann momentan noch nicht entschieden werden. Es möge aber doch noch eben angedeutet werden, daß einige wenige Wahrnehmungen in dieser Richtung einen Fingerzeig geben. Ich wünsche hierüber jetzt nicht zu diskutieren angesichts der sehr hypothetischen Natur des Bodens, auf welchen wir hier treten.

Zugleich soll aber betont werden, daß, wenn wir bereit sind, die Homologie der Amphibiendeckschicht mit dem Säugetiertrophoblast zu akzeptieren, wir uns dann auch dazu entscheiden müssen, unverzagt noch einen Schritt weiter zu gehen. Es liegt nämlich kein Grund vor, weswegen wir nicht die Deckschicht, welche sich auch bei *Ceratodus* vorfindet (Semon '93, '01), bei *Lepidosteus* (Dean '95), bei *Acipenser* (Salensky '80, '81), allen Vertretern von Dipnoi und Ganoïden, in genau demselben Lichte betrachten sollten; ja wir

werden sogar ganz allmählich dazu geführt, auch die Deckschicht der Knochenfische (ein so markantes Kennzeichen dieser Klasse der Teleostomi) mit einzuschließen in dieselbe Gruppe von Erscheinungen, deren allgemeine Bedeutung wir hier zu analysieren versuchen.

Wir kommen somit zu der Schlußfolgerung — gesetzt, alle diese verschiedenen Deckschichten des frühen Larvenlebens seien Überreste einer frühen Larvenhülle, von welcher wir keine Spur bei *Amphioxus*, den Cyclostomen und den Selachiern antreffen —, daß die große Bedeutung, welche man bis jetzt den Fötalhüllen beigelegt hat als ein Hilfsmittel, um die Vertebraten in die primären Gruppen der Amniota und Anamnia einzuteilen, nicht aufrecht erhalten werden kann.

Wir haben gesehen, daß der Name Amniota im Gegensatz zu Anamnia nicht gut gewählt ist, wenn wir — wie ich es vorschlug — im Auge behalten, daß nicht das Amnion, sondern das Chorion die primäre Fötalhülle darstellt. Der Name Choriata (den Achoria entgegensustellen) wäre sogar besser gewesen; während jener der Allantoidea im Gegensatz zu Anallantoidea noch mehr verwerflich ist, wie wir weiter unten sehen werden.

Bedenken wir aber, daß das Chorion nur ein Derivat der frühen Larvalhülle ist, welche wir den Trophoblast genannt haben, und daß Spuren eines Trophoblastes bei Amphibien, Dipnoi, Ganoiden und Teleostomen im allgemeinen angetroffen werden, so sollte die bedeutungsvollere Trennungslinie nicht gezogen werden — wie es zur Zeit geschieht — zwischen Sauropsida einerseits und Amphibia andererseits; doch zwischen jenen Wirbeltieren, bei denen eine Larvenhülle oder Spuren einer solchen gefunden werden und jenen, bei welchen solche Spuren fehlen.

Wir haben an dem Beispiel der Vögel und Reptilien gesehen, daß es nicht immer leicht ist, Spuren des Trophoblastes aufzudecken, da letzterer aus verschiedenen Gründen nicht immer ebenso deutlich ist wie bei den Säugetieren. So ist

es auch nicht zu verkennen, daß, wenn wir bei den Wirbeltieren bis zu den Elasmobranchiern und den Cyclostomen hinuntergehen, die Möglichkeit, daß die allerletzten Spuren von Trophoblast und Deckschicht ganz ausgewischt sind, nicht ohne weiteres zu verleugnen wäre. Dennoch sollen wir anerkennen und zwar auf Grund verschiedener Daten, welche die vergleichende Anatomie uns bietet, daß die hier gezogene Trennungslinie gut übereinzustimmen scheint mit gewissen anderen Unterscheidungsmerkmalen von primärer Bedeutung.

So ist z. B. innerhalb des Gebietes letztgenannter Klassen der Verknöcherungsvorgang ganz unbekannt. Dahingegen ist die Verknöcherung, welche wir bei Knochenfischen antreffen, wodurch Knochenstücke wie das Hyomandibulare, das Quadratum, die verschiedenen Pterygoidea, die Palatina, das Maxillare und Praemaxillare, das Dentale, Angulare und Articulare entstehen, ein Vorgang, der sich wiederholt, wenn in den höheren Abstufungen der Wirbeltiere identische Knochen hervortreten. Die allgemeine Homologie ist sogar eine so enge, daß wir keinen Schwierigkeiten begegnen bei der Vergleichung (sogar im Detail) der Knochenelemente des Schädels und der visceralen Bogen der Knochenfische mit denen der höheren Säugetiere und des Menschen.

Es wird jedenfalls notwendig sein, ganz sorgfältig zu überlegen, ob wir die oben erwähnte primäre Einteilung der Wirbeltiere in Anamnia und Amniota nicht besser aufgeben sollten, da diese Unterverteilung nicht einmal dazu beigetragen hat, um uns zu einem besseren Verständnis des Amnions zu verhelfen, und dagegen gewisse Klassen getrennt gehalten hat, welche frühere Naturforscher wie Linnaeus u. a. nie so weit zu trennen geneigt waren. Ich glaube, daß auch die Paläontologen eine Einteilung, welche sich auf ein Unterscheidungsmerkmal gründet, das auf ihr Untersuchungsmaterial nie Anwendung finden kann, gerne aufgeben werden. Besonders auch noch deswegen, weil zu gleicher Zeit die anderen ana-

tomischen Unterschiede zwischen Reptilien und Amphibien recht oft zusammenbrechen bei sehr zahlreichen fossilen Formen von großer Bedeutung.

Wie wir bis jetzt die Fötalhüllen und Anhänge betrachtet haben, welche primär aus dem Ektoderm herkommen, so müssen wir nun denjenigen unsere Aufmerksamkeit schenken, welche primär dem Entoderm entspringen. Diese sind die Nabelblase und die Allantois, welche letztere in vielen Fällen (bei den Sauropsiden und bei vielen Säugetieren) tatsächlich die Form einer vaskularisierten Embryonalhülle respiratorischer oder nutritiver Bedeutung angenommen hat.

2. Die Nabelblase.

Die Nabelblase bei den Säugetieren kann nach gewissen Modifikationen gruppiert werden, deren relative Bedeutung und deren Entstehung besprochen werden müssen. Die erste ist diejenige, welche wir finden beim Menschen, bei den Affen und bei *Tarsius*. Bei diesen Säugetieren bleibt von Anfang an die Nabelblase kleiner als der Trophoblast; sie füllt die Trophoblasthöhlung nie ganz aus. Wir haben auf S. 8 und 57 gesehen, wie der Rest des Trophoblastes in ganz frühen Stadien allmählich ausgekleidet wird vom ventralen Mesoblast. Auf der Oberfläche der Nabelblase von Mensch, Affen und *Tarsius* entwickelt sich ein sehr kompliziertes Netz von mächtigen Blutgefäßen (Fig. 154—156). Diese Blutgefäße können z. T. dazu beitragen, einen Austausch hervorzubringen zwischen den Flüssigkeiten, welche sich innerhalb der Nabelblase resp. innerhalb des extraembryonalen Coeloms befinden (welch letzteres durch den Diplotrophoblast von der Außenwelt getrennt ist) und dem embryonalen Blut. Es ist jedoch nicht bekannt, ob diese Flüssigkeiten Nahrung enthalten, welche für den sich entwickelnden Embryo von Bedeutung ist, wie es z. B. mit der in dem Dottersack der Sauropsida enthaltenen Nahrung der Fall ist. Ebenso wenig ist es bekannt, ob das Uteruslumen von *Tarsius* irgend etwas der Uterinmilch Vergleichbares ent-

hält, welches durch die eigene Wirkung des Trophoblastes in die Keimblase hinein transportiert und von dort durch die Blutgefäße der Nabelblase dem Embryo zugeführt werden könnte. Auch sind wir noch nicht klar darüber, ob bei den katarrhinen Affen die ringförmige Zone nicht-proliferierenden Trophoblastes, welche den dorsalen Mutterkuchen vom ventralen trennt (Fig. 153), in einer ähnlichen Weise benutzt

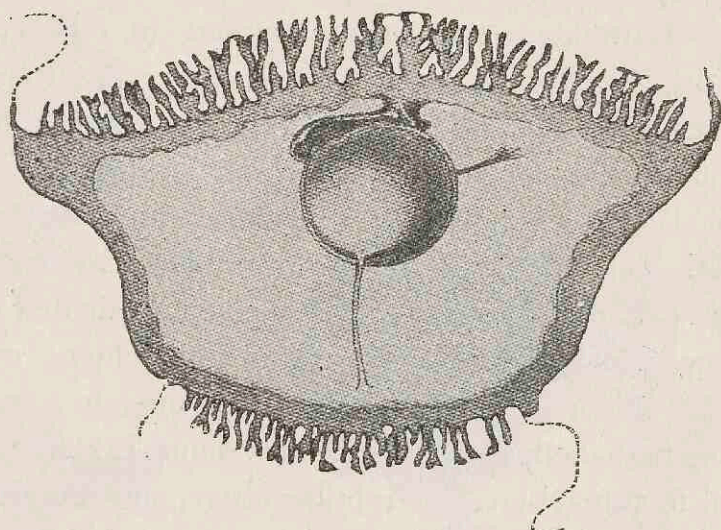


Fig. 153. Schematischer Längsschnitt der Keimblase eines katarrhinen Affen (*Cercopithecus cynomolgus*) mit dorsaler und ventraler Plazenta (nach Selenka '91).

wird, und ob in diesem Falle das Gefäßnetz ihrer Nabelblase osmotische Aufnahme und Transport von Nahrungsmaterial veranstalten würde, welches von dem Uteruslumen in das extraembryonale Coelom der Keimblase herüber geführt worden war. Für den Menschen und für den anthropomorphen Affen wäre ein solcher Vorgang jedenfalls auszuschließen, weil hier die Keimblase durch eine *Decidua reflexa* eingeschlossen wird und nicht die ringförmige Zone besitzt, welche für den niederen Affen soeben angedeutet wurde.

Unter diesen Umständen muß es sehr fraglich werden, ob die *Area vasculosa* der Nabelblase bei den Primaten irgend eine bedeutende nutritive oder respiratorische Rolle zu spielen hat. Eine Hypothese, welche ich vor einigen Jahren ver-

teidigt habe (Hubrecht '99), und welche auch noch unabhängig von Saxer ('96) und v. Spee ('96) vertreten wurde, sollte sodann näher abgewogen werden, ob nämlich dies sehr engmaschige Netz starken Kalibers nicht in erster Linie hämatopoietische Bedeutung haben würde? Es gibt keinen Grund, um sich darüber zu wundern, daß die Oberfläche der Nabelblase während der Embryonalperiode eine aktive Rolle in dieser Richtung spielen sollte, wenn wir bedenken, in wie starkem Maßstabe Blutbildung zu Stande kommt in einem anderen Derivat des Entoderms, nämlich der Leber; geschweige noch von der zunehmenden Bedeutung, welche wir dem Entoderm¹⁾ als primärem Bildungsherd von Blut und Blutgefäßen, seit den neuesten Untersuchungen von Rückert und Mollier ('06) beimessen sollen. Einer der Hauptgründe, welche E. van Beneden ('99, p. 333) veranlaßten, meinen Ansichten über die Phylogenese der Säugetiere nicht beizupflichten, war eben dieser, daß die Anwesenheit und die bedeutende Entwicklung der Säugetiernabelblase für ihn nur dann Erklärung fände, wenn wir für Säugetiere eine reptilienartige, eierlegende Stammform annehmen, mit meroblastischen, dotterreichen Eiern. van Benedens Unwillen würde sich auflösen müssen, sobald diese hämatopoietische Bedeutung jener Entodermfläche, welche zu einem embryonalen Anhang geworden ist und Nabelblase genannt wird, als ihr wichtigstes *raison d'être* zu betrachten wäre.

¹⁾ Es sollte dabei nicht vergessen werden, daß das Knochenmark als Herd einer Blutbildung um diese Zeit noch nicht vorhanden ist, und daß auch die Leber noch nicht eine genügende Zahl von Blutkörperchen liefert, welche bei den Stoffwechselforgängen des Primatenembryos Dienste leisten können. Sodann ist die Entwicklung und die Vermehrung eines ausgedehnten hämatopoietischen Netzwerkes seitens der Darmoberfläche (welche vom ersten Anfang an ihre Bedeutung hat als Mutterboden gefäßbildenden Mesenchyms) leicht zu verstehen. Somit würde eine bruchsackähnliche Erweiterung eines Darmabschnittes zunächst eine hämatopoietische Bedeutung gehabt haben (Primaten¹⁾, würde sodann sekundäre Bedeutung erlangt haben bei der omphaloiden Placentation (viele Säugetiere) und würde schließlich (Sauropsiden) dazu beigetragen haben, um eine Reserve an Dottermaterial, welches sich gegen die Innenseite dieses Netzgewebes angehäuft hatte, zu verarbeiten und zu transportieren.

Daß diese Hypothese nicht von mir vorgebracht wird, um eben die v. Beneden'sche Kritik zu widerlegen, darf schon aus v. Spees davon ganz unabhängiger Befürwortung ('96) gefolgert werden, der diesem engen Gefäßnetz auf der Menschen- und Affenkeimblase eine hämatopoietische Bedeutung zuschreibt (Fig. 154—156).

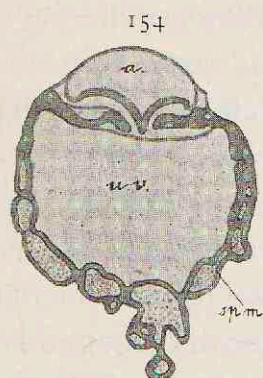


Fig. 154. Querschnitt durch Amnion (*a*), Embryo und Nabelblase (*uv*) von *Hylobates* (nach Selenka '00 A). (*spm*) splanchnisches Mesoblast auf der Nabelblase (*uv*), welches ein sehr engmaschiges Netz verdickter Venen trägt, worin hämatopoietische Prozesse stattfinden.

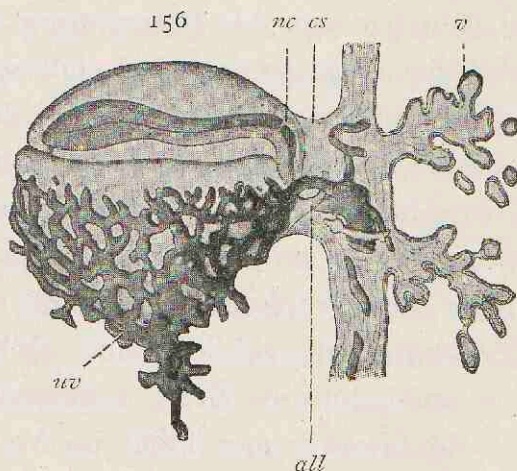
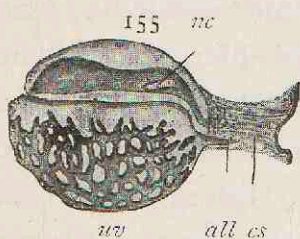


Fig. 155 u. 156. Zwei Entwicklungsstadien des Haftstiels und der Nabelblase von *Hylobates concolor* und *Hylobates rafflesii* (nach Selenka '00 A). Das wuchernde Netzwerk auf der Nabelblase ist stark entwickelt und von hämatopoietischer Bedeutung. Vaskularisierte Trophoblastzotten sind in Fig. 156 wahrnehmbar. *cs* Haftstiel; *v* trophoblastische Plazentanzotten; *uv* Gefäßnetz auf der Nabelblase; *all* Allantoisrohr; *nc* neurenterischer Kanal.

Diese Bedeutung der Area vasculosa auf der Nabelblase der Säugetiere ist also höchstwahrscheinlich älter als jene andere Bedeutung, welche die Nabelblasengefäße bei den meroblastischen Sauropsideneiern erlangt haben, um nämlich, wie sie sich da über den Dotter ausbreiten — was sie bereits taten, bevor die Entodermzellen in der Weise dotterhaltig geworden waren — die Reservenernährung dem Embryo zuzuführen. Daß die Blutgefäße der Nabelblase bei Säugetieren eine bedeutende Weite erlangen können (Fig. 154), und daß nichts-

destoweniger die eingeschlossenen Blutkörperchen auf Querschnitten noch keineswegs aussehen als ob sie bereits frei beweglich sind, habe ich bei früheren Gelegenheiten ('89, '90) betont. Seitdem habe ich dies bei *Tarsius*, *Tupaja* u. a. bestätigt gefunden. Und es wird gewiß nicht gegen die hämatopoietische Bedeutung dieser Blutgefäße sprechen, wenn wir bedenken, daß Wenckebach ('86) und Ziegler ('87) auch bei Knochenfischen gezeigt haben, daß ein solider Strang allmählich sich entwickeln kann zu einem Gefäß mit weitem Lumen und mit frei beweglichen Blutkörperchen, welche anfänglich das innere Mark der Blutgefäßanlage bildeten.

Wo wir von der Betrachtung der kleinen Nabelblase der Primaten ausgegangen sind, müssen wir jetzt jenen anderen Fall betrachten, welchen wir bei der Mehrzahl der Säugetiere antreffen, wo das Entoderm die ganze Innenfläche des Trophoblastes bereits in einem sehr frühen Stadium auskleidet. So finden wir es bei Ungulaten; aber es wird hier relativ bald wieder vom Trophoblast getrennt. Dies findet statt, wenn der Mesoblast sich gebildet und sich in eine somatische und eine splanchnische Schicht getrennt hat. Die splanchnische Schicht bleibt immer klein im Vergleich zu der somatischen infolge der ungemainen Ausdehnung des Diplotrophoblastes (Fig. 171). Bei anderen Säugern, sowie bei vielen Insektivoren (Fig. 142) geschieht die Trennung in der Nabelblase und den Diplotrophoblast nicht so rasch, und es verläuft genügend Zeit bevor sie zu Stande gekommen ist; sodaß die Area vasculosa, welche inzwischen auf die Nabelblase entstanden ist, sich nicht nur zu einem hämatopoietischen Herd hat entwickeln können, sondern außerdem ein Transportmittel geworden ist, mittels welchem eine sehr bedeutende Wechselwirkung zu Stande kommen kann in einer Region, welche man diejenige der omphaloiden Plazentation genannt hat. An anderer Stelle habe ich ('89, Taf. XVIII, Fig. 32, Taf. XXIV, Fig. 44) davon eine detaillierte Beschreibung gegeben für den Igel und auch noch für die Spitzmaus ('94 a, Fig. 7—11, 51, 83).

Ein stark entwickeltes Gefäßnetz wird auf der Nabelblase auch bei *Didelphia* gefunden (Fig. 151), wo die *Area vasculosa* unzweifelhaft in hohem Grade nutritorische Bedeutung hat während des kurzen Verweilens der Keimblase in dem Uterus.

Bei den *Ornithodelphia* ist Oviparität an die Stelle von Viviparität getreten. Es gibt keine umfangreiche Eiweißschicht, und die dotterreiche Keimblase ist eng umschlossen in einer Eierschale; ein Umstand, welcher die tadellose Behandlung des frühen Embryonalschildes in unerhörter Weise erschwert. Ich glaube, daß dieser meroblastischen Einrichtung bei den *Ornithodelphia* Viviparität vorausgegangen ist, und daß dabei ein Verhalten des geräumigen Trophoblastes zum formativen Ektoderm vorherrschte, wie es oben beschrieben und besprochen wurde; während die Entstehung der freien Allantois bereits während dieses viviparen Stadiums stattgefunden hatte. Vielleicht dürfen wir die abweichende Art, auf welche sich die *Area vasculosa* der *Ornithodelphia* über den Dottersack ausbreitet, als einen primitiven Charakter auffassen. Anstatt auf eine kreisförmige *Area* beschränkt zu sein, verbreiten sich die Blutgefäße bei *Echidna* über die totale Oberfläche der Nabelblase (hier Dottersack), obgleich sie nicht ein so enges Netzwerk bilden (Semon, '94, Fig. 61 O und 61 S) wie z. B. bei den Primaten.

Bei den Sauropsiden haben die Vorgänge der Dotterzunahme sowie die Spezialisierung der *Area vasculosa* nach verschiedenen Richtungen stattgefunden.

3. Allantois.

Wir kommen jetzt zu der Besprechung der letzten der Embryonalanhänge oder Fötalhüllen, welche als Kennzeichen für die Sauropsida und Mammalia betrachtet werden, nämlich zu der Allantois. Begreiflicherweise war auch sie zunächst vom Huhn bekannt und dasjenige, was dieser ehrwürdige Urtypus für Wirbeltierembryologie darüber ans Licht

brachte, wurde — so gut es eben ging — für die anderen Wirbeltiere zurecht gelegt und auf sie zugeschnitten.

Bei den didelphen und monodelphen Säugetieren konnte ihre Funktion nicht dieselbe sein wie bei den Vögeln, nämlich eine Ausbreitung gegen die Innenfläche der Eischale behufs respiratorischer Zwecke. Aber sogar bei diesen Säugetieren sieht man sie sich recht rasch gegen denjenigen Abschnitt der Oberfläche der Keimblasenwand ausdehnen, wo es zur Plazenta-bildung kommen wird. Somit war bei den Säugetieren die Allantois sowohl anatomisch als physiologisch eng vergleich-

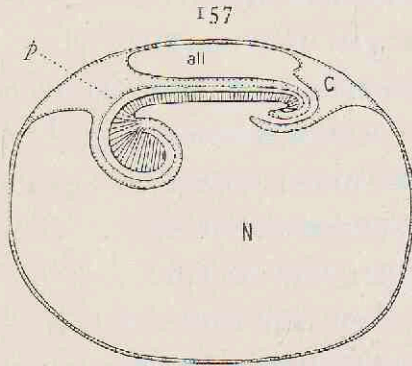


Fig. 157. Schema der *Nycticebus*-Keimblase während der Bildung vom allantoiden Diplo-trophoblast. *c* extra-embryonales Coelom; *p* Proamnion; *all* Allantois; *N* Nabelblase.

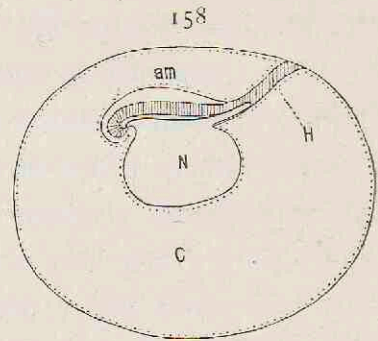


Fig. 158. Dasselbe für die Primaten, wo der Trophoblast sehr früh vermittelst des Haftstiels (*H*) vaskularisiert wird. *am* Amnion (nach Hubrecht und Keibel '07).

bar mit dem, was bei den Sauropsiden unter demselben Namen zusammengefaßt wurde.

Es blieb nur eine Schwierigkeit, daß nämlich beim Menschen niemals eine freie Allantois beobachtet wurde. Der eine (unwillkürliche!) Versuch eines Verwalters einer embryologischen Sammlung, einen frühen Embryo des Huhnes als frühen menschlichen Embryo gelten zu lassen, diente eben nur dazu, — sobald einmal der Irrtum klarlag —, die bestehende Schwierigkeit noch schärfer zu betonen. Weitere Untersuchungen haben außerdem ergeben, daß weder ein einziger bekannter Affe noch auch *Tarsius spectrum* eine freie Allantois besitzen.

Es will mir scheinen, daß die sogar jetzt noch obwaltende Verwirrung bezüglich der Phylogense der Allantois nicht entstanden wäre, wenn man gleich zu Anfang gesunde und logische entwicklungsgeschichtliche Ansichten beim Nachspüren der Allantois-Phylogenie in den Vordergrund hätte treten lassen.

Die Wahrnehmung lehrt uns, daß die Hauptbedeutung der Allantois in der Entwicklungsgeschichte höherer Säugetiere eine nutritorische ist, und zwar durch die starke Vaskularisation ihrer Wand und wegen des engen Zusammenlegens derselben entweder mit Gefäßen der mütterlichen Mucosa (viele Ungulata, Lemuren u. a.) oder mit Gefäßlücken im Trophoblast. Zu letzteren erlangt mütterliches Blut Zugang mit Hilfe vorübergehender Einrichtungen, welche von der Trophospongia hervorgerufen werden (die meisten anderen plazentalen Säugetiere).

Vaskularisation des Diplotrophoblastes oder des Chorions, (wie ich 1896 und 1899 vorgeschlagen habe, die äußere Hülle nur noch bei den Primaten zu bezeichnen) ist also das Resultat entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge in dem, was Allantois genannt wurde. Und es läßt sich aus guten Gründen annehmen, daß diejenigen Säugetiere, welche dieses Ziel am vollständigsten und am frühesten erreicht haben, bessere Führer sein werden, um zu zeigen, wie diese Einrichtungen phylogenetisch entstanden sind, als jene anderen, bei welchen das Erscheinen der Gefäßbildung durch irgend einen Umstand verzögert ist.

Es befinden sich nun eben die Primaten, welche keine Spur einer omphaloiden Plazentation besitzen, aber deren trophoblastische Anheftung an die mütterliche Mucosa an der Stelle, wo die Plazenta sich später entwickeln wird, ungemein früh auftritt und außerordentlich fein ausgearbeitet ist, zweifellos im ersten Fall.

Und dennoch finden wir hier gar keine freie Allantois. Folglich müssen wir herauszufinden suchen, ob die Art und Weise, nach welcher die Vaskularisation des Tropho-

blastos zu Stande kommt, vielleicht auf sekundäre Veränderungen, welche recht früh aufgetreten sind, hinweist, wodurch die Bildung einer freien Allantois überflüssig wurde, oder ob es im Gegenteil wahrscheinlich ist, daß die Vaskularisation hier auf eine einfachere, direktere und mehr primitive Weise zu Stande kommt. Im letzteren Fall ist eine Vergleichung mit denjenigen Säugetieren, welche eine freie Allantois besitzen, unumgänglich notwendig. Wir würden sodann schließen müssen, daß eine freie Allantois in ihren frühesten Anfangsstadien nur in dem Primatenstamm anzutreffen wäre und zwar in einem geologischen Zeitalter, welches so weit hinter uns liegt, daß von einer direkten Beobachtung nie mehr die Rede wird sein können. Diese Primaten, welche uns in das mesozoische und paläozoische Zeitalter zurückführen, sollten eventuell als Proprimaten, vielleicht noch besser als Protetrapoden angedeutet werden. Sobald eine freie Allantois auftrat, war damit ein Schritt getan in der Richtung zahlreicher Seitenzweige, von welchen uns erhalten sind: die Sauropsida, Ornithodelphia, sonstige Monodelphia usw.

Nebenbei werden wir noch Übergangsformen nachzuspüren haben, welche uns zur Erklärung verhelfen werden, wie aus den primitiven Verhältnissen der Primaten die freie Allantois anderer Säugetiere und der Sauropsida sich entwickelt hat.

Von den keine freie Allantois besitzenden Primaten haben der Mensch und die Affen noch nicht ein genügendes Beobachtungsmaterial geliefert, um die ganz frühen Stadien ihrer vaskulären Anheftung in genügenden Details studieren zu können. Hierfür müssen wir uns mit *Tarsius* begnügen, wovon ich eine genügende Anzahl mit Bezug auf diesen Punkt habe untersuchen können (1902), um eine Hypothese betreffs der Genese des Haftstiels oder Bauchstiels darauf gründen zu können, d. h. also eines Verbindungsstiels zwischen Embryo und vaskularisiertem Trophoblast, dem keine freie Allantois vorangegangen ist.

Was wir bei *Tarsius* beobachten, werden wir somit kurz

zusammenfassen. Die sehr kleine Keimblase, von ungefähr 0,03 mm im Durchschnitt, hat sich eben an das mütterliche Epithelium festgeheftet. Der Abschnitt des Trophoblastes, mittels dessen sie sich verklebt hat, wuchert ganz bedeutend und verschmilzt innig mit der ebenfalls wuchernden Trophospongia (Hubrecht '99, Fig. 13, 55, 56).

Die also festgeheftete Keimblase hat nur eben jenes Stadium durchlaufen (s. p. 17) in welchem der Trophoblast sich über dem Ektodermschild geöffnet hat (in einigen wenigen Fällen fand ich diesen Prozeß sogar etwas verzögert: '02, Fig. 49, 50). Dieser Schild ist keineswegs der Anheftungsstelle diametral gegenüber gelagert, sondern im Gegenteil so (Fig. 159), daß das hintere Ende des Ektodermschildes ganz

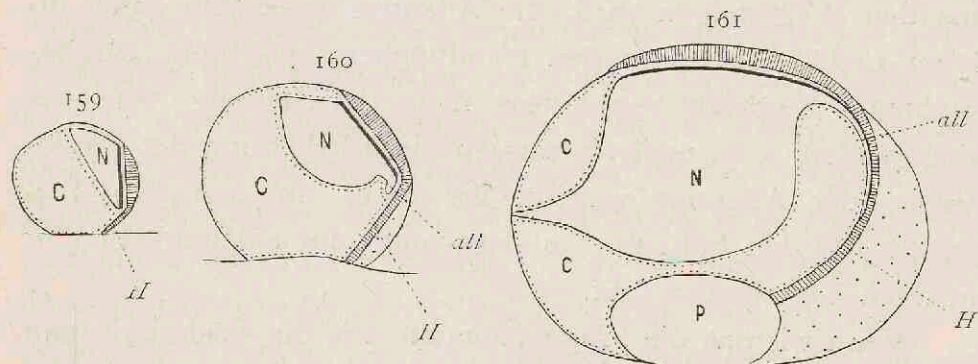


Fig. 159—161. Schemata, welche die langsame Wanderung des Embryonschildes bei *Tarsius* von der ursprünglichen (159) nach der definitiven Lagerung — der Plazenta gegenüber (161) — verdeutlichen sollen. Die Zone *a* der Fig. 92 zeigt sich in Fig. 160 als das eben sich anlegende Allantoisrohr *all*; in Fig. 161 wird hieraus eine hintere zylindrische Fortsetzung des Darmes *N*, welche sich verlängert mit der Aufwärtswanderung des Keimschildes. *c* extraembryonales Coelom; *H* Haftstiel; *p* Plazenta.

nahe der Anheftungsstelle zu liegen kommt (Hubrecht '07, Fig. *w' w''*). Von diesem Hinterende des Ektodermschildes wuchert, wie wir in einem früheren Kapitel gesehen haben (p. 54), das ventrale Mesoderm nach hinten und unten, während es zu gleicher Zeit sich aufbläht zu einer extraembryonalen Coelomblase. In dieser Blase treffen wir die direkte axiale Verlängerung der Ursprungsstelle dieser Wucherung als einen Gewebswall an; als eine etwas verdickte Stelle, welche nur einige Hundertstel Millimeter lang ist (*H*, Fig. 159). Dieser Gewebswall

ist bereits in diesem außerordentlich frühen Stadium als der Haftstiel zu betrachten, durch welchen der Embryonalschild mit dem wuchernden Trophoblast in Verbindung steht, welcher letzterer seinerseits die Plazentation vorbereitet. Es liegt kein einziger Grund vor, um diesen Stiel zu betrachten als etwa eine beschleunigte Differenzierung einer freien Allantois: es ist eben früh differenziertes Mesoblast, weder splanchnischer noch somatischer Natur, durch welches der Embryo, vom allerfrühesten Anfang an, verbunden ist mit demjenigen Abschnitt der Keimblasenoberfläche, welche zur Plazenta werden wird. Vorläufig ist von Vaskularisation noch nicht die Rede. Und es ist gerade die Art und Weise, wie diese Vaskularisation eingeleitet werden wird, welche uns den Weg zeigen wird, die Allantois in einem ganz anderen Lichte, als es in den Handbüchern geschieht, zu betrachten. Zugleich wird diese neue Anschauung eine befriedigendere sein, weil sie uns zu einer Erklärung der Phylogenese der Allantois verhilft, die nicht nur auf den Tatsachen bei den höheren, sondern auch auf solchen bei den niederen Vertebraten fußt.

Wenn wir uns die Frage vorlegen, wie die Vaskularisation dieses frühen mesoblastischen Walles oder Haftstiels zu Stande kommt, müssen wir daran denken, daß wir in einem vorhergehenden Kapitel (p. 47) festgestellt haben, daß der Ausgangspunkt für das Gefäßsystem, wie wir letzteres außerhalb und innerhalb des Embryos antreffen, eine ringförmige Entodermzone ist, welche in einem frühen Entwicklungsstadium von *Tarsius* die Grundlage sowohl der Gefäße wie des Blutes bietet.

Wir haben gesehen, wie das Herzendothelium sich herleitet aus Entodermzellen in der vorderen Region der Protochordalplatte ('02, Fig. 73a, b); wir sahen, wie die Blutgefäße auf der Entodermwand sowohl in den intra- wie in den extraembryonalen Gefäßgebieten ihren Ursprung aus dem Entoderm nahmen ('02, Fig. 59c—f); wie dies auch für *Petromyzon*

durch Goette ('88, '90); für Selachier durch Swaen und Rückert; für Teleostier durch Swaen und Brachet ('99); für Amphibien durch Goette ('75) und Brachet ('02, '03); für Vögel durch Balfour und Deighton; für Säugetiere (Schaf, *Tupaja*, *Sorex*) durch Bonnet ('84, '89) und mich selbst geschah ('90).

Außerdem zeigt sich uns die Blutgefäßbildung bei *Tarsius* am ausgiebigsten in der hinteren Körpergegend, wo die ringförmige Zone mesenchymbildenden Entodermes unter den medianen Abschnitt des ventralen Mesoderms gelagert ist ('02, Fig. 59g—k). In den früheren Stadien ist es diese hintere mediane Zone ('02, Fig. 54g—k), welche den hier besprochenen medianen Wall zu vaskularisieren anfängt, und damit die Blutgefäßbildung im Haftstiel einleitet. Wir können uns vorstellen, daß in dieser Stielregion die Gefäßbildung ganz besonders aktiv geworden ist, weil eben Vaskularisierung des Stieles zu gleicher Zeit mit der Möglichkeit direkter Vaskularisation des Diplotrophoblastes einhergeht. Diese direkte Vaskularisation würde unzweifelhaft einen so großen Vorteil für diejenigen Tiere, welche ihrer teilhaft wurden darstellen (s. p. 55), daß wir eine hier eintretende Gefäßhypertrophie uns recht gut vorstellen können. Es fehlt nicht an direkten Andeutungen einer solchen in etwas späteren Stadien ('02, Fig. 75i, 77h—k).

Überlegen wir uns nun: a) daß der erste Mutterboden gefäßbildenden Gewebes das Entoderm ist und b) daß der Stiel notwendigerweise an Länge zunimmt mit dem Weiterwachsen des Embryos (noch mehr so bei *Tarsius* wie bei Affen und Mensch, weil er sich bei *Tarsius* herumbiegt nach jener Oberfläche der Keimblase hin¹⁾), welche dem Embryo gegenüber-

¹⁾ Dieser Ausdruck sollte cum grano salis aufgefaßt werden. Es ist nämlich nicht der Stiel, der hinunterbiegt oder sich während dieser Verlängerung hinuntergebogen hat nach jener Oberfläche zu, sondern es ist der Embryonalschild, welcher sozusagen allmählich heraufkletterte (wie ich es anderswo beschrieben habe ['02, p. 19, '07, Fig. w¹—w³]) dieser Keimblasenoberfläche entlang, bis er der plazentalen Festheftung gegenüber liegt (Fig. 86—89). Der Schild liegt anfänglich der Anheftungsoberfläche ganz nahe (Fig. 159); später, wenn die Amnionfalten gebildet sind,

liegt), da kann es nicht Wunder nehmen, daß aktives Entodermgewebe in dem Stiel zurückbleibt, zur Zeit wo die übrige Darmwand den Faltenbildungen unterliegt, durch welche ihre definitive Röhrenform allmählich hervortritt. Dieses Entoderm, von welchem ich sogar das allerfrüheste Auftreten habe verfolgen können ('02, Fig. 56, 57, 59—61), nimmt die Form einer röhrenförmigen Verlängerung in den in die Länge wachsenden Stiel an. Ich habe besonders darauf hingewiesen, daß es nicht aktiv in diesen Stiel hineinwächst, sondern daß es passiv ausgesponnen wird ('02, Fig. 11 a—c, Taf. XII), wie wir solches auch beobachtet haben bei der Verlängerung der Chorda und ebenfalls bei der Dickenzunahme der Plazenta.

Ich will hier nicht behaupten, daß wenn einmal der Haftstiel vollständig vaskularisiert ist und die von ihm getragenen Gefäße sich über die Innenfläche der Plazenta verbreiten und verzweigte Kapillaren geliefert haben für die Vaskularisation der embryonalen Plazentarzotten, noch weitere gefäßbildende Prozesse einsetzen oder von diesem entodermalen Epithelialrohr ihren Anfang nehmen. Das Epithelialrohr aber vertritt in diesem Stiel dasjenige was bei anderen Säugetieren und bei den Sauropsida die Innenhöhle der Allantois darstellt. Dieses Epithel ist eben nur ein Rest von dem, was in früheren Stadien eine wuchernde gefäßbildende Fläche des Entoderms gewesen, und welches, nachdem es noch einige Zeit aktiv war ('02, Fig. 61, 65, 66), schließlich zu einem Geweberest herabgesetzt wird, welcher blind endigt und in dem Nabelstrang der späteren Fötalstadien nur mühsam wieder erkannt werden kann als ein Zellstrang ganz rudimentärer Natur.

Wir haben jetzt den Haftstiel von *Tarsius* sowie das darin enthaltene entodermale Epithelialrohr, welches wir Allantois nennen werden, in seiner vollen Entstehungsgeschichte ver-

finden wir ihn dieser Oberfläche diametral gegenübergelegen (Fig. 161). Die Lageveränderung des Embryos mit Bezug auf die Plazenta kommt bei Affen und Menschen nicht vor, deswegen ist der Haftstiel in ihrem Falle viel kürzer als bei *Tarsius*. Zu gleicher Zeit haben sie demzufolge der Plazenta den Rücken zugewendet; *Tarsius* dahingegen ihre ventrale Oberfläche.

folgt. Es ist bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse keine unerlaubte Annahme zu behaupten, daß die Genese des Haftstiels von Mensch und Affe mit seinem epithelialen Entodermrohr, welches letzteres auch als Allantoisrohr bezeichnet wird, in ihren Hauptbeziehungen übereinstimmen muß mit dem, was wir eben beschrieben haben. Und wir können nun Nachdruck darauf

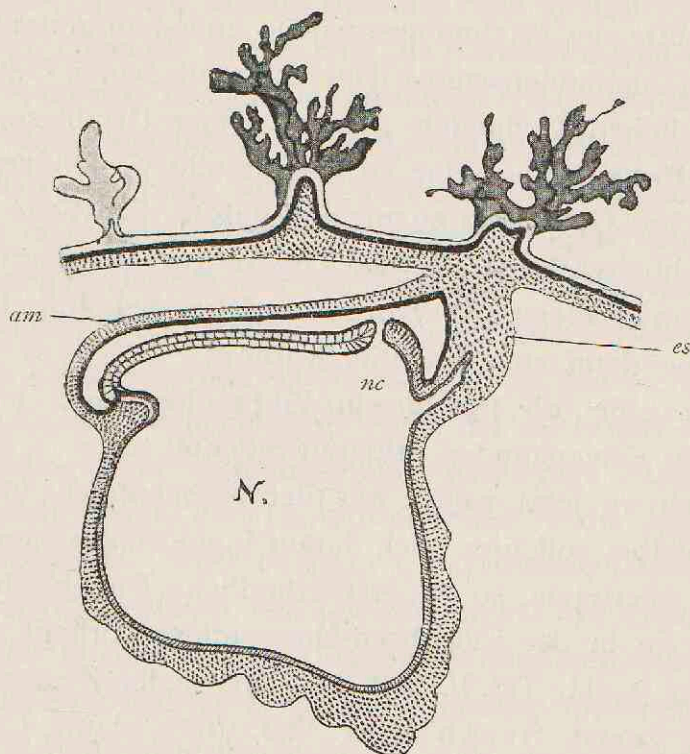


Fig. 162. Längsschnitt einer frühen menschlichen Keimblase mit Amnion (*am*), neurenterischer Kanal (*nc*), Haftstiel *es* mit Allantoisrohr (nach v. Spee). Die vaskularisierte zottentragende Trophoblastwand der Keimblase ist nur zum Teil abgebildet.
N Nabelblase.

legen, daß die Primaten keine freie Allantois besitzen; daß jedoch die stielartige Verbindung zwischen Embryonalschild und Embryonalhülle recht früh hervortritt und sehr leicht erklärbar ist, ohne sich auf ein etwaiges entodermales Hervorwachsen irgend eines Organes zu berufen. Wir sind sogar berechtigt, diese eigentümliche Einrichtung des Haftstiels der Primaten als primitiver zu betrachten, als die freie Allantois irgend eines der höheren Vertebraten.

Versuchen wir jetzt einen Augenblick uns vorzustellen, wie diejenigen, welche die freie Allantois als die primitivere betrachten, sich ihre Phylogenese vorstellen. Ich habe mich anderswo ('07, p. 58), beim Besprechen dieser Angelegenheit folgendermaßen geäußert:

„Als frei, spontan aus dem Enddarm hervorstehende Blase kann die Allantois doch nicht entstanden gedacht werden. Auf welcher Stufe der Phylogenese ist sie zuerst aufgetreten? Hat irgend ein amphibienartiges Tier während seiner Ontogenese den glücklichen Gedanken gehabt, seiner Urinblase eine so verfrühte Entwicklung, eine so bedeutende Vergrößerung und ein so reiches Gefäßnetz zuzulegen, daß in der Weise auf einmal das hochwichtige larvale Organ zur Beschaffung von Nahrung und Sauerstoff hervortrat, welches bei Menschen, Affe und *Tarsius* dann zum Haftstiel wurde?“

Ich zweifle, ob irgend ein Embryologe sich mit dieser Auffassung einverstanden erklären möchte.

Ich zitiere jetzt weiter aus der Normentafel ('07, p. 58):

„Nebenbei soll hier noch darauf hingewiesen werden, daß eben die allerletzte, so äußerst gründliche Peter'sche Arbeit ('05) wie sie in der Eidechsen-Normentafel vorliegt, uns (auf Taf. I, Fig. 9—11, Taf. II, Fig. 14—18) wieder Zustände schildert, die zuerst Strahl ('81, '82, '83), dann Corning ('95, Fig. 4, 7, 9) gesehen hat. Es wird nämlich bei *Lacerta* die Allantois so ungemein früh, und zwar als solide Anlage in der hinteren Achse des Embryos angelegt (ihre Höhlung entsteht erst später und tritt noch später mit dem Darm in Verbindung), daß man sich die Verhältnisse nicht anders würde denken können, wenn die *Lacerta*-Allantois nicht von einer gleich freien Darmausbuchtung, sondern eben von einer frühen soliden Haftstielverbindung in der Achse des Embryos her stammte.

Ich habe die Verhältnisse der Allantois bei *Tarsius* und *Nyeticebus* noch weiter durch die vorstehenden Textfiguren z 1—3 und aa 1—3 (der Normentafel '07) zu erläutern versucht.

Es ist aus ihnen ersichtlich, daß dasjenige, was wir bei *Tarsius* Allantoisrohr nennen, mit zu den ältesten Partien des Darmes gehört, und daß der Schwanzdarm erst später als eine dorsalwärts gerichtete Vorstülpung auftritt. Sehen wir noch, wie es sich in den Stadien des *Nycticebus* 92, 148 und 239 verhält (N. T. Tab. 2, 3 und 4), so ist die hintere Verlängerung des Darmes, wie sie in dem Schwanzende oberhalb der Nabelblase liegt, ebenfalls wieder eher als Haftstielrest zu betrachten als etwas anderes. Es sind die ventralen Teile bereits stark vaskularisiert bei *Nycticebus* 92; noch weit mehr bei 148, und es kann bei 239 ebenso gut gesagt werden, es entwickle sich der Schwanzdarm als eine dorsale Vorstülpung aus dem hinteren (Haftstiel-) Abschnitt des Darmes wie bei *Tarsius*¹⁾, als daß man — wie es die landläufige Vorstellung will — die hier hervorwachsende Allantois als eine etwas später erworbene, frei auswachsende Blase auffaßt. Dennoch wird eben bei *Nycticebus* aus dieser frühen Anlage die verhältnismäßig geräumige Allantoisblase, welche sich gegen den Diplotrophoblast in der altbekannten Weise ausbreitet. Aber es steht bei *Nycticebus* (ebenso wie in dem vorerwähnten Fall von *Lacerta*) nichts der Auffassung im Wege, daß in den frühen Allantoisverhältnissen noch Erinnerungen an eine frühere Haftstielverbindung fortleben.

Die Gründe, welche bis jetzt viele davon zurückhalten, sich meiner Auffassung dieser embryonalen Verhältnisse anzuschließen, mögen wohl die sein, daß die Ableitung der Säugetierkeimblase aus einer dotterreichen Sauropsidenkeimblase, wie wir sie seit frühen Zeiten in allen Lehrbüchern antreffen,

¹⁾ Es ist jedenfalls auffallend, daß sowohl aus Cornings Figuren von *Lacerta* ('95, Taf. XXV), als aus den Bonnet'schen vom Schaf ('89, Taf. II, Fig. 22; Taf. III, Fig. 11) hervorgeht, daß auch bei diesen Tieren die Allantois früher ausgebildet ist als der Schwanzdarm; daß somit der Auffassung, es sei die Allantois die alte, hintere, in der Achse des Tieres gelegene Darmverlängerung (s. Hubrecht '02, Taf. XV, Fig. 5 u. 7), welche eben für die Vaskularisation des gleichfalls primitiveren Haftstiels große Bedeutung erhalten hat, nichts im Wege steht; und daß diese Auffassung Phylogenese und Ontogenese leichter versöhnt als jene, die in der Allantois eine späte, ad hoc auswachsende Blase erblicken will.

noch zu viel Bestechendes hat, und daß die Ornithodelphia ein Übergangsstadium darzubieten scheinen.

Meine Auffassung der Ornithodelphia ist die, daß sich bei ihnen — wie bei den Sauropsida — Dotterreichtum und Oviparität eingestellt hat, nachdem vivipare ancestrale Formen mit Larvenhülle (Trophoblast) und daraus hervorgehende Fruchthüllen (Diplotrophoblast, Amnion) vorausgegangen waren. Rasche Vaskularisation des Trophoblastes durch Umbilikalgefäße (wie sie bei jenen Vorfahren bestanden haben muß) wurde bei den mit dotterreichen Eiern ausgerüsteten Nachkommen durch eine frühe Vaskularisation der Dottersackwand (Area vasculosa) ersetzt. Erst später trat dann die palingenetische Vaskularisation der Larvenhülle (Trophoblast) wieder in den Vordergrund und wirkte mit, um günstige Respirationsverhältnisse hervorzurufen.

Versuchen wir uns klar zu werden, ob es unter den lebenden Säugern noch solche gibt, welche Übergangsstadien ähnlich sehen möchten, wie solche bestanden haben müssen zwischen denjenigen Urformen, welche einen mehr primitiven Haftstiel besaßen (wie die jetzigen Primaten) und denjenigen, welche eine freie Allantois entwickelt haben, so müssen wir daraus schließen, daß es bis jetzt nur wenige solche Formen gibt. Wo wir sie jedoch noch antreffen — unter den Nagetieren und bei *Galeopithecus* — müssen wir erkennen, daß es sich um eine der primitiveren Ordnungen handelt.¹⁾ Bei den Insektivoren, wo wir eventuell erwartet haben würden auch noch Spuren zu entdecken, treffen wir bei allen bis jetzt darauf untersuchten Gattungen eine freie Allantois an; sie sind jedoch

¹⁾ Während der Übersetzung dieses Aufsatzes aus dem Englischen ins Deutsche berichtet mir eben Dr. Miguel Fernandez über von ihm wahrgenommene frühe Entwicklungsstadien von *Tatusia* (Morphol. Jahrbuch, Jahrg. 1909). Auch bei diesem niederen Edentaten hat er Ähnliches gefunden und zwar in noch deutlicherer Form als bei den oben erwähnten Ausnahmefällen. Es erweist sich als um so wünschenswerter, alle niederen Säugetiergattungen sobald wie möglich auf diese Verhältnisse zu prüfen.

unter sich so verschieden, daß wir hoffen dürfen, bei denjenigen Insektivoren, deren Ontogenese bis jetzt noch nicht aufgedeckt wurde, vielleicht noch Bemerkenswertes zu finden.

Unter den Nagetieren sind es *Cavia* und die verschiedenen Mäusegattungen, wo die Allantois Eigentümlichkeiten aufweist, welche hier zu erwähnen wären. Diese Fälle sind jedoch die nämlichen, in welchen die Erscheinung der sogenannten Umkehr der Keimblätter auftritt, und man möchte bezweifeln, ob nicht vielleicht diese letztere Erscheinung eher die Veranlassung wäre zu den Eigentümlichkeiten der Allantois. Ich selbst habe versucht (auf S. 25, 107), dieses Verhalten in Verbindung zu bringen mit primitiven Eigentümlichkeiten, welche sich auch bei der Entwicklung gewisser Invertebraten nachweisen lassen. Momentan müssen wir unser Urteil in der Schwebe bleiben lassen und anerkennen, daß der ganze Umkehrungsprozeß noch viel Dunkles hat und daß er in keiner Weise durch scheinbar einfache mechanische Erklärungsgründe beleuchtet werden kann, wie es Selenka versucht hat ('84, p. 70). Eine frühe, scharf umgrenzte Anheftung der Keimblase an die Uteruswand war seiner Meinung nach die Ursache, wodurch sich rationell erklären ließ, daß der Embryonalschild zusammengebogen wird (Entypie). Er versäumte dabei zu beachten, daß in einem Fall sehr früher Entypie, wie es bei *Tupaja* gefunden und oben besprochen wurde (p. 10, Fig. 19 bis 22), die Keimblase während all dieser Phasen vollständig frei und lose in den mehr geräumigen Uteruslumen hinein suspendiert ist.

Dahingegen würde ein Embryonalschild, welcher in dieser Weise gebogen war und sodann seinen frühen ventralen Mesoblast entwickelte, durch Wucherung des Ektoderms am hinteren Ende des Embryonalschildes (s. p. 129) sehr günstig situiert sein, um eine frühe Vaskularisation des Trophoblastes zu erlangen; um so mehr, wenn eine Decidua reflexa — wie wir sie auch bei den Nagetieren antreffen — noch nebenbei in Mitwirkung gezogen würde. Somit wäre es nicht unmöglich,

die Schlußfolgerung umzudrehen und zu behaupten, daß die Inversion selbst in irgend einer Weise parallel geht mit einer früheren Anwesenheit eines gefäßtragenden Haftstiels. Ich will jedoch diese Schlußfolgerung nicht allzu dreist in den Vordergrund bringen, da ich mir wohl bewußt bin, daß der Boden noch so unsicher ist. Ich wünsche nur, darauf aufmerksam zu machen, daß es Nagetiere und eventuell Insektivoren gibt, wo die erste Andeutung einer Allantois keineswegs als ein Auswuchs aus dem hinteren Teil der Darmwand hervortritt; sondern einfach eine Wucherung in einem sehr frühen Stadium des Gefäßgewebes am hinteren Ende des Embryonalschildes bildet. Ich darf darauf hinweisen, daß ich vor vielen Jahren ('89, p. 375) bereits angedeutet habe, daß die Möglichkeit der Entwicklung eines Haftstiels auch potentiell beim Igel angetroffen wird und vielleicht nur verzögert wurde durch die Tatsache, daß die omphaloide Plazentation in frühen Stadien eine sehr hervorragende Bedeutung erhalten hat.

Fassen wir alles zusammen, so dürfen wir also sagen, daß die Allantois, wie wir sie bei Sauropsiden und bei vielen Säugern antreffen, und welche anfänglich fälschlich in erster Linie als ein Urinreservoir für das embryonale Leben betrachtet worden ist, als solches keinen gewünschten Ausgangspunkt für phylogenetische Betrachtungen über die erste Entstehungsweise dieses Apparates bildet. Die mehr untergeordneten Verhältnisse, in welchen wir die Allantois bei den Primaten antreffen, bieten demgegenüber vielmehr den Schlüssel für die Erklärung ihrer frühesten Entstehung. Nebenbei verstehen wir sodann soviel besser, daß die günstigen Umstände, unter welchen es den Primaten gelingt, eine frühe und sehr gründliche Vaskularisation ihres Trophoblastes zu erreichen, viel dazu beigetragen haben werden, um das Zentralnervensystem unter so recht günstigen Verhältnissen sich entwickeln zu lassen.

Wie ich noch vor kurzem hervorhob, läßt sich die Behauptung leicht rechtfertigen ('07, p. 60), daß die verschiedenen Säugetierordnungen ebensovielen Versuchen entsprechen,

durch welche die Natur — ausgehend von einfacheren Vaskularisationsmethoden der äußeren Keimblasenwand — danach gestrebt hat, sich ein sehr ausgedehntes Adaptationsgebiet an all die verschiedenen Nahrungsmöglichkeiten zu verschaffen, welche sich dem Embryo darbieten. Die außergewöhnliche Formverschiedenheit, welche wir in den endlosen Varietäten der Anordnung der Fötalhüllen der Säugetiere wahrnehmen, wäre so gut wie unerklärlich, wenn wir an der Ableitung der monodelphen Säugetiere aus dotterreichen Stammformen mit ornithodelphen Charakteren festhielten. Und da nun seit Hills Untersuchungen ('97) angenommen werden muß, daß die didelphen Säugetiere nicht von ornithodelphen, sondern von monodelphen Stammformen herzuleiten sind, so bilden die Didelphia nicht länger einen denkbaren Übergang zwischen Ornithodelphia und Monodelphia.

Somit sollte die mehr direkte Phylogenese der letzteren der Gegenstand einer recht fleißigen Forschung werden, in welcher Richtung die hier vorliegende Arbeit ein erster Versuch sein soll.

Kapitel IV.

Der Anteil des Trophoblastes an der Ernährung und an der Festheftung des Embryos.

In Kapitel II haben wir den Trophoblast als eine larvale Hülle kennen gelernt, welche bei den monodelphen und didelphen Säugetieren von großer Bedeutung ist, welcher aber bei den Sauropsiden, dem Auftreten der Oviparität parallel, an Bedeutung und an scharfer Unterscheidbarkeit abgenommen hat und von welchem wir vermuten dürfen, daß Reste auch noch bei den niederen Vertebraten erhalten sind.

Es ist auf S. 26 die Vermutung ausgesprochen worden, daß die ursprüngliche Bedeutung (ob beschützend, lokomotorisch oder anderswie) der ancestralen Larvenhülle vielleicht allmählich umgeändert worden ist in eine verklebende und ernährende. Dafür möchte ich in diesem Kapitel alle dazu verfügbaren Beweisgründe zusammenbringen.

1. Didelphia non-placentalia.

Das Opossum stellt einen wichtigen Fall dar, wobei wir in Selenkas Abbildung, die hier in Fig. 163 wiedergegeben wurde, in einem ganz jungen Alter eine bedeutende Trophoblastwucherung beobachten. In dieser Wucherung treffen wir Höhlungen oder Sinus, in welche die umgebenden nahrhaften Flüssigkeiten, welche im Uteruslumen vorhanden sind und welche das Ei sozusagen als eine Art Eiweißschicht umgeben, durchdringen können. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß diese Ernährungsmasse, wenn sie einmal von Trophoblastzellen

umgeben ist (von welchen noch viele eine spezielle Wucherung erleiden), rasch und intensiv zur Verdauung kommen kann und daß sie dann dem wachsenden Embryo zugute kommt, wohl dadurch, daß sie in irgend einer Form in die Nabelblase hineintransportiert wird.

Wir brauchen nicht außerhalb der Grenzen dieser selben Didelphia zu gehen, um zu finden, daß diesen Trophoblastzellen auch anklebende Eigenschaften zukommen. Für die Gattung *Perameles* wurde es von J. P. Hill nachgewiesen ('97), daß die Keimblase anstatt aplazental zu sein — wie man sie bei allen Didelphia betrachtete — im Gegenteil eine wohl entwickelte Verklebungsoberfläche besitzt, vermittelt welcher sie mit der mütterlichen Uterusschleimhaut verklebt und gegen welche nach einiger Zeit allantoide Blutgefäße sich ausbreiten, die sodann eine vollwüchsige allantoide Plazentation darstellen.

An diesen Verklebungsstellen zwischen Keimblase und mütterlichem Epithelium erleidet der Trophoblast eingehende Veränderungen, wie solche aus den Fig. 26—31 und 39—43 ersichtlich sind. Über die Art der Verklebung zwischen mütterlichem Epithelium und Trophoblast werden wir weiter unten noch zu sprechen kommen (p. 142)¹⁾; hier soll nur noch bemerkt werden, daß die Veränderungen nur in denjenigen Trophoblastzellen auftreten, welche sich direkt an der Plazentation beteiligen; nicht in denen, welche sich über die weitere Oberfläche der Keimblase, welche nicht mit der mütterlichen Schleimhaut in Berührung kommen, ausdehnen.

Ein zweiter äußerst lehrreicher Fall der Anheftung einer didelphen Keimblase an das mütterliche Gewebe wurde uns



Fig. 163.
Trophoblastische
Wucherungen *tr*
mit Lacunae *l*, in
welchen eiweiß-
haltige Flüssigkeit
absorbiert wird
(nach Selenka
'87).

¹⁾ Ich will hier noch hinzufügen, daß ich von Hill abweiche in der Interpretation der späteren Stadien der *Perameles*-Plazenta und daß ich geneigt bin, dem Trophoblast dabei einen weit bedeutenderen Anteil zuzuschreiben, als er es tut.

auch von Hill bekannt gemacht, als er die frühen Stadien von *Dasyurus* beschrieb ('00). Er findet den allantoiden Diplotrophoblast in vollem Rückzug und Rückbildung; die Allantois selbst kaum gefäßhaltig und unbedingt im Schwunde. Der Kontakt mit dem mütterlichen Ernährungsmaterial wird während der achttägigen Schwangerschaft zu Stande gebracht vermittelt einer ringförmigen Zone (*av*, Fig. 164), wo die omphaloiden Gefäße einen Gefäßring bilden, der zweifellos die Respiration des Embryos erleichtert; während unterhalb dieses

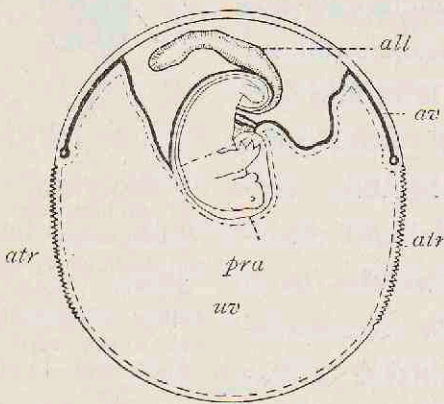


Fig. 164. Schematischer Längsschnitt eines *Dasyurus*-Embryos (nach Hill '00). *all* Allantois; *av* Area vasculosa auf der Nabelblase *uv*; *atr* Gegend wo der Trophoblast phagocytotische Eigenschaften besitzt; *pra* Proamnion.

Ringes ein anderer Ring des eigentümlich sich entwickelnden Trophoblastes noch wieder eine andere Oberfläche darstellt, auf welcher nutritorische Vorgänge zu Stande kommen (*atr*, Fig. 164). Dieser tiefer gelegene Ring ist ungefähr anderthalb mal breiter als der gefäßführende omphaloide Ring, und ist auch von letzterem unterscheidbar durch die viel bedeutendere Aktivität der Trophoblastzellen, welche die innere Schicht des

omphaloiden Diplotrophoblastes bilden. Hill beschreibt im Detail, wie die Trophoblastzellen einen Teil des mütterlichen Epitheliums umgeben und vernichten; wie sie sodann die mütterliche subepitheliale Capillaria erreichen; wie sie sich um diese herumlagern und sich allmählich zu einem Syncytium mit für den Embryo unbedingt ernährender Bedeutung entwickeln. Es ist bemerkenswert, daß bei der Geburt die embryonalen Wucherungen nicht abgeworfen werden (ebensowenig irgendwelche mütterliche Elemente); daß sie aber in situ resorbiert werden, wie ich das auch für den Maulwurf beschrieben habe (kontradeciduater Plazentationstypus, S. 189).

2. Monodelphia.

Wenden wir uns jetzt zu den monodelphen Säugetieren, so finden wir eine endlose Variation in der Anpassung des Trophoblastes an frühen Erscheinungen adhäsiver, nutritorischer und phagozytischer Art. Letztere führen zu einer tatsächlichen Einbettung der Keimblase in das mütterliche Gewebe hinüber, womit eine noch weit umfangreichere Möglichkeit gegenseitigen osmotischen Auswechsels zwischen mütterlichen und embryonalen Gefäßsystemen dargestellt wird.

Zwischen den extremen Fällen, wie wir sie finden einerseits bei den Ungulaten, wo die junge Keimblase einer ganz gewaltigen Größenzunahme unterliegt (Fig. 184 u. 185), ehe die in Kapitel III besprochenen Vorgänge einsetzen, und andererseits bei den Primaten, Insektivoren und gewissen Nagern, wo die Keimblase noch außergewöhnlich klein bleibt zur Zeit, wo diese Vorgänge auftreten, wurde schon jeder denkbare Übergang in verschiedenen Ordnungen von Monodelphia konstatiert. Es darf im allgemeinen gesagt werden, daß im ersterwähnten Fall, wo zu Anfang eine besonders große Oberflächenzunahme stattfindet, die Veränderungen, welche der Trophoblast erleidet und die Wucherungen, welchen gewisse Trophoblastzellen ausgesetzt sind, viel weniger bedeutend sind; während im zweiten Fall diese Veränderungen und Wucherungen eine soviel größere Intensität zur Schau tragen.

Ich glaube behaupten zu dürfen, daß die neuen Funktionen, an welche der Trophoblast sich hat adaptieren müssen (während der Zeit, daß die amphibischen Protetrapodenvorfahren sich allmählich zu monodelphen Säugetieren entwickelten), jede in ihrer eigenen Art von recht hoher Bedeutung hat sein müssen, gerade für die besondere Richtung, in welche eben ihre Entwicklung eingeleitet worden war. Die höchste Entwicklungsstufe wurde von solchen Nachkommen erreicht, deren Trophoblast eine maximale Aktivität besaß, und bei welchen zu gleicher Zeit ein Maximum nützlicher Anpassungen der Keimblase vorhanden war, vermittelt welcher letztere eben

den vollsten Nutzen ziehen konnte aus den Vorteilen, welche ihr von dem wuchernden Trophoblast geboten wurden. Nicht immer finden wir eine solche Kombination. So z. B. zeigen uns unter primitiven Monodelphia die Gattungen *Erinaceus* und *Gymnura* eine sehr intensive Wucherung des Trophoblastes (Fig. 138—142); aber sie sind zurückgeblieben in Bezug auf das Maß, in welchem die Keimblase auf die ihr gebotenen Vorteile reagiert und sie benutzt. Hingegen sehen die trophoblastischen Vorbereitungen beim Menschen und bei den anthropomorphen Affen (Fig. 29, 30) denjenigen vom Igel (Fig. 27) sehr ähnlich, aber bei ersteren hat die Entwicklung der Keimblase selbst eine ganz andere Richtung befolgt und hat einen Grad von früher Vervollkommnung und feiner Differenzierung erlangt (Fig. 29, 30, 165 bis 167), welche dem Embryo während der Schwangerschaft eine Kombination der allergünstigsten Nahrungsverhältnisse sichert. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß dies alles die Veranlassung geworden ist, wodurch das Zentralnervensystem das höhere Entwicklungsstadium und die bedeutendere Komplikation hat erreichen können, durch welche das menschliche Gehirn von dem der anderen Säugetiere getrennt ist.¹⁾

Öfters erinnert uns die Säugetierkeimblase, wenn sie die mütterlichen Gewebe aktiv angreift, an einen zeitweiligen internen Parasiten. Es ist deutlich, daß um so vollständiger die Einrichtungen sind, wodurch der zeitweilige Parasit seine Nahrung der Mutter entzieht, auch seine Ernährung und sein Wachstum um so intensiver sein können während des intrauterinen Lebens.

a) Igel (*Erinaceus*). Wir werden jetzt einige Beispiele auswählen aus zahlreichen Fällen, die wir in den verschiedenen Säugetierordnungen antreffen.

¹⁾ Es soll hier noch an die eigentümliche Tatsache erinnert werden, daß bei anderen Säugetieren, welche diese günstigen Anpassungen mit dem Menschen teilen (*Tursius* ist darunter wohl der bestbekannte), eine sehr unerwartete Volumvermehrung des Zentralnervensystems und zwar in dessen frühesten Stadien beobachtet wurde. Diese Vermehrung wurde anderswo ausführlicher von mir beschrieben und abgebildet ('07, p. 50, Fig. i—p).

Wir fangen an mit dem, was wir zu gleicher Zeit als einen primitiven und als einen sehr lehrreichen Fall betrachten dürfen, nämlich mit dem Igel, bei welchem wir die obengenannte Vergleichbarkeit mit den höheren Primaten antreffen, wie dies von früheren Beobachtern junger menschlicher Keimblasen wie Siegenbeek van Heukelom ('98) und Peters ('99) zugestanden wird. Zur Zeit, wo das Entoderm noch nicht deutlich vom Embryonalknoten getrennt ist (s. S. 12) und wo die Höhlung innerhalb des Trophoblastes auch noch nicht sehr umfangreich ist, treffen wir die Keimblase im Uteruslumen auf dem Boden einer verhältnismäßig tiefen Grube, die zu Anfang der Schwangerschaft inmitten einer Wucherung des mütterlichen Gewebes ihren Ursprung nimmt. Anderswo ('89, p. 312) habe ich, wie auch später Resink ('02), dies ausführlicher beschrieben. Wir finden den Trophoblast des sehr jungen Embryos recht nahe angepreßt an das mütterliche Epithelium der Grube. Kurz nachher liegt er gegen die entblößte subepitheliale Mucosa infolge Erosion des mütterlichen Epitheliums gerade an der Stelle, wo der Trophoblast mit ihm in Kontakt gekommen ist. Schließlich treffen wir die Keimblase auf dem Wege, sich in diese Schleimhaut einzubetten, wobei die Grube in dem mütterlichen Gewebe zur selben Zeit nach dem Lumen hin geschlossen wird durch extravasierendes Blut und durch Zellwucherung. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß in diesen drei frühen Stadien die Wirkung des Trophoblastes sowohl mit Bezug auf die epithelialen wie auf die subepithelialen mütterlichen Gewebe eine stark korrosive ist, sei es durch chemische oder durch phagozytische Wirkungen (siehe '89, Taf. XXII a, XXIII, Fig. 39 a, 41), noch auch, daß in den jetzt folgenden Stadien (während welcher der Trophoblast sehr ausgedehnte Wucherungserscheinungen über seine ganze Oberfläche zeigt) die Keimblase sich noch weiter einfrisst in die Gewebe der mütterlichen Trophospongia.¹⁾ Dabei wird

¹⁾ Der Name Trophospongia, welchen ich vor 19 Jahren vorgeschlagen habe, wird hier in dem Sinne aufgefaßt, in dem ich ihn seit 1899 gebraucht habe ('99,

an diesen Stellen das Endothelium feiner Kapillaren vernichtet, aus welchen sodann in ihr enthaltenes Blut ausfließt in lacunäre Räume dieser trophoblastischen Wucherung. Diese lacunären Räume verhalten sich nicht wie unregelmäßige schwammartige Höhlungen. Wenn man sie auf Querschnitten betrachtet (Fig. 26, 28), sind sie rund um die innere Höhle der Keimblase angeordnet und zwar wie napfförmige Arkaden, die mit mütterlichem Blut gefüllt sind. Sobald das Entoderm die innere Fläche des Trophoblastes zu bekleiden angefangen hat, wird diese innere Höhle zur Nabelblase. In diese Höhle kann jetzt das mütterliche Blut, welches in den trophoblastischen Lakunen zirkuliert, mit großer Leichtigkeit diejenigen Stoffe abgeben, welche durch die Trophoblastzellen, die Trennungswände zwischen dem mütterlichen Blut und der Höhlung der Nabelblase bilden, ausgewählt werden. Zwischen dem Inhalt dieser Höhlung und den Trophoblastzellen finden wir nur eine ganz dünne Schicht von Entodermzellen. Das extraembryonale Gefäßnetz (Area vasculosa) der Nabelblase wird nachher auf dieser nämlichen Stelle zur Entwicklung kommen. Somit werden Umstände eintreten, die sogar noch günstiger sind für einen Auswechsel zwischen dem mütterlichen Blut (das langsam in den trophoblastischen Lakunen zirkuliert) und den embryonalen Blutkörperchen, die ihren Weg an den Maschen dieser Igel-Area-vasculosa entlang suchen (Fig. 28). Und später wird noch wieder an einer anderen Stelle dieses massiven trophoblastischen Schwammgewebes (das mit zirkulierendem Mutterblute getränkt ist), die Allantois Gelegenheit zur Anheftung finden, wobei sodann die allantoide

p. 350), und in dem mein Schüler Resink ('02) ihn bei dem Igel verwendet hat. Er bezieht sich auf mütterliche Zellwucherung, die besonders für das Festhalten der Keimblase bestimmt ist und in verschiedenen Gattungen eine verschiedene histologische Differenzierung zeigt (*Sorex*, *Lepus*, *Tupaja*, *Tarsius* usw.). Beim Igel habe ich diese Wucherung früher „deziduale Anschwellungen“ genannt ('89, p. 311). Bei diesem Tier ist die Ausdehnung des fötalen Trophoblastes somit noch weit bedeutender als ich ursprünglich zu vermuten wagte, solange ich einen Teil des embryonalen Trophoblastes noch als mütterliche Trophospongia betrachtete.

Plazentation eingeleitet wird, und infolgedessen die frühere, vorläufige omphaloide Plazentation — wie die eben genannte Region osmotischen Auswechsels gelegentlich genannt wird — aufgehoben und von ersterer zum Teil verdrängt wird. Wir werden im Kapitel V hierüber noch weiter zu sprechen kommen.

Während der sehr starken Wucherung des Igeltrophoblastes¹⁾, auf welche ich mich hier beziehe, tritt sehr bald eine weitere Spezialisierung auf. Die äußere Schicht schreitet zum Ausbilden sehr großer Zellen mit umfangreichem Kern, welche ich in einer früheren Veröffentlichung ('89, p. 325) Deziduofrakten nannte, und welche noch eine weitere phagozytische Wirkung auf die umgebenden mütterlichen Gewebe auszuüben scheinen. Bis zu diesem Punkte hat der Igeltrophoblast den Charakter einer massiven, sphärischen, äußeren Gewebslage der Keimblase behalten und wird sie rund herum an allen Seiten durch mütterliches Gewebe (*Decidua capsularis*) umschlossen, auch infolge der Schließung der Öffnung der tiefen Grube, in welche die Keimblase in den früheren Stadien sich einsenkte (S. 143). Indem die Entwicklung weiter schreitet, verdünnt sich die *Decidua capsularis* bedeutend an der Seite, welche dem Uteruslumen am nächsten liegt. Diese Verdünnung geht parallel mit und wird sogar größtenteils verursacht durch die Vergrößerung der wachsenden Keimblase. Eine natürliche Folge ist, daß auch die trophoblastische Keimblasenwand zu gleicher Zeit sehr abgeflacht wird, da wo

¹⁾ Ich möchte hier betonen, daß der Trophoblast, den ich in seinem frühesten einschichtigen Stadium als eine von wirbellosen Vorfahren ererbte Larvenhülle betrachte, dennoch sich selbst morphologisch ganz gleich bleibt in späteren Stadien, wie stark auch die Wucherung (und damit die Zunahme an Dicke und eventueller Spezialisierung) sein mag, welche er an einer oder an mehreren Stellen aufweisen mag. Ja, sogar wenn diese Wucherung (wie beim Menschen und beim Igel) allseitig über die ganze Oberfläche auftritt. Dies sollte uns davon zurückhalten, den Namen Trophoderm für diese wuchernden Partien zu reservieren, wie es uns von Sedgwick Minot ('03) vorgeschlagen wird. Der Name läßt an einen morphologischen Unterschied denken, der nicht existiert. Für den von Minot angestrebten Zweck scheint der ältere Duval'sche Name „Ectoplacenta“ ganz zutreffend (siehe p. 23).

sie von der *Decidua capsularis* überdeckt wird. Diese mütterliche Umhüllung behält ihre Dicke nur da bei, wo sie — am weitesten vom Uteruslumen entfernt — in Schüsselform fortbesteht. In diesem Abschnitt der Trophoblastwucherung kommt die allantoide Plazentation zu Stande und erreicht sie ihre maximale Entwicklung: das Endresultat, welches ich früher ('89) ausführlich besprochen habe, ist eine scheiben- oder kissenförmige Plazenta.

b) Primaten. Die Untersuchungen von Kollmann ('92), Peters ('99), Selenka ('00), Siegenbeek van Heukelom

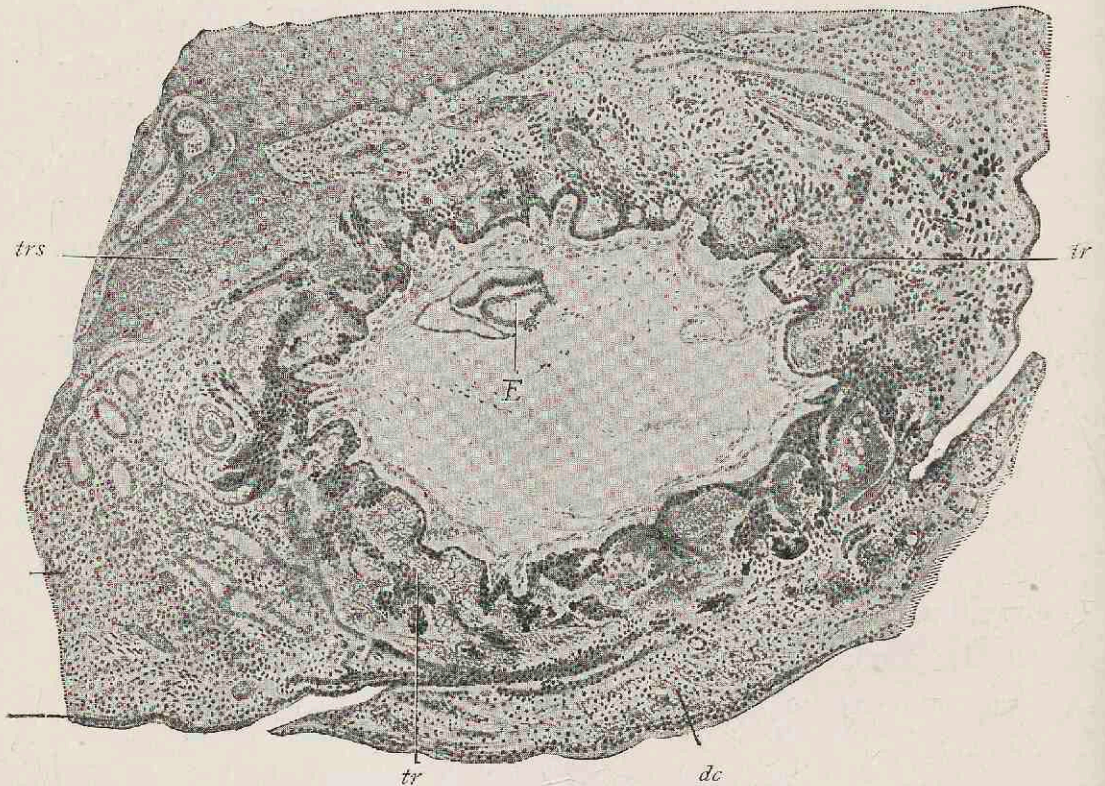


Fig. 165. Schnitt durch eine sehr frühe menschliche Keimblase in die mütterliche Schleimhaut eingebettet (nach Peters). *tr* Trophoblast; *trs* mütterliche Trophospongia; *dc* *Decidua capsularis*; *E* Embryo.

('98), v. Spee ('96), Strahl ('02, '04) und — ganz kürzlich — Bryce und Teacher ('08) haben uns gezeigt, daß der frühe Trophoblast beim Menschen und bei den anthropoiden Affen in seiner allgemeinen Entwicklungsrichtung demjenigen vom Igel sehr ähnlich sieht (Fig. 27, 29, 30, 165—167). Die sehr frühen

Stadien sowie die genaue Art und Weise, wie die menschliche Keimblase sich in die mütterliche Schleimhaut einbettet, sind jedoch noch ungenügend bekannt. Außerdem sind, wie wir in Kapitel V sehen werden, die Plazentalacunen geräumiger und die Zotten zum Teil frei und flottierend suspendiert in dem mütterlichen Blute, welches in diesen Trophoblastlacunen zirkuliert (Fig. 166 - 167).

Bei den katarrhinen Affen, die von den anthropomorphen und vom Menschen unterschieden sind durch das Fehlen einer Decidua reflexa (capsularis), ist die trophoblastische Wucherung nicht länger gleichförmig über die ganze Oberfläche verbreitet, sondern beschränkt sich auf zwei Zonen, welche einander gegenüber liegen und welche übereinstimmen mit dem, was nachher die dorsale und ventrale Plazenta werden wird (Fig. 153, 167). Es gibt somit eine ringförmige Zone, welcher entlang kaum die allgeringste Trophoblastwucherung gefunden wird. Diese Einrichtung betrachte ich als sekundär abgeleitet von der vollständigen Einhüllung, wie sie bei Menschen und Anthropoiden vorhanden ist. Bei *Tarsius*, welchen ich auf Grund der in den vorigen Kapiteln besprochenen und sehr einschneidenden Kennzeichen ebenfalls zu den Primaten bringe ('96), findet die Wucherung auf einem noch viel beschränkteren Teile der sphärischen Trophoblastblase statt, wie ich das anderswo beschrieben habe ('94 b, '96, '99). Mittels dieses beschränkten Teiles verklebt die *Tarsius*-Keimblase zunächst mit dem mütterlichen Uterusepithel. Und hier treten die Trophoblastwucherungen auf, welche mit Wucherungen der mütterlichen Trophospongia verschmelzen, in einer ähnlichen Weise, wie wir das

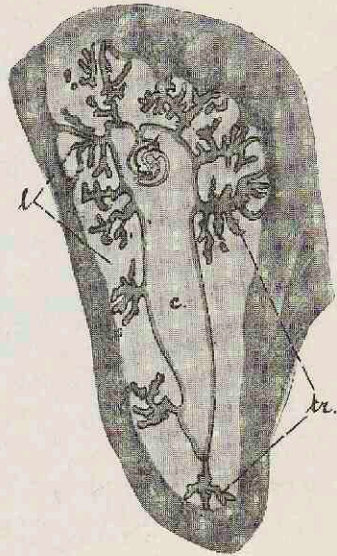


Fig. 166. Querschnitt durch die eingebettete Keimblase von *Hylotates* (nach Selenka '99). *tr* vaskularisierte Zotten mit äußerer Trophoblastschicht; *l* Lacunen; *c* extraembryonales Coelom

beim Igel bereits beobachtet haben. Es wird in dieser Weise ein schwammiges Gewebe geschaffen, womit die sich entwickelnde Plazenta sich vereinigt. In meiner früheren Arbeit ('99) habe

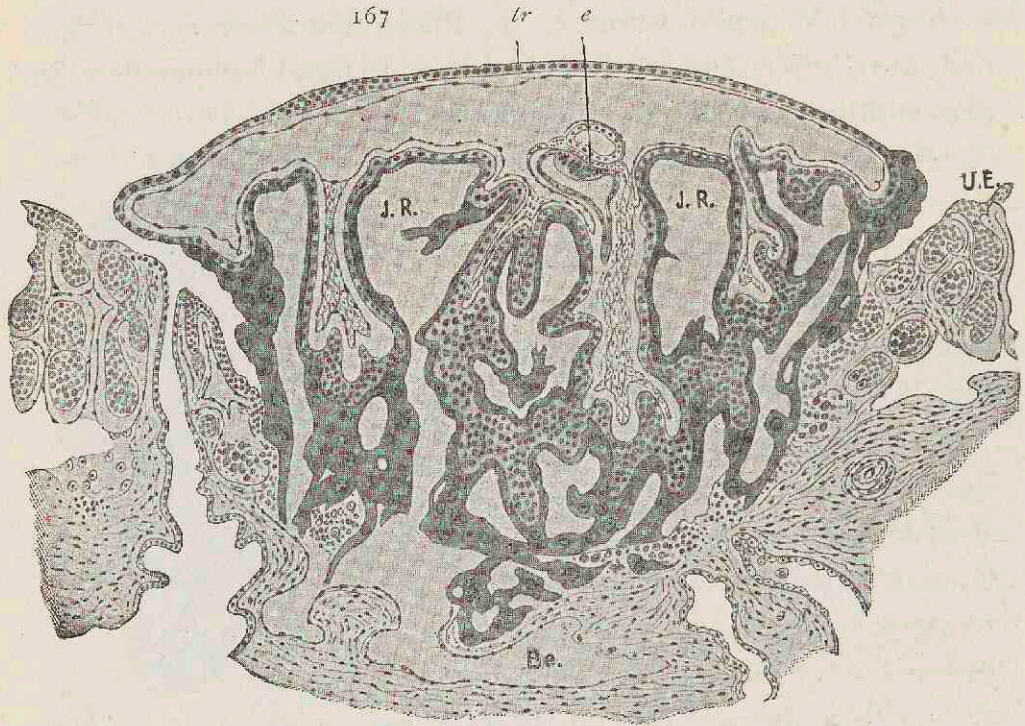


Fig. 167. Halbschematischer Durchschnitt durch Keimblase und frühe Plazentaranheftung eines kalarrhinen Affen (nach Selenka '00 A). *UE* Uterusepithelium; *Be* Gefäße in der mütterlichen Trophospongia; *J.R.* Lacunen im Trophoblastgewebe, welche mit mütterlichem Blute gefüllt sind; *tr* Trophoblast an der Stelle der späteren ventralen Plazenta; *e* Embryo.

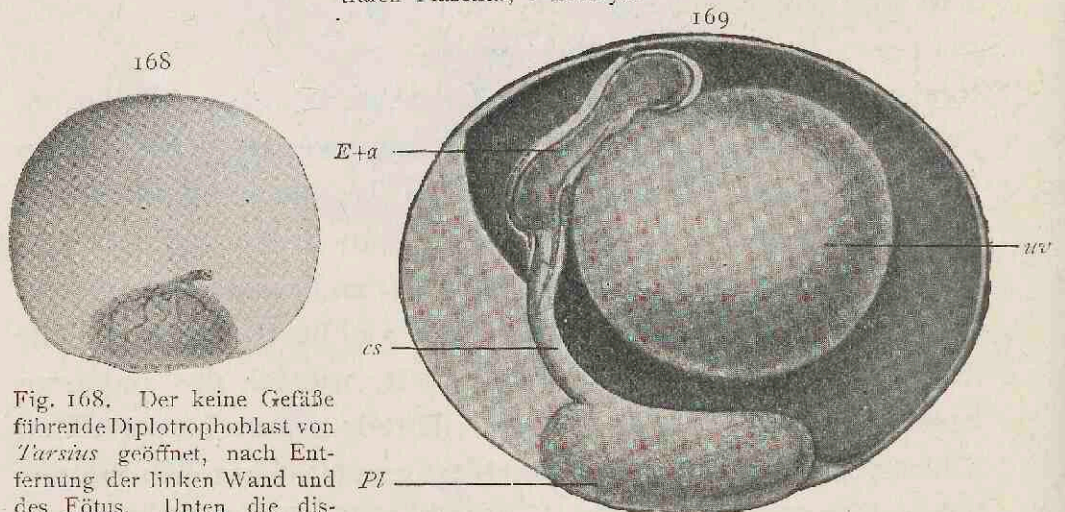


Fig. 168. Der keine Gefäße führende Diplotrophoblast von *Tarsius* geöffnet, nach Entfernung der linken Wand und des Fötus. Unten die diskoidale Plazenta mit dem distalen Ende des Haftstiels (nach Hubrecht und Keibel '07).

Fig. 169. Seitenansicht einer Rekonstruktion eines *Tarsius*-Embryos mit Plazenta *Pl*. *E+a* Embryo mit Amnion; *cs* Haftstiel; *uv* Nabelblase mit darin mündenden Allantoisrohr (nach Hubrecht '96).

ich die Einzelheiten der *Tarsius*-Plazentation beschrieben: hier wird es genügen zu sagen, daß ich — neben der Entwicklung von Lacunen und großen Riesenzellen mit ganz eigentümlichen Kernen — auch noch eine interessante Erscheinung in diesen Trophoblastzellen sowie in jenen der mütterlichen Trophospongia beobachtet habe.

Diese Erscheinung, welche auch noch bei anderen Säugtieren einer näheren Prüfung bedarf, besteht in der Bildung roter Blutkörperchen durch diese Zellen, oder vielmehr aus deren Kernmaterial, welches eine Reihe von ganz merkwürdigen Veränderungen und Umformungen erleidet. Diese roten kernlosen Blutkörperchen würden somit sich ableiten lassen vom Kernmaterial gewisser Trophoblastzellen. Dies erregt gewiß weniger Aufsehen, seit ich in einer früheren Arbeit ('99) den Beweis zu liefern gesucht habe, daß die definitiven Blutkörperchen des Embryos ebenfalls aus Kerntransformationen der kernhaltigen Blutmutterzellen ihren Ursprung nehmen.

Die Bildung von Blutkörperchen aus Zellen einer Larvenhülle ist gewiß eine unerwartete histologische Erscheinung. Dennoch sind die Einzelheiten einer differentialen Herausbildung während der aufeinanderfolgenden Phasen des embryonalen Zellenstammbaums (Cell-lineage der Amerikaner) noch nicht genügend bekannt, um eine apodiktische Verneinung zu rechtfertigen. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, daß bei der ersten Furchung der Eizelle (gesetzt, daß diese den Trophoblast von dem Embryonalknoten trennt) vielleicht gewisse Potentialitäten der Hämatogenese dieser Trophoblastmutterzelle mitgegeben werden.

An die eben erwähnten Fälle trophoblastischer, der Plazentation vorausschreitenden Wucherung schließen sich ähnliche Erscheinungen in zahlreichen modifizierten Formen sowohl bei Insektivoren, Rodentia, Carnivora und anderen, und es würde uns zu weit führen, hier eine Aufzählung zu geben von allen bis jetzt bekannten Modifikationen. Wir können

schon aus einer Vergleichung der Verhältnisse beim Igel und bei gewissen Primaten ableiten, daß die spezifischen Abänderungen des Trophoblastes um so bedeutender sind, je größer die Oberfläche ist, über welche die Keimblase mit dem mütterlichen Gewebe in Berührung tritt und sich ihm anheftet. *Tarsius*, wo wir eine relativ beschränkte Anheftungsfläche antreffen, behält einen unveränderten Trophoblast über einem sehr bedeutenden Teil der wachsenden Keimblasenoberfläche (Fig. 168, 169).

c) Rodentia und Carnivora. Auch unter den Nagern kennen wir Fälle, wo die rasch sich vergrößernde Keimblase nur für einen geringen Teil mit der Schleimhaut sich verbindet, wie z. B. beim Kaninchen, wo ein hufeisenförmiger Abschnitt in der Nähe des Embryonalschildes die Anheftung bewirkt; wieder andere, in welchen die gewöhnlich relativ bedeutend kleinere Keimblase zum Teil oder auch ganz in das mütterliche Gewebe verschwindet und infolgedessen in eine Decidua capsularis eingeschlossen wird. Es gibt schwerwiegende Gründe, um letztere Einrichtung als die primitivere zu betrachten. *Mus*, *Arvicola* und *Cavia* sind hiervon Beispiele. Selenka ('83, '84), Duval ('87), Jenkinson ('02), Disse ('06) u. a. haben ausführliche Beschreibungen der sehr bedeutenden Modifikationen gegeben, welche die Trophoblastzellen erleiden, nachdem die Keimblase sich definitiv in das mütterliche subepitheliale Gewebe eingestülpt hat. Sie nehmen bedeutend an Größe zu; verschmelzen zur Bildung eines Syncytiums; wirken mit zur Bildung geräumiger Lacunen, welche mütterliches Blut in die unmittelbare Nähe der sich entwickelnden Keimblase hinführen; kurz, sie sind von hervorragender Bedeutung für das Wohlbefinden des jungen Embryos. Bei vielen Nagern besitzt die Trophoblastwucherung einen verschiedenen Charakter, je nachdem wir verschiedene Teile der Keimblasenoberfläche betrachten (F. Müller '07), und bei denjenigen, wo der Embryo ganz vom mütterlichen Gewebe umschlossen wird, verhält sich der Tro-

phoblast nicht notwendig wie beim Igel, wo die Stärke der Wucherung über der ganzen Oberfläche anfänglich eine gleiche ist. Im Gegenteil gibt es bei *Mus*, *Arvicola* und *Cavia* sowie bei anderen ein sich sehr scharf hervorhebendes Wucherungszentrum, das nachher zur Plazentaranheftung wird und welches schon in den früheren Stadien aus einer Anhäufung von Trophoblastzellen besteht, die Selenka mit dem Namen Träger belegt (Fig. 39—43).

Die Erscheinungen, welche wir in diesem Kapitel beschrieben haben, werden nicht von allen Forschern im nämlichen Lichte betrachtet. Ganz besonders besteht ein bedeutender Unterschied zwischen den Auffassungen, welche Strahl in seinen ausgedehnten Untersuchungen ('89—'92) sowie in dem Kapitel über Säugetierplazentation in Hertwigs Handbuch vertritt, und den meinigen. Er ist geneigt, dem Anteil, welches mütterliches Gewebe beim Aufbau der reifen Plazenta spielt, eine viel höhere Bedeutung beizulegen. Viele der trophoblastischen Wucherungen, die ich in diesem Kapitel beschrieben habe, werden von ihm als mütterlichen Ursprungs aufgefaßt. Es hat jedoch der letzte Forscher, der dieses Thema gründlich durchforscht und eine sehr klare Auseinandersetzung seiner Resultate publiziert hat, nämlich Schoenfeld ('03), sich meinen Ansichten angeschlossen (l. c. p. 814) und sich mit denjenigen Strahls und Bonnets ('97, '01) nicht einverstanden erklärt. Letzterer, obgleich auch er den Hund studiert hat, wie es ebenfalls Schoenfeld tat, hat wahrscheinlich die Möglichkeit ausschließen wollen („le fait pouvant paraître bizarre“ wie Schoenfeld sagt), daß es ein gemischtes Plasmodium geben könne, worin sowohl fötale als mütterliche Elemente gemischt vertreten sind. Ein solches Plasmodium wurde von mir bei *Tarsius* ('99, Fig. 86—88) und *Tupaja* ('99, Fig. 48—50, 74) beschrieben; von Schoenfeld beim Hund vorgefunden (l. c., Taf. 24, Fig. 6) und setzte letzteren Forscher in den Stand, die wahre Natur der Raubtierplazenta ans Licht zu bringen, für deren Erklärung Duval ('94, '95)

und Strahl ('90 a, '94) entgegengesetzte Ansichten vertraten.

Ich darf noch hinzufügen, daß Schoenfelds Resultate, welche mit den meinigen bei Insektivoren und Primaten übereinstimmen (sowie auch jene für das ebenfalls von Schoenfeld untersuchte Kaninchen), den Weg anzubahnen scheinen für eine Untersuchungsrichtung, welche uns zu einem besseren Verständnis der Plazentation jener Ungulaten und Lemuren führen wird, bei welchen wir, wie oben erwähnt wurde, geneigt sein möchten, die Anwesenheit irgend einer Plazenta zu leugnen, und welche ich dennoch aus verschiedenen Gründen nicht als primitiv in Bezug auf ihre Plazentation betrachten möchte. Die sogenannte diffuse Plazenta wurde von Strahl und von den älteren Autoren als der unumgängliche und natürliche Ausgangspunkt betrachtet, von welchem die komplizierteren und spezialisierten Plazentarsysteme hergeleitet werden sollten. Hierin irrten sie. Die Anwesenheit dieser diffusen Plazentation in solchen Ordnungen wie Lemuren, Cetaceen, Edentaten und Ungulaten, welche anatomisch so weit auseinander gehen, sowie auch ihre Abwesenheit bei den plazenta-besitzenden Didelphia, sind Tatsachen, die uns davon zurückhalten sollten, die diffuse Plazenta als archaisch zu betrachten, und welche uns ermutigen sollten, uns die Frage vorzulegen, ob wir hier nicht mit degenerativen oder sekundär vereinfachten Erscheinungen zu tun hätten, ebenso wie die omphaloide Plazentation des *Dasyurus* wohl eine sekundäre Vereinfachung von Einrichtungen, wie wir sie bei *Perameles* finden, sein mag.

Um dies noch näher auseinanderzusetzen, möchte ich zurückgehen auf Schoenfelds letzten Beitrag zu dieser Frage. In seiner vergleichenden Zusammenfassung der Tatsachen, wie er sie für Kaninchen und Hund¹⁾ wahrgenommen hat, schreibt er ('03, p. 813):

¹⁾ Dasselbe kommt nach meinen eigenen Erfahrungen vor bei *Erinaceus*, *Tarsius*, *Tupaja*, *Sciurus*, *Sorex* (nach einer zeitweiligen Wucherung des mütterlichen Epitheliums,

„Wenn man die Resultate, zu welchen man bei diesen beiden Säugetieren gekommen ist, vergleicht, so fallen zahlreiche Ähnlichkeiten in der Entwicklung ihrer Plazenta auf.

Zunächst hebe ich die ganz passive Rolle hervor, welche das Epithelium des Uterus sowohl als die Uterindrüsen spielen. Diese Elemente gehen bei Kaninchen und Hunden zu Grunde; sie zerfallen in Zellreste, welche beim Kaninchen durch das Plasmodium resorbiert werden; aber in noch höherem Maße durch die mütterlichen Leukozyten und durch Dezidualelemente (Glykogenzellen), welche ihrerseits auch wieder degenerieren und vom fötalen Plasmodium resorbiert werden. Beim Hund werden die Reste der Drüsenzellen entweder durch das fötale Plasmodium oder durch die Ektoblastzellen der „Plaques terminales“ resorbiert.

Ein zweiter gemeinschaftlicher Punkt betrifft die wichtige Rolle, welche vom fötalen Plasmodium in den beiden Fällen gespielt wird. Durch seine Anwesenheit ruft es die Vernichtung des Epitheliums und der Drüsen hervor; sowohl beim Hund wie beim Kaninchen dringt es in das deziduale gefäßhaltige Bindegewebe hinein und erreicht die mütterlichen Gefäße, welche es von ihren (dezidualen) Adventivzellen abtrennt.

Wenn aber schon bei diesen beiden Tieren die Anwesenheit des Eies in der Uterushöhle in gewissem Sinne eine Reaktion des dezidual gewordenen Bindegewebes hervorruft, welches sich durch eine aktive Wucherung ihrer Elemente äußert, so ist ein hochwichtiger Unterschied zu konstatieren in der Entwicklung der Dezidualzellen bei den beiden Arten. Beim Kaninchen gehen letztere überall, wo sie mit dem fötalen Gewebe, speziell mit dem Plasmodium, in Berührung treten, zu Grunde; beim Hunde hingegen werden die Bindegewebszellen nicht vernichtet, sie treten in das Plasmodium hinein;

welches somit den phagozytischen Trophoblastzellen eine umfangreichere Nahrung bietet; s. Hubrecht '94, p. 494, Fig. 74); *Talpa*, *Galeopithecus*, *Vespertilio*, Affen und Mensch.

verschmelzen mit ihm, um ein gemischtes Plasmodium hervorzurufen. Die Bindegewebszellen der Kaninchen unterliegen in dem Kampf mit den sich aufdringenden fötalen Elementen: bei der Hündin hingegen leisten sie mehr Widerstand und verschmelzen mit denselben. Dasselbe gilt für das Endothelium der Blutgefäße; beim Kaninchen verschwindet es, bei der Hündin bleibt es fortbestehen. . . .

Das plazentare Ektoblast (Hubrechts Trophoblast) differenziert sich in einen Cytotrophoblast und in einen Plasmoditrophoblast; der Plasmoditrophoblast verklebt zunächst mit dem uterinen Epithelialsyncytium und bewirkt das Verschwinden, das Vernichten des letzteren. Sodann dringt der Plasmoditrophoblast in das modifizierte deziduale Uterusbindegewebe, welches in der Hubrecht'schen Terminologie als Trophospongia bezeichnet wird.

Während der Plasmoditrophoblast sich in die Trophospongia einfrißt, geht dies beim Kaninchen unter Vernichtung des letzteren, bei der Hündin unter Bildung einer Genossenschaft, eines gemischten Plasmodiums (*Plasmodium mixte*), vor sich.“

Ich habe diesem langen Zitat hier einen Platz gegeben, weil es eine so klare Zusammenfassung darstellt, wie die Tatsachen denjenigen vorkommen, die sich ungerne Strahls Ansichten anschließen möchten. Auch erlaubt es uns, die anderen Insektivoren und Nagetiere mit dem Kaninchen zusammenzustellen; während die Carnivora, welche außer dem Hunde bis jetzt sorgfältig untersucht worden sind (Katze, Frettchen, Fuchs), sowie wahrscheinlich auch die Fledermäuse (Fig. 182) alle zur zweiten Kategorie gehören. Wenn wir uns nun erinnern, mit wieviel zahlreichen Vergleichungspunkten die Paläontologen uns bekannt gemacht haben zwischen frühen Raubtieren (wie es die Creodonta waren) und frühen Ungulaten (wie die Condylarthra), dann werden wir veranlaßt, uns die Frage vorzulegen, ob auch in Bezug auf die Einrichtungen ihrer Plazentation die Merkmale, welche die noch lebenden

Vertreter dieser Ordnungen kennzeichnen, eine Neigung zeigen, zu einander hinüberzuführen.¹⁾

Einen schwer wiegenden Grund, welcher diese Ansicht unterstützt, finden wir in Asshetons Untersuchungen über die Plazentation des *Hyrax* (Fig. 170). Wir haben hier ein Säugetier, welches in vielen Hinsichten archaische Charaktere aufweist und welches von verschiedenen Untersuchern nicht weit

von den Nagetieren (Procaviidae), von den Elefanten und von den Ungulaten gestellt worden ist. Nebenbei steht es, was seine frühesten plazentalen Einrichtungen betrifft, nicht weit vom Menschen, den anthropomorphen Affen und dem Igel; Säugetiertypen, welche wir geneigt sind, als primitiv zu betrachten. Die Tatsache, daß die moderne Paläontologie

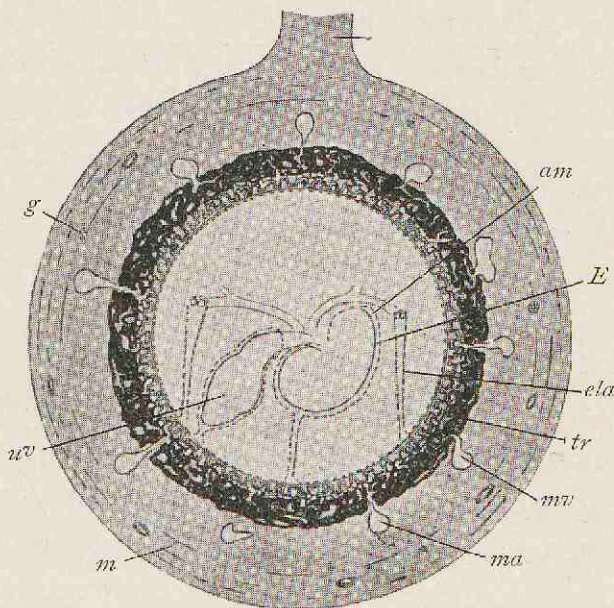


Fig. 170. Querschnitt durch Uterus und Fötus des *Hyrax*. *m* Muscularis; *g* Uterindrüse; *ma*, *mv* mütterliche Uterusarterien und -venen; *tr* Trophoblast mit Blutlacunen um die Allantoiszotten herum; *ela* entodermale Bekleidung der Allantois; *E* Embryo; *am* Amnion; *uv* Nabelblase.

(s. Weber '04, p. 715) Verwandtschaft anzuerkennen vermag zwischen *Hyrax* und den fossilen Condylarthra (Menicotheridae)

¹⁾ Cretaccische trituberkuläre Creodonten werden als die Stammformen betrachtet (siehe Weber '04, p. 586) sowohl von Condylarthra wie von anderen Ungulatenfamilien, und ich vermute, daß während dieser Evolution die frühe Plazentareinrichtung eine Vereinfachung erlitten hat, welche so graduell und natürlich von den Einrichtungen, wie wir sie bei lebenden Raubtieren kennen, zu den sogenannten diffus-plazentalen, aber in der Tat aplazentalen hinüberleiten, wie wir sie bei den Ungulaten im allgemeinen antreffen.

Parallele Erscheinungen einer plazentalen Vereinfachung traten auch noch in zwei anderen großen Zweigen monodelpher Säugetiere auf; wahrscheinlich jedoch in einer viel früheren Periode. Sie führen einerseits zu der sogenannten diffusen Plazen-

und sogar („in einer entlegenen Wurzel“) mit den südamerikanischen fossilen *Toxodontia*, bringt die Bedeutung der *Hyrax*-Plazentation noch mehr in den Vordergrund.

Zu gleicher Zeit soll darauf geachtet werden, daß die lebenden Ungulaten bedeutend weiter entfernt stehen, soweit es ihre Spezialisierung betrifft, von den Condylarthra, als es die lebenden Carnivoren von den Creodonten tun. Dies liefert uns selbstverständlich eine a priori Wahrscheinlichkeit, daß die Carnivoren bis jetzt sich weniger weit von der ursprünglichen Einrichtung entfernt haben, wie es die Ungulaten taten.

Und mit dieser a priori Schlußfolgerung vor Augen werden wir jetzt die Tatsachen genauer betrachten:

d) Andere Insektivoren, Ungulaten, Edentaten und Lemuren. Bei allen Insektivoren, welche auch in einer entfernten Verwandtschaft zu den Creodonten und Carnivoren stehen, aber in vieler Hinsicht primitiver sind als die letztgenannten, finden wir ein Sachverhältnis, wobei die zerstörenden Eigenschaften des Trophoblastes noch weit mehr in Wirkung treten als bei den Carnivoren, während bei den Primaten (*Tarsius*, Mensch, Affe) diese zerstörende Eigenschaft mit ganz ungeschwächter Energie vorherrscht. Betrachten wir dasjenige, was Schoenfeld oben so klar für den Hund schildert, als einen abgeänderten, weniger heftig eingreifenden Vorgang (der ursprünglich sich von ersterem ableitet, aber in welchem das Endothelium der mütterlichen Kapillaren vom destruktiven phagozytischen Trophoblast geschont wird, während gewisse andere mütterliche Elemente des Syncytiums auch noch im

tation der Lemuriden, andererseits zu jener bei *Manis* (unter den Pholidota). Ebenfalls scheinen Cetacea, Proboscidea, Sirenia Beispiele einer Plazentation zu liefern, welche sich wie diejenige der Carnivora (resp. frühen Creodonta) auf dem Wege der Vereinfachung befinden. Ich nehme an, daß es sehr wahrscheinlich ist, daß die Stammformen aller dieser Ordnungen mit Bezug auf ihre Plazentation viel mehr Ähnlichkeit besaßen mit den jetzigen Insektivoren und Primaten, daß aber ihre bedeutende Zunahme an Größe günstige Umstände darbot für eine Vergrößerung ihrer plazentalen Oberfläche, welche mit Vereinfachung kombiniert war, wie dies bei Ungulaten und Lemuren noch mehr ins Auge fällt.

Stande sind, mit dem Trophoblast in Verbindung zu bleiben, ohne zu Grunde zu gehen), so können wir uns diesen Prozeß noch weiter beschränkt denken. Dann würden wir infolge der Zerstörung des mütterlichen Epitheliums durch die Trophoblastwirkung uns z. B. eine lokale oder allgemeine Entblößung der mütterlichen Schleimhaut denken können, aber es würden die Reaktionen der Trophospongia in das subepitheliale mütterliche Gewebe auf ein Minimum zurückgegangen sein können, z. B. zu dem Hervorbringen gewisser, gut erkennbarer, dezidualer Elemente, welche der entblößten Oberfläche zuwandern möchten und eventuell mit den anklebenden Trophoblastzellen verschmelzen oder durch sie hindurch wandern könnten. Die mütterlichen Kapillaren würden dann auch nicht angefressen worden sein und hätten ihr Endothelium behalten können. Folglich wäre die Wechselwirkung zwischen mütterlichem und embryonalem Blut etwas weniger direkt, aber diese weniger aktive Wechselwirkung wäre dadurch zum Teil ins Gleichgewicht gebracht, daß sie über einer so bedeutend vergrößerten Oberfläche stattfände, infolge des ebenso bedeutenden Wachstums der Keimblase. Wenn wir nun den vor kurzem erschienenen Aufsatz von *Ciro Barbieri* ('06) über die Plazentation von *Tragulus meminna* nachschlagen, so finden wir da Verhältnisse beschrieben, welche sich an die oben hervorgehobenen eng anschließen, nämlich eine entblößte Mucosa; einen aktiven Trophoblast, dessen gefäßhaltige Zotten von entblößten Krypten umschlossen sind; mütterliche deziduale Elemente, die von der Mucosa in den Trophoblast einwandern und somit eine Verbindung mütterlicher und embryonaler Elemente hervorbringen; ebenso wie es bei der Hündin der Fall war, jedoch nicht lokalisiert, sondern vorübergehend.

Die Tatsache, daß die Oberfläche, über welche eine Wechselwirkung zwischen der *Tragulus*-Mutter und ihrem Fötus stattfindet, eine viel ausgedehntere ist wie beim Hund und noch viel umfangreicher, wie in irgend einem Insektivor, soll auch nicht unbeachtet gelassen werden. Besonders wenn wir

daran denken, daß andere *Tragulid*-Arten, welche von Selenka ('91) und Strahl ('05) untersucht wurden, noch wieder eine weitere Abschwächung der trophoblastischen Aktivität aufweisen, weil in diesen das mütterliche Epithel in den Krypten nicht verschwindet. Mütterliches und embryonales Blut ist in diesen Fällen vollends durch zwei epitheliale Schichten getrennt, und ein Übergang von dezidualen Elementen durch den Trophoblast wurde nicht beobachtet. Es besteht selbstverständlich nicht die geringste Schwierigkeit, von letzteren Stadien

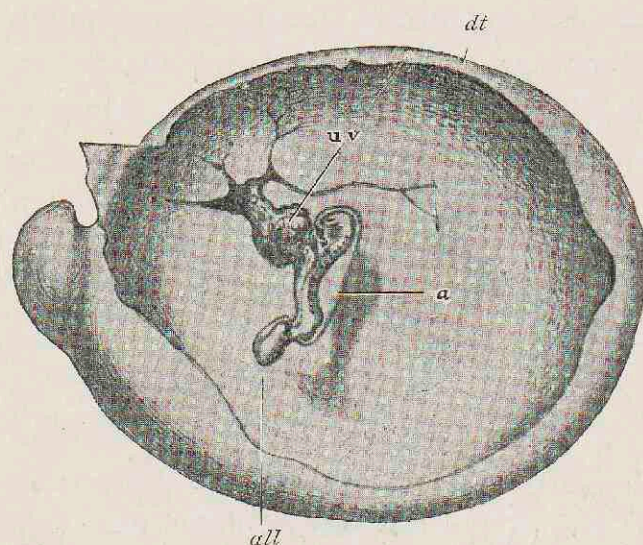


Fig. 171. Die geöffnete Keimblase von *Tragulid*, welche die kleine Nabelblase *uv* enthält. Das Amnion ist mit *a*, die eben hervorsprossende Allantois mit *all* angedeutet; *dt* Dilotrophoblast (nach Selenka '91).

ganz allmählich zu diesen überzugehen, welche wir bei den Wiederkäuern sowie bei solchen Ungulaten, wie Schwein und Pferd, finden. Und gerade die letzteren sind immer betrachtet worden als die Prototypen der diffusen Plazenta.

Nehmen wir einen Moment an, daß dies die wahre phylogenetische Entwicklung der Einrichtung der sogenannten „Plazenta“ der Ungulata gewesen ist — welche somit in Wirklichkeit ein sekundär vereinfachter Prozeß wäre, wobei die Tätigkeit des Trophoblastes bedeutend herabgesetzt war —, so würde es uns nicht schwer sein zu begreifen, daß ähnliche Vereinfachung und Funktionswechsel bei anderen Säugetierordnungen hätten eintreten können und dort zu parallelen Resultaten geführt hätten. In diesem Lichte dürfen wir gewisse Edentaten (*Manis*) sowie die Lemuriden betrachten, obschon unsere tatsächliche Bekanntschaft mit ersterwähnten noch eine sehr dürftige ist.

Wir wissen, daß bei *Myrmecophaga* und *Dasypus* eine scheibenförmige mikrallantoide Plazenta vorkommt; daß bei *Orycteropus capensis* die Plazenta zonar ist (obschon nur noch sehr ungenügend bekannt), daß sie bei den Faultieren einen mehr cotyledonären Charakter hat, während Max Webers mehr rezente Wahrnehmungen an *Manis* ('91) 172 eine Plazentation ans Licht brachte, welche den vereinfachten Ungulaten sehr ähnlich sieht; indem aber dazu sehr deutliche Überreste einer trophoblastischen Wucherung sich wahrnehmen ließen (Fig. 172). Eine bedeutende Wucherung der Uterusschleimhaut, wie sie auch von Weber für *Manis* abgebildet wird, weist auf die Wahrscheinlichkeit einer Abstammung (unter Vereinfachung) von Stammformen mit komplizierteren Einrichtungen hin. Die heikle Frage, ob letztere Wucherung in der Tat mütterlicher oder — wie es für andere Ordnungen in ähnlichen Fällen bewiesen wurde — trophoblastischer Natur sei, wäre dann zuerst zu lösen.

Jedenfalls sollten für die sogenannten Edentaten ausführlichere Untersuchungen — und zwar alle lebenden Gattungen betreffend — vorangehen, um uns zu zeigen, ob wir in einer Vereinfachung in der Richtung der sogenannten diffusen Plazentation die wahre Lösung vieler uns hier begegnender Fragen zu suchen haben. Es soll daran gedacht werden, daß irgend eine direkte Vergleichung von *Dasypus* einerseits und *Manis* andererseits vielleicht ebenso irreführend sein könnte als solche zwischen Primaten und Lemuren; eben weil auch aus paläontologischen



Fig. 172.
Der Trophoblast von *Manis* mit lokalen Wucherungen (nach Weber '91).

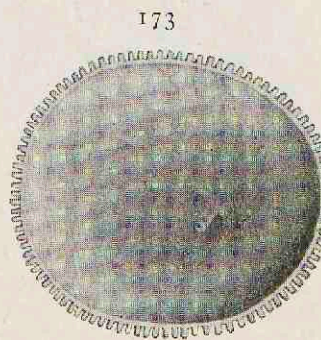


Fig. 173. Der allantoide Diplo-trophoblast von *Nycticebus*, geöffnet. Nach Entfernung der linken Wand und des Fötus (nach Hubrecht und Keibel '07).

Gründen die alte Ordnung der Edentaten im Begriff ist, in zwei oder drei mehr unabhängige Ordnungen aufgelöst zu

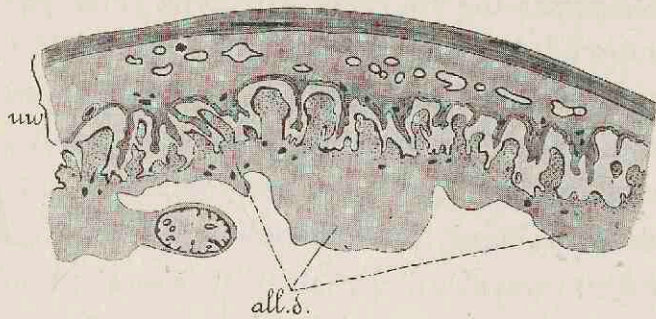


Fig. 174. *Nycticebus tardigradus*. Querschnitt der Uteruswand *uw* mit wabiger Innenfläche, gegen welche die Keimblase mit ihren trophoblastischen, gefäßführenden Zotten paßt. *all.δ.* Allantoisgewebe mit zu- und abführendem Gefäßdurchschnitt (nach Hubrecht '94 B).

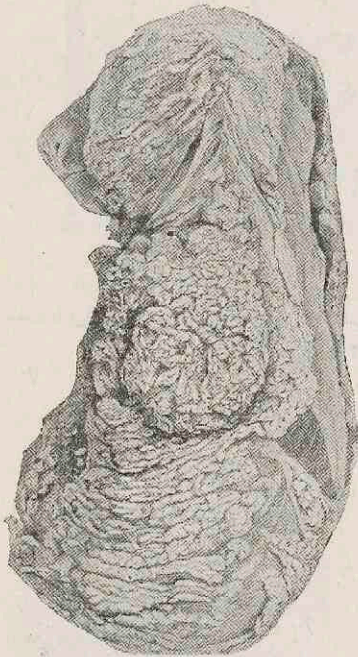


Fig. 175. Embryo von *Chiromys madagascariensis*, welcher noch größtenteils vom allantoiden Diplo-trophoblast umhüllt ist und genau dieselben placentalen Einrichtungen zeigt wie andere Lemuren (*Nycticebus*, *Galago*). Originalexemplar im Britischen Museum.

werden, wovon die eine die Nomar-thra enthält (durch Weber ['04] wieder in die zwei Ordnungen der Pholidota und Tubulidentata unterverteilt), die andere die Xenar-thra.

Und jetzt in dritter Linie die Lemuren. Ihre sogenannte diffuse Plazenta, welche ich vor vierzehn Jahren abbildete ('94 b, Fig. 31, 39, 40), ist hier in Fig. 173 und 174 dargestellt. Seitdem ist sie von Strahl bearbeitet worden ('99) und bietet mehrere Punkte, wodurch sie von jener der Ungulaten unterschieden ist. So z. B. die Anwesenheit von Kapselräumen (Fig. 174), welche von Strahl in seinem Beitrag zu Hertwigs Handbuch besprochen worden sind. *Chiromys* (Fig. 175) hat dieselbe Einrichtung. Gegenwärtig können

wir die Zwischenstadien noch nicht andeuten, durch welche die Vereinfachung einer Plazenta des Insektivoren- oder Primaten-

typus bis hinunter zu derjenigen des Lemurentypus hindurchgegangen sein mögen, und wir können mit Bestimmtheit sagen, daß dieses Geheimnis durch sehr alte — wahrscheinlich mesozoische — Säugetiere mit ins Grab genommen ist. Aber ich hoffe, daß all die oben angeführten Betrachtungen dazu beigetragen haben mögen, ein- für allemal jeden Versuch, noch weiter Lemuriden und Ungulaten in eine Linie zu bringen und zwar diejenige der diffusen Plazentation scheitern zu lassen. Wir sind auf keinen Fall berechtigt, die so unendlich viel mehr verwickelten und vervollkommneten Plazentareinrichtungen der Primaten und Insektivoren aus ihr abzuleiten.

3. *Didelphia placentalia*.

Wir müssen uns jetzt einmal genauer überlegen, welche Stelle den plazentalen Didelphiern in dieser Betrachtungsweise zukommt.

Auch ohne alle Einzelheiten, welche die vergleichende Anatomie uns bietet, hier noch einmal zu wiederholen, dürfen wir behaupten, daß die Marsupialia, welche jetzt auf Australien und Amerika beschränkt sind (jedoch in der Tertiärperiode auch in Europa verbreitet waren), als ein früher Seitenzweig des Säugetierstammes betrachtet werden sollen, welcher in seiner letzten Heimat sehr zahlreiche Anpassungen an Nahrung und Umgebung erlitten hat. Sie sind gekennzeichnet durch eigentümliche Merkmale sowohl osteologischer als odontologischer Art; aber noch mehr durch den sehr eigentümlichen physiologischen Vorgang der so äußerst kurzen Schwangerschaft und der sehr frühen Geburt. Ihr folgt eine verlängerte Periode passiver Anheftung an der mütterlichen Zitze, und zwar gewöhnlich innerhalb eines Brutbeutels.

Neben einigen wenigen Details, welche uns Owen u. a. über ihre Entwicklung verschafften, ist unsere Kenntnis über ihre Ontogenese neuerlich in erster Linie von Selenka gefördert worden ('87) sowie von Hill ('97). Und die Untersuchungen des letzteren, auf welche wir uns oben bereits

mehr als einmal bezogen, haben die alte Auffassung zerstört, daß es sich hier um eine spezialisierte Säugetiergruppe handelt, welche zwischen den Ornithodelphia und den Monodelphia ihren Platz findet. Sie haben hochwichtige Tatsachen ans Licht gefördert, aus welchen wir ableiten müssen, daß diese Tiere — bevor noch abweichende Modifikationen eintraten, wie es geschah, wenn das Wachstum des Fötus z. T. vom Uterus ins Marsupium versetzt wurde — in näherer Verwandtschaft zu den Monodelphiern gestanden haben als jetzt. Die meisten haben jetzt während der kurzen Schwangerschaftsperiode eine wohlentwickelte Area vasculosa auf der Nabelblase, welche — dank einer ganz enormen Entwicklung des Proamnions (Fig. 164) — sehr ausgiebig dazu beitragen kann als ein Hilfsmittel osmotischer Wechselwirkung zwischen fötalem und mütterlichem Blute, soweit letzteres in hohen Falten der mütterlichen Schleimhaut zirkuliert, zu dienen. Daneben besitzen die meisten eine Allantois, welche in einer Einstülpung der Nabelblase verborgen liegt und in keiner Weise zur Oberfläche aufsteigt, um sich an nutritorischen Vorgängen zu beteiligen.

Die Untersuchungen von Hill an *Perameles* und *Dasyurus* ('97, '00) sowie dasjenige, was Caldwell ('87) vor vielen Jahren bei *Phascolarctos* wahrgenommen hat, zeigen uns, daß diese Passivität der Allantois, sowie ihre unwirksame und verborgene Lagerung nicht die allgemeine Regel bilden.

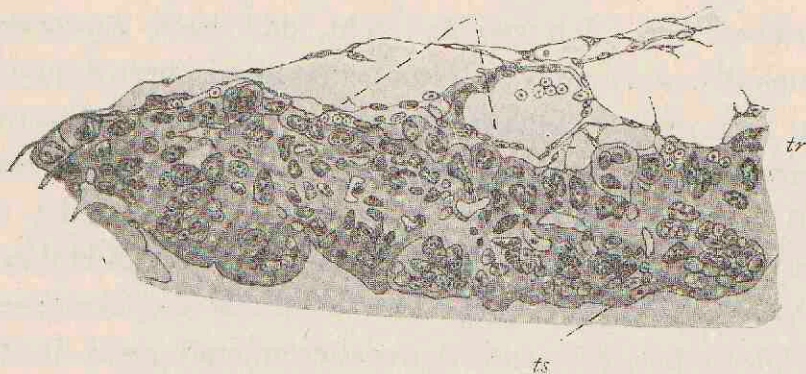
Bei der Gattung *Perameles* beteiligt sich die Allantois an einer sehr intensiven Plazentation, welche histologisch dem, was wir bei den Monodelphiern beobachten entspricht. Bei *Phascolarctos* konstatieren wir einen ersten Schritt in degenerativer Richtung, indem die Allantois noch an einer kreisförmigen Stelle die Außenwand der Keimblase berührt, ohne in irgend eine Gefäßverbindung mit der Mutter zu treten.

Wir müssen jetzt die allerfrühesten Erscheinungen, welche Hill für seine *Perameles*-Keimblase beschreibt, etwas näher betrachten; besonders insoweit es die Trophoblastwucherung betrifft.

Hill kommt zu der Schlußfolgerung ('97) — und Strahl

('06, p. 277) ist ihm darin vollends gefolgt —, daß an der Stelle, wo bei *Perameles* die Allantois sich an der plazentaren Verwachsung beteiligt, der Trophoblast (welcher sich in einem frühen Stadium [Fig. 176] genügend scharf gegen das aus

176 all



177

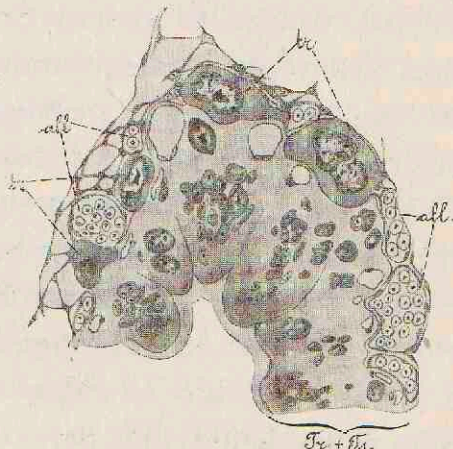


Fig. 176 u. 177.

Zwei Schnitte durch sukzessive Phasen der *Perameles*-Plazentation. all Allantoisgefäße; tr Trophoblast; ts Trophospongia (nach Hill '97).

dem mütterlichen Epithelium entsprungene trophospongiale Syncytium abhebt) später ganz verschwindet. Und zwar vermutlich durch Phagozytosis seitens des mütterlichen Syncytiums (Fig. 177), vermittelt welcher das mütterliche Blut nun in sehr enge Berührung gebracht wird mit dem embryonalen Blute, welches in den Allantoisgefäßen zirkuliert.

Nun ist diese Erscheinung, welche — wie sogar Strahl zugibt — ein Unikum unter den Säugetieren wäre, nichts weniger als definitiv festgestellt in Hills Aufsatz. In vielen seiner Figuren, die nicht von Strahl kopiert worden sind und welche wir betrachten dürfen als Übergangsstadien zwischen dessen Fig. 149 und 150, sehen wir, daß die Trophoblastzellen

der Fig. 149 sich umändern in größere zellige Elemente (unsere Fig. 176), welche, anstatt vom mütterlichen Syncytium angegriffen und resorbiert zu werden, in dieses hineindringen und sich damit vermischen in einer Weise, die sehr genau übereinstimmt mit dem, was Schoenfeld so gut für den Hund beschrieben hat. Ich zweifle nicht, daß auch *Perameles* als ein gutes Beispiel eines doppelten, eines gemischten Syncytiums gelten darf; wobei mütterliche und fötale (trophoblastische) Elemente neben einander fortbestehen. Das Endothelium der mütterlichen Gefäße wird auch in diesem Falle weder angegriffen noch vernichtet. Somit können wir auf dem Höhepunkt der *Perameles*-Plazenta (Fig. 177) deutlich die Anwesenheit trophoblastischer Elemente konstatieren und zwar in voller Aktivität, welche an anderer Stelle dermaßen mit den mütterlichen syncytialen Zellen durcheinander gemischt vorkommen, daß sie Veranlassung gegeben haben zu Strahls irriger Folgerung, daß der Trophoblast verschwinde.¹⁾ Der Name *Semiplacenta avillosa*, mit welcher Strahl diese Einrichtung bezeichnet hat, muß aufgegeben werden. Die *Perameles*-Plazenta darf als eine etwas einfachere — weil dünnere — Placentarförm als jene der Raubtiere betrachtet werden, an welche sie jedoch sich am nächsten anschließen möchte. Bei den Insektivoren liefert uns *Sorex* ein Beispiel (Hubrecht '94 a, Fig. 74) einer noch ausgedehnteren Wucherung des mütterlichen Uterusepithels (vorangehend an die allantoide Verklebung der Keimblase) wie es sogar *Perameles* tut. Jedenfalls sollte die Plazentation von *Perameles*, welche durch eine so intime Verschmelzung fötaler und mütterlicher Elemente charakterisiert ist, niemals mit den Plazentationsformen zusammengebracht werden, welche entweder von vornherein primitiv sind (solche Formen sind uns bis jetzt unbekannt geblieben) oder sekundär vereinfacht sind (Ungulaten, Lemuren, Cetaceen usw.).

¹⁾ Ich bin Prof. Hill zu besonderem Danke verpflichtet, daß er mir einige seiner Originalpräparate verschiedener Stadien der *Perameles*-Plazenta freundlichst zugeschickt hat, an welchen ich im Stande war, die hier formulierte entgegengesetzte Meinung zu verifizieren.

Kapitel V.

Verschiedenes über Plazentation.

1. Embryonale (trophoblastische) und mütterliche (trophospongiale) Vorbereitungen.

Im vorigen Kapitel haben wir die Säugetierkeimblase in ihren verschiedenen Versuchen, gegen die mütterliche Schleimhaut festgeheftet zu bleiben, verfolgt; und wir haben gesehen, daß ein Teil der Trophoblastzellen oder — in einigen Ausnahmefällen — sie alle zusammen diese Verklebung durch eigentümliche Abänderungen zu Stande bringen. Einmal finden wir die Keimblase angeheftet, entweder mittels ihrer dem Embryonalschilde gegenüberliegenden Fläche (*Tarsius*) oder mittels des Oberflächenteiles, welcher dem Embryonalschilde am nächsten liegt (Kaninchen, Fledermaus, Maulwurf, *Perameles* unter den Didelphia) oder vermittelt beider (katarrhine Affen). Oder aber es kann die Keimblase sich anheften mittels einer gürtelförmigen oder ringförmigen Zone, und die Achse dieses Ringes kann senkrecht auf dem Embryonalschilde und unter diesem liegen (*Sorex*), oder sie kann diesem Schilde parallel gelagert sein (Carnivora), oder endlich es kann ein doppeltes Kissen wuchernden Trophoblastes vorhanden sein, nicht wie bei den katarrhinen Affen über und unter dem sich entwickelnden Embryo, sondern rechts und links davon (*Tupaia*). Dann wieder kann die Keimblase ganz eingeschlossen sein in mütterliches Gewebe, und die trophoblastische Wirksamkeit kann sich sodann rund herum bemerkbar machen (Igel, Mensch und Anthropoiden, viele Nager);

oder die Anheftung der Keimblase kann eine so oberflächliche sein, daß die trophoblastischen Wucherungen (Fig. 163) wieder anderen Funktionen als solchen der Anheftung dienen (*Opossum*). Endlich wird in gewissen Fällen gar keine trophoblastische Wucherung konstatiert (viele Lemuriden, Schwein, Pferd).

Jedenfalls ist die embryonale trophoblastische Anheftung des Embryos etwas ganz anderes als die Festheftung vermittelt einer Plazenta, obschon die definitive Plazenta in allen Fällen sich nur da anheftet, wo eine trophoblastische Wucherung den Weg gebahnt hat; aber sicher nicht an allen Stellen, wo eine solche Wucherung vorangegangen ist. Gewisse dieser Regionen dienen dazu, wie wir beim Igel sahen und wie es auch für andere Säugetiere gilt, eine omphaloide Plazentation hervorzurufen, andere kommen nie in direkte Berührung mit irgend einer embryonalen Gefäßzone.

Diejenige Stelle der trophoblastischen Wucherung, welche zur Bildung der definitiven Plazenta mitwirkt, können wir mit dem Duval'schen Namen Ekto-plazenta bezeichnen, so daß es bei katarrhinen Affen und bei *Tupaja* eine doppelte Ekto-plazenta gibt, während wir beim Igel eine ringförmige omphaloide und eine scheiben- oder schüsselförmige allantoide Ekto-plazenta unterscheiden können.

Die eigentliche Plazentation kommt erst dann zu Stande, wenn diese Ekto-plazenta — welche von embryonalen Gefäßen vaskularisiert wird und mit mütterlichem Blut (welches in Gefäßen oder lakunären Räumen zirkuliert) durchtränkt ist — in so innige Verschmelzung und Verwachsung mit mütterlicher Trophospongialwucherung getreten ist, daß die beiden Gewebe sich nicht länger unterscheiden lassen; viel weniger noch voneinander zu trennen sind. Somit ist es begreiflich, daß man die Existenz einer etwaigen „diffusen Plazenta“ einfach leugnet. Mütterliche und embryonale Gewebe sind in diesem letzteren Fall so vollständig frei und voneinander unabhängig, daß sie sich bei der Geburt ebenso leicht voneinander lösen, wie es ein Finger aus einem Handschuh tut. Da kann

also unmöglich von einer Plazenta die Rede sein. Denn es ist eben Verschmelzung von embryonalem mit mütterlichem Gewebe davon eine *conditio sine qua non*. Wir müssen somit von einer Plazenta reden bei gewissen Didelphia (*Perameles*) und sie gewissen Monodelphiern absprechen (*Equus, Sus, Nycticebus, Galago* u. a.). Da Versuche, systematische Gruppierungen auf plazentalen Charakteren aufzubauen, bis jetzt nie zu gutem Resultate geführt haben, kann nichts gegen diese etwas radikale Änderung in unseren Auffassungen geltend gemacht werden.

Um somit die endgültige Zusammensetzung der Plazenta zu verstehen, genügt es nicht, bekannt zu sein mit den sehr verschiedenen Veränderungen in dem Trophoblast, welche vorgehen; sondern es ist ebenso notwendig, die zahlreichen Modifikationen und Wucherungen recht genau zu studieren, welche in der mütterlichen Schleimhaut stattfinden, als Vorbereitung zu ihrer Verschmelzung mit gewissen Regionen des embryonalen Trophoblastes. Es würde den Umfang dieser Abhandlung überschreiten, wenn ich alle diese zahlreichen Variationen beschreiben wollte. Ich werde nur einige wenige Beispiele auswählen, um die bedeutende Variationsweite hervorzuheben, welche diese Reihe mütterlicher, dem Zusammenfließen mit den semiparasitischen Trophoblastgeweben vorbereitender Einrichtungen bei verschiedenen Säugtiertiergattungen besitzen.

Jedoch möchte ich, bevor ich auf diese Details eingehe, eine Verallgemeinerung formulieren, welche bei einer engeren Vergleichung aller der in diesem Gebiete wahrgenommenen Tatsachen uns notwendig erscheint. Diese Tatsachen haben nämlich festgestellt, daß die Quintessenz der verschiedenen Veränderungen, welche in den mütterlichen Geweben auftreten, sich folgendermaßen zusammenfassen läßt:

a) Degeneration und Zugrundegehen — früher oder später — des Uterusepithels und der Uterindrüsen in der Gegend der späteren Plazenta; b) Zunahme der Gefäßzufuhr in dieser

Gegend; c) histologische Modifikationen, welche denjenigen des Trophoblastes ungemein ähnlich sehen; folglich erleichterte Verschmelzung und Konkreszenz dieser beiden; d) Einrichtungen, wodurch das Extravasieren von Blut in anderen Richtungen als diejenigen der Trophoblastlakunen erschwert oder ganz unmöglich gemacht wird; e) in gewissen Fällen Hervortreten von hämatopoietischen Eigenschaften, in welchem Fall die so geformten Blutkörperchen in das mütterliche Blut frei werden, wie es auch diejenigen tun, welche von hämatopoietischen Prozessen in gewissen Trophoblastzellen hervorgebracht werden; f) Einrichtungen, durch welche, wenn einmal der regelmäßige Übergang von mütterlichem Blute in die trophoblastische Ektoplazenta hinein im Gange ist, alle die vorbereitenden Vorgänge, so weit sie die Mutter betreffen, aufhören. Die weitere Ausarbeitung der Plazenta ist sodann ausschließlich eine Funktion des Trophoblastes und der embryonalen Blutgefäße oder vaskulärer Allantoiszotten, welche allmählich in dem Trophoblast eingebettet oder davon umschlossen worden sind.

Kurz, wir dürfen sagen, daß die gegenseitigen Verhältnisse mütterlicher Trophospongia und embryonalen Trophoblastes solche sind, daß die mütterliche Trophospongia zu der Bildung einer Hämorrhagie führt, und daß die embryonale Ektoplazenta (selbst eine Trophoblastwucherung) es fertig bringt, diese Hämorrhagie vollständig einzuschließen und sie gründlichst auszunützen. Es war Duval ('89, '92), welcher diese Vergleichung zum ersten Mal gemacht hat.

a) Insektivora. Für den Igel haben wir im vorigen Kapitel eine ausführliche Beschreibung der Erscheinungen, welche das Festheften der Keimblase begleiten, gegeben. Wir werden hier einige Tatsachen bezüglich der mütterlichen Vorbereitung für die plazentare Anheftung hervorheben.

Bereits auf Seite 143 beobachteten wir eine lokale Verdickung mit medianer grubenförmiger Einsenkung, in welche hinein die Keimblase verschwindet. Diese Anschwellungen entstehen nach der Befruchtung; jedoch unabhängig von irgend

einem lokalen Reiz, welcher etwa von der Keimblase ausgeübt wird. Denn mehr als einmal habe ich ein Präparat angetroffen, in welchem die Anschwellung vorhanden war; aber ohne eine Keimblase zu enthalten. Eine andere Wahrnehmung, welche die relative Unabhängigkeit dieser Anschwellungen näher bestätigt, ist die sehr konstante und regelmäßige Erscheinung einer begrenzten Hämorrhagie — wie sie an den Lippen dieser Anschwellungen auftritt und von mir und Resink beschrieben sind —, vermittelt welcher die endgültige Schließung und die Vervollständigung der Decidua reflexa hervorgebracht wird. Außerdem sind charakteristische Kennzeichen der hier beschriebenen trophospongialen Anschwellungen die folgenden: Sie treten auf in der antimesometralen Hälfte der Schleimhaut und sehen aus wie eine spherische Verdickung mit einer Einschnidung an ihrer freien Oberfläche. Die Richtung dieses Einschnittes ist der Achse des Uterushornes parallel. Ein Querschnitt durch diesen longitudinalen Einschnitt, dessen Lippen verschmelzen, sobald die Decidua reflexa sich ausbildet, ist dargestellt in Fig. 2, 3, und 37 meines Aufsatzes von '89. Die Höhlung ist nicht zylindrisch (wie man vielleicht aus einem einzigen Schnitt ableiten würde) sondern schlitzförmig.¹⁾

Die Anschwellung selbst findet unbedingt statt in interglanduläres, nicht epitheliales gefäßführendes Gewebe der Schleimhaut. Zahlreiche feine Kapillaren durchkreuzen die angeschwollene Gegend, in welcher die Uterindrüsen und ihr Lumen schnell degenerieren und verschwinden (s. Hubrecht '89, Fig. 37 und 38), wobei ab und zu sogar die Drüsenreste (l. c. Fig. 39) phagozytisch angefressen werden durch die

¹⁾ Es wird sehr interessant sein zu erfahren, ob auch beim Menschen die Schließung der Decidua capsularis in derselben Weise zu Stande kommt. Bis jetzt ist es noch nicht definitiv festgestellt, obgleich sehr wahrscheinlich.

NB. Diese Anmerkung war bereits im Druck, als ich, während der Korrektur, Kenntnis nehmen konnte von Bryces und Teachers Schnittserien einer sehr jungen menschlichen Keimblase ('08), welche, noch mehr als es Peters Exemplar tat, die Ähnlichkeit, welche in dieser Hinsicht zwischen Mensch und Igel besteht, begründen. Diese Ähnlichkeit wurde von mir in einer früheren Publikation ('89) bereits vermutet.

Tätigkeit der Trophoblastzellen. Das Endothelium dieser mütterlichen Capillaria ist gewöhnlich angeschwollen: ihr Geöffnetwerden sowie das Heraustreten der Blutflüssigkeit in die Trophoblastlacunen, nachdem die Trophoblastzellen die Kapillaren angefressen haben, wurde bereits oben beschrieben. Die Anschwellung vergrößert sich zusammen mit der darin enthaltenen, sich ausdehnenden Keimblase. Derjenige Abschnitt, welcher an der Bildung der Reflexa sich beteiligen wird, ist der in das Uteruslumen vorspringende Teil; er wird dünner, und seine Elemente ziehen sich in die Länge und werden faserig, indem die Schwangerschaft weiter fortschreitet; schließlich wird er, zusammen mit dem Trophoblast, eine dünne Membran, welche bei der Geburt zerreißt.

Der übrig bleibende schalenförmige Teil der mütterlichen Trophospongia beteiligt sich an diesen beiden aufeinanderfolgenden Wachstums- und Ausdehnungserscheinungen; da er aber gegen die antimesometrale Wand der Schleimhaut ange-drückt liegt, nimmt er nicht an den Ereignissen teil, welche für die Reflexa von Bedeutung sind; sondern bildet, was man wohl bei der menschlichen Entwicklung die Decidua serotina genannt hat. Er flacht sich mehr und mehr ab; der Trophoblast, welcher dagegen gepreßt ist, durchläuft eine Reihe von Ab-änderungen, welche ich an anderer Stelle ('89, Pl. 26) be-schrieben habe, und liefert schließlich die Hauptmasse der Plazenta, in welcher die Allantoiszotten ein verwickeltes Netz-werk embryonaler Blutgefäße darstellen. Das Blut, welches in letzteren enthalten ist, wird also vom mütterlichen Blute, welches seit den allerfrühesten Stadien in den Maschen des trophoblastischen Schwammgewebes zirkuliert, umspült.

Die ausgewachsene scheibenförmige Plazenta des Igels ist somit fast ausschließlich ein Produkt embryonaler (tropho-blastischer) Tätigkeit. Sie hat sich allmählich hervorgebildet aus der ursprünglich dicken, sphärischen Trophoblastbeklei-dung; genau vergleichbar mit der, welche wir beim Menschen finden (Fig. 165). Wenn sie sich bei der Geburt von der

mütterlichen Schleimhaut trennt, um sodann als „Nachgeburt“ ausgeworfen zu werden, kommt eine gewisse doch keineswegs ansehnliche Quantität mütterlichen Gewebes mit. Das Puerperium ist von Erscheinungen begleitet, welche von Strahl ('07) ausführlicher beschrieben sind.

Nach dem Igel werden wir noch nach der Reihe besprechen: von Insektivoren *Sorex* und *Tupaja*, von Chiropteren *Vespertilio*, von Raubtieren den Hund, von Nagetieren *Lepus* und *Cavia*, von Primaten *Tarsius* und Mensch.

Bei *Sorex* ist die mütterliche trophospongiale Wucherung ausnahmsweise nicht in erster Linie subepithelial sondern epithelial. Wie ich es anderswo beschrieben habe ('94 A), wird von einer bedeutenden kissenartigen Wucherung der Uterusschleimhaut eine mehr oder weniger zylindrische Anschwellung hervorgerufen, gegen welche (l. c. Fig. 8—11) die omphaloide embryonale Zirkulation paßt, während an der Stelle, dem Mesometrium genau gegenüber, wo die allantoide Plazenta später gelagert sein wird, eine sehr auffallende epitheliale Wucherung eingeleitet wird. Diese Wucherung enthält bald nachher Krypten, welche keinesfalls mit der ursprünglichen Uterindrüse zu verwechseln sind. Reste von letzteren sind mit den Krypten koexistent. In diese Krypten lagern sich trophoblastische Wucherungen (Hubrecht '94 A, Fig. 74 bis 81) und während einiger Zeit wiegen sich mütterliche und embryonale Wucherungen gegeneinander auf, bis die embryonalen allmählich zu dominieren anfangen, wenn einmal eine Basis zu Stande gekommen ist für intimere Berührung über eine größere Oberfläche zwischen den mütterlichen Blutkörperchen, welche in der Trophoblastwucherung zirkulieren und den embryonalen, welche dort ebenfalls vorhanden sind. Es wird wiederum die Plazenta in dieser Weise gebildet, indem die Allantoiszotten und ihre trophoblastischen Umhüllungen zentripetal und nicht zentrifugal ausgesponnen werden. Die massive, domförmige Plazenta ist somit in ihrem reifen Stadium wieder der Hauptsache nach ein embryonales Organ, worin

mütterliches Blut zirkuliert (Hubrecht '94 A, Fig. 11—15); die mütterliche epitheliale Wucherung ist allmählich zurückgebracht worden zu flachen Resten in der Gegend, wo das mütterliche Blut in die Trophoblastlakunen übertritt. Auch bei *Sorex* wird die Plazenta als Nachgeburt abgeworfen und es geschieht die Regeneration der Schleimhaut so rasch, daß junge embryonale Stadien öfters in einem Uterus angetroffen werden, welcher noch unverkennbare Anzeichen des Puerperiums an sich trägt.¹⁾

Tupaja ist ein Beispiel unter den Insektivoren, bei welchen das Verschwinden von Uterindrüsen in der Gegend, wo die

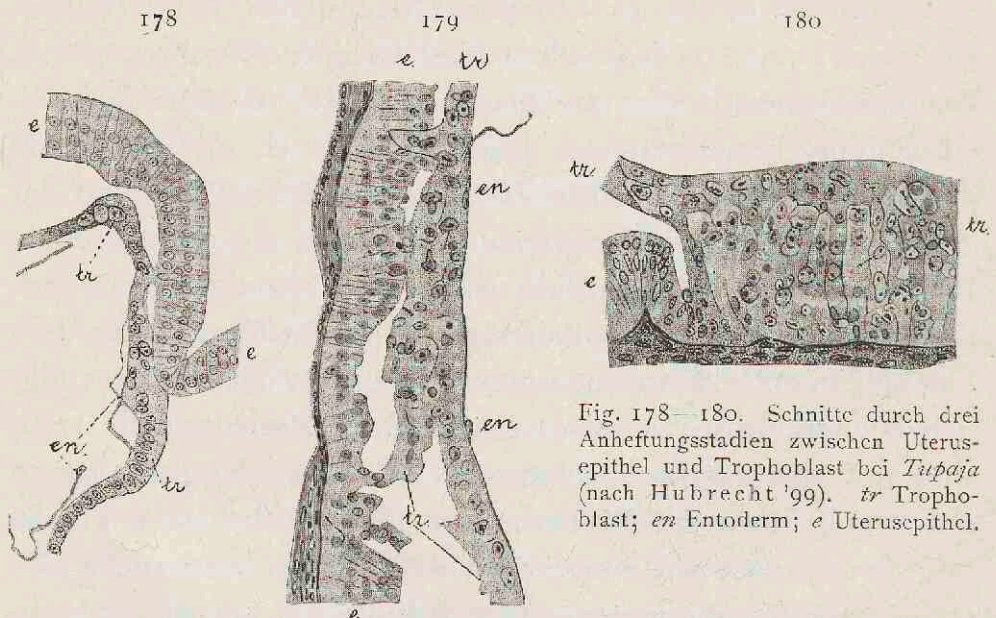


Fig. 178—180. Schnitte durch drei Anheftungsstadien zwischen Uterusepithel und Trophoblast bei *Tupaja* (nach Hubrecht '99). *tr* Trophoblast; *en* Entoderm; *e* Uterusepithel.

Plazentabildung zu Stande kommt, nicht aufgeschoben wird, bis die Schwangerschaft angefangen hat, und die Bildung einer mütterlichen Trophospongia tatsächlich eingeleitet worden ist. Sogar in dem virginellen *Tupaja*-Uterus kann diese Region bereits erkannt werden an der Abwesenheit von Drüsen. Da

¹⁾ Ein Wort darf hier noch hinzugefügt werden betreffs der Maulwurf-Plazenta (siehe Vernhout '94 und Strahl '90, 92), welche nicht bei der Geburt abgestoßen, sondern in loco resorbiert wird, wobei somit embryonales Trophoblastgewebe als ein Pabulum für mütterliche histolytische Prozesse dient. Somit ist hier die Plazenta nicht decidual, sondern, wie ich es vorgeschlagen habe, contradecidual zu nennen. Der Ausdruck ist auch von Hill ('98, p. 424) auf *Perameles* übertragen.

Tupaja eine Doppelplazenta besitzt, rechts und links von dem sich entwickelnden Embryo, welcher immer so situiert ist, daß der Kopf sich gegen das Ostium uteri und der Bauch sich gegen die mesometrale Anheftung des Uterus richtet, und da außerdem *Tupaja* nie mehr und auch nie weniger als zwei Junge zugleich wirft (Hubrecht '95, p. 10), so sind diese vorbestimmten Stellen sehr symmetrisch in die beiden Uterushörner gelagert. Sobald die Schwangerschaft anfängt, wird eine allgemeine Schwellung des Uterusgewebes beobachtet und die zwei hier erwähnten Stellen werden sehr deutlich. Sie springen mit einer kissenartigen Konvexität in das Uteruslumen hervor, und sind von einem Pallisadenepithelium bekleidet, gegen welches die Keimblase sich anheftet. Der Trophoblast wuchert wie oben erwähnt (Hubrecht '99, Taf. V und VI), und sobald die Keimblase an den erwähnten beiden Stellen festgeklebt ist, wird das mütterliche Epithelium vernichtet (Fig. 178—180), und treten Vorgänge von gegenseitigem Ineinandergreifen der subepithelialen und der trophoblastischen Wucherung ein.

Hier wieder, wie bei *Erinaceus* und *Sorex*, wird die embryonale Wucherung sehr bald die überwiegende, wenn einmal Übergang von mütterlichem Blute in die Trophoblasträume zu Stande gekommen ist, mittels der mütterlichen Trophospongia. Jetzt setzen die vom Trophoblast umhüllten Allantoiszotten ihr weiteres gegenseitiges Wachstum fort, um die eben aufgetretene Plazenta noch bedeutend zu verdicken. Auch die Verdickung kommt in einer zentripetalen Richtung zu Stande. Es soll dabei noch bemerkt werden — und zwar als eine sehr bedeutende Differenz zwischen den Verhältnissen bei *Tupaja* und denjenigen beim Igel und Spitzmaus — daß die beiden Paare (für jeden Fötus ein Paar) kissenförmiger oben beschriebener Stellen bei *Tupaja* erst einer omphaloiden Plazentation dienen; aber daß nach einiger Zeit die Area vasculosa der Nabelblase aus ihrer Lage herausgehoben wird und dieser Platz jetzt von der Allantois eingenommen wird, welche die vom Trophoblast umhüllten Zotten jetzt hervortreibt, von denen eben die Rede war.

Die beiden Plazenten rechts und links sind begreiflicherweise identisch. Sie scheinen selten als Nachgeburt in toto abgeworfen zu werden, sondern werden zum Teil zerstückelt, zum Teil sogar vielleicht in loco resorbiert, wie es oben vom Maulwurf besprochen wurde. Ich verdanke diese Tatsache Fräulein Dr. M. van Herwerden ('06), welche unlängst eine große Reihe von Schnittpräparaten puerperaler *Tupaja*-Uteri durchgesehen hat.

b) Chiroptera, Carnivora, Rodentia. Bei den Chiropteren wurde die Plazentation studiert durch v. Beneden

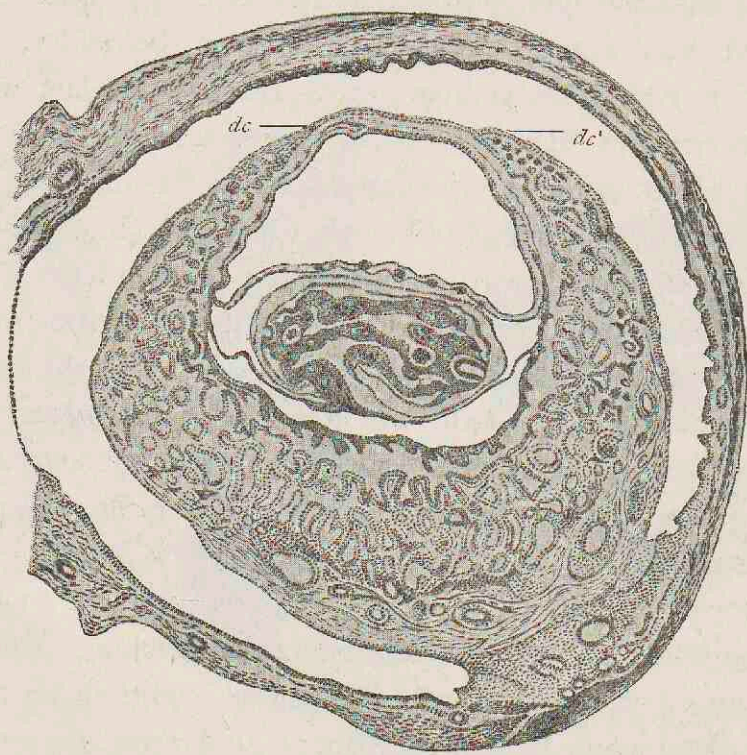


Fig. 181. Schnitt durch Uteruswand und frühen Embryo von *Pteropus* (nach Göhre). Es gibt hier keine vollständige Decidua capsularis. Die Plazenta wird dem gestielten Typus angehören. *dc, dc'* die freien Ränder, welche — wenn geschlossen! — eine Decidua capsularis bilden würden (event. früher gebildet haben).

und Julin ('84), Frommel ('88), Göhre ('92), Nolf ('96), Duval ('99) u. a. Auch hier gibt es eine bedeutende mütterliche trophospongiale Wucherung, welche in vielen Fällen wohl soviel als drei Viertel der Oberfläche der Keimblase einnimmt (Fig. 181), aber nicht zu einer vollen Decidua capsularis sich

ausbildet. Die Reihenfolge sowie das histologische Detail der Vorgänge ist größtenteils dem, was wir beim Igel kennen lernten, vergleichbar; für ausführliche Angaben wende man sich an die oben angegebenen Autoren.

Für die Carnivora haben uns Duval ('94, '95), Bonnet ('97, '01), Schoenfeld ('03) u. a. gründliche Angaben verschafft. Auch hier wieder ist die Plazenta ein Apparat embryonaler Herkunft, welcher z. T. sich keineswegs in die Symplasmata, die von der Degeneration des Epitheliums der Uterindrüsen herrühren, hineinfrißt. Mehr als in anderen Säugetierordnungen persistieren gewisse mütterliche Elemente (siehe oben p. 151), obschon vom trophoblastischen Syncytium eingeschlossen; es wird eben angeführt, daß das Endothelium der mütterlichen Kapillaren nicht zerstört wird, wie das bei so vielen anderen Säugetieren der Fall ist. In dieser Hinsicht ist die Einrichtung bei *Erinaceus* eine mehr eingehende.

Was die Nager betrifft, so hat Schoenfeld ('03), dessen wichtige Untersuchungen oben Erwähnung fanden, vor kurzem Kaninchen und Hund miteinander verglichen. Er kommt zu der Schlußfolgerung, daß sie sehr viel Gemeinschaftliches aufweisen, obschon die Kaninchenplazenta scheibenförmig, die Hundeplazenta gürtelförmig ist. Was die histologischen Differenzen betrifft, so finden wir bei beiden Tieren sowohl mütterliche (trophospongiale) als embryonale (trophoblastische) Vor-

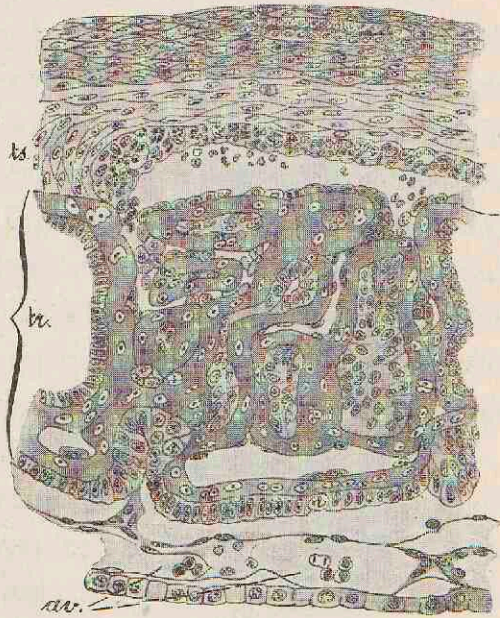


Fig. 182. Schnitt durch die Fledermausplazenta (nach Nolf '96). *ts* mütterliche Trophospongia; *tr* embryonaler Trophoblast, welcher noch Reste der Endothelien mütterlicher Kapillargefäße enthält, die an anderer Stelle durch Resorption verschwunden sind. *av* Allantoisgefäße mit embryonalen Blutkörperchen.

bercigungen, ehe noch die Keimblase fest an der Uteruswand angeheftet ist. Nachher wird das mütterliche Epithel beim Kaninchen weit gründlicher zerstört als beim Hunde; auch gilt dies für die Endothelien der mütterlichen Kapillarien, welche beim Kaninchen ganz bestimmt unter der zerstörenden Wirkung der Trophoblastzellen oder ihrer Derivate zu Grunde gehen.

Bei den anderen Nagern wurde bereits der sogenannte Träger erwähnt als eine bestimmte Trophoblastwucherung, gegen welche, nachdem eine gewisse weitere Zellenvermischung mit mütterlichen trophospongialen Elementen stattgefunden hat, die allantoide Plazenta sich entwickelt. Die vereinte Wirkung von Trophoblast und Trophospongia ruft geräumige Lacunen um die Keimblase herum hervor in den früheren Schwangerschaftsstadien. In diesen Lacunen zirkuliert das mütterliche Blut ganz frei; später sind die Ernährungsprozesse mehr in der Plazenta konzentriert.

c) Primaten. Von den Primaten werde ich nur die Plazenta von *Tarsius* und Mensch kurz berühren. Erstere entsteht aus einer begrenzten trophoblastischen Wucherung, welche zu gleicher Zeit mit einem trophospongialen Vorgang auftritt. Letztere zeigt uns interglanduläres Schleimhautgewebe, das eine Oberfläche hervorruft, mit welcher die Trophoblastwucherung sich recht bald aufs innigste verwachsen zeigt. In dieser Trophospongia zirkuliert mütterliches Blut; sie erreicht eine verhältnismäßig bedeutende Dicke, bevor noch Embryonalgefäße zwischen gewuchertem Trophoblast eingefast worden sind (Hubrecht; '99, Taf. 11, Fig. 67). Bald nachdem letzteres zu erscheinen anfängt, ist weitere Verdickung nur noch am Trophoblast wahrzunehmen und an den hierin eingeschlossenen embryonalen Gefäßen. Die Trophospongia von *Tarsius* bleibt nur an den Stellen aktiv, wo die Plazenta sich vom mütterlichen Gewebe abheben wird. In der letzten Hälfte der Schwangerschaft ist diese Zone zu einem Stiel geworden (Fig. 168), durch welche Arterien und Venen zu den plazentalen Bluträumen gelangen können.

Ein solcher gestielter Zustand ist auch charakteristisch (Fig. 183) für gewisse Nagetiere (Maus) und in gewissem Maßstabe auch für *Tupaja*, während beim Eichhörnchen, beim Igel, beim Menschen, bei *Galeopithecus* und bei noch anderen die discoide Plazenta auf ihrer ganzen proximalen Oberfläche sessil ist. An anderer Stelle ('99 p. 368, Pl. 14) habe ich hämatopoietische Vorgänge, welche bei *Tarsius* während der Schwangerschaft auftreten, ausführlicher besprochen.

Die menschliche Plazenta wurde bereits auf Seite 142 erwähnt. Zweifellos spielen trophoblastische Elemente in ihr eine ganz überwältigende Rolle (Fig. 165, 167) und zwar viel mehr, als durch frühere Forscher angenommen wurde. Durch die Untersuchungen von Heukeloms ('98), Peters ('99) und Bryces und Teachers ('08) sind wir auch jetzt zum Teil bekannt geworden mit den trophospongialen Einrichtungen beim Menschen, und ist zugleich eine von mir gewagte Vorhersagung ('89), daß die frühen, damals noch unbekanntesten Stadien der menschlichen Plazentation enge Vergleichungspunkte mit dem was wir beim Igel finden, zeigen werden, vollends durch die eben erwähnten Autoren bestätigt.

Einer der augenfälligsten Unterschiede zwischen der Plazenta des Menschen und des Igels besteht in der freieren Beweglichkeit und der bedeutenderen Ausdehnung der mit embryonalen Blutgefäßen versehenen Zotten, wie sie da in den Trophoblastlacunen von mütterlichem Blute umspült

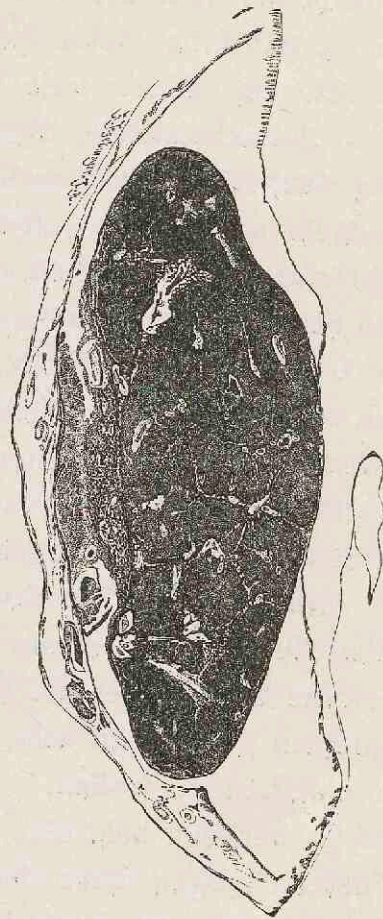


Fig. 183. Schnitt durch die gestielte discoide Plazenta von *Cavia* (nach Strahl '06).

werden. Diese Zotten sollten nicht, wie es noch in manchen Handbüchern geschieht, als ebensoviele vom Chorion in das mütterliche Gewebe hineinwachsende Elemente betrachtet werden. Ihr Wachstum ist — sowohl beim Menschen wie bei den Affen und bei *Tarsius* — nicht zentrifugaler, sondern zentripetaler Art, wie wir auch bereits Gelegenheit hatten, dies für die nämlichen Bildungen beim Igel, bei *Sorex*, *Tupaja* usw. zu betonen. Dieses freie Flottieren im mütterlichen Blute ist eine charakteristische Eigenschaft bei Menschen und Affen (Fig. 162, 167). Bei *Tarsius* und beim Igel ist die Einrichtung vielmehr so, daß sie aufgehängt sind in dem oben erwähnten sehr zarten und zugleich komplizierten Netzwerk, welches von den als solches sich ausspinnenden Trophoblastzellen gebildet wird. Wenn die verbindenden Balken dieses Schutzgewebes, wie wir es bei den Primaten sehen, verschwinden, wird die Oberfläche, die für osmotische Prozesse verfügbar ist, selbstverständlich vergrößert und auch die freie Beweglichkeit der Zotten darf als ein günstiger Umstand betrachtet werden (Fig. 166).

Bezüglich der histologischen Einzelheiten der Affen- und Menschenplazenta ist man noch nicht über alle Punkte einig, und gewisse Untersucher wie Selenka ('00 A) und Strahl ('02, 04) scheinen geneigt zu sein, einer mütterlichen Wucherung mehr zuschreiben zu wollen, als sie dazu berechtigt sind. Ich erwarte aber, daß bald eine Einigung folgen wird, und die letzten Untersuchungen über diese und andere Säugetierordnungen (Bryce '08) scheinen in jene Richtung hinzuweisen, die Duval ('88) und ich selbst ('88) seit mehr als zwanzig Jahren angedeutet haben, nämlich die der definitiven Vernichtung des mütterlichen Epithels und des Zirkulierens mütterlichen Blutes in trophoblastischen Lacunen.

Die histologischen Details der Plazenta katarrhiner Affen scheinen denjenigen der Menschen und der anthropomorphen Affen sehr stark ähnlich zu sein. Ob ihre Doppelplazenta (Fig. 153) eine primitive oder — wofür ich sie halte — eine sekundäre und eventuell von einer ancestralen, mit Decidua

capsularis versehenen, hergeleitet sein mag, muß durch spätere vergleichende Untersuchungen der primitiveren Platyrrhinae und Arctopithecii gelöst werden. Vor kurzem hat Strahl ('06 B) die Anwesenheit einer Decidua capsularis bei *Mycetes*, einem platyrrhinen Affen behauptet!

2. Der klassifikatorische Wert der Plazenta.

Die kurze Darstellung diverser Plazenten von verschiedenen Säugetierordnungen in diesem und dem vorigen Kapitel kann uns überzeugt haben, daß es völlig unerlaubt ist, über die größere odere geringere Zusammengehörigkeit dieser verschiedenen Plazenten zu urteilen nach ihrer äußeren Form, wie es in der letzten Hälfte des vorigen Jahrhunderts geschah, als die Unterscheidung von gürtelförmigen, diffusen und discoiden Plazenten zuerst vorgeschlagen wurde, und als bei derselben Gelegenheit die jetzt verlassene Einteilung der Mammalia placentalia in Deciduata und Indeciduata vorgeschlagen wurde.

Die scheibenförmige Plazenta des Maulwurfs, aus welcher bei der Geburt die Allantoiszotten ausgezogen werden, als wären es Finger aus einem Handschuh, und die sodann in situ resorbiert wird; die discoide Plazenta von *Galeopithecus*, zu Anfang mit großen, mütterliches Blut führenden Lacunen, welche später, anstatt vorzuspringen, ganz eingebettet liegt in der Uteruswand; die discoide Plazenta vom Kaninchen und vom *Tarsius*, die bei vollem Wachstum mit der Mutter verbunden sind vermittelt eines Stieles, der von viel geringerm Durchmesser als die Plazenta selbst ist; die discoide Plazenta vom Igel und vom Menschen, letztere mit ihren freien flottierenden Zotten, gegen das enge Maschenwerk von Zotten und Trophoblast des ersteren; alle sind sehr kompliziert und äußerst verschiedentlich spezialisiert; daneben nur sehr zeitweilige Apparate dieser verschiedenen Säugetiere, während ihre gemeinschaftliche Scheibenform nicht von der geringsten Bedeutung ist bei der Betrachtung ihrer gegenseitigen Affinitäten.

Wollten wir im Stande sein, die verschiedenen Plazentartypen in eine phylogenetische Folgenreihe zusammenzustellen, so wäre es nötig, zuvörderst die Plazentation aller noch lebenden Säugetiere zu durchforschen und bekannt zu machen, und sogar dann wäre es noch sehr fraglich, ob die gegenseitige Verwandtschaft in ihrer ganzen Ausdehnung festzustellen wäre, wo die Zahl der fossilen Säugetiere, über deren Plazentation wir nie etwas wissen werden, so bedeutend viel größer ist als diejenige der lebenden Vertreter der Säugetierklasse.¹⁾ Ganz besonders sollten die sehr frühen Stadien der Plazentabildung sowie das gegenseitige Verhältnis und die Details von mütterlicher Trophospongia und embryonalem Trophoblast uns führen bei der Vergleichung von Plazenten und bei der Entscheidung bezüglich ihrer Ähnlichkeit und Homologie.

Und wir werden sodann sicher nicht geneigt sein, uns Strahls letztem Schema für die Anordnung der verschiedenen Baupläne der Plazentastruktur ('06) anzuschließen.²⁾ Der Grad

¹⁾ Der vor kurzem von Strahl gemachte Versuch ('06), eine neue Klassifikation einzuführen mit einer korrespondierenden neuen Terminologie für die Säugetierplazenta, ist unbedingt prämatür und geht als solche wirklichem Fortschritt auf diesem Gebiet entgegen. Es verurteilt sich selbst, was Strahl ('06 p. 275) zu ihrer näheren Empfehlung schreibt: daß wir nach derselben die bisher bekannten Plazentatformen gut gegeneinander abgrenzen können. Wir brauchen keine Übergangsformen zu notieren . . . und weiter: „Außerdem schalte ich dabei vorläufig einige seltenere mir aus eigener Anschauung nicht bekannte Plazentatformen aus, wie sie gewissermaßen als Spezialitäten in einzelnen Tieren vorkommen.“

Dieser unreife Versuch mag seinen Autor befriedigen — der aber bereits in einer späteren Veröffentlichung ('07, p. 19) gewisse Verbesserungen vorgeschlagen hat —, aber er bricht zusammen (unabhängig von den eben hervorgehobenen allgemeinen Betrachtungen) in die sehr primäre Unterverteilung in Halbplazenta (Semi-placenta) und Vollplazenta (Plazenta), wenn wir daran denken, daß sogar nach Strahls eigener Definition der Maulwurf aus der zweiten Abteilung, *Perameles* aus der ersten ausgeschieden werden sollten.

Die Grundsätze des Strahl'schen Systems sind bestimmt künstlich und werden vielleicht dem Anatomen zusagen, der die menschliche Plazenta im Lichte der vergleichenden Anatomie betrachten möchte. Der Zoologe aber, der zunächst auf die so schwer zu konstruierende phylogenetische Entwicklung acht gibt als ein vertrauenswerter Führer bei der Klassifikation, wird es vorziehen, vorläufig noch abzuwarten und sich umschen nach neuen Tatsachen, bevor er eine neue Klassifikation vorschlägt für die so diversen Plazentationserscheinungen.

²⁾ Wie z. B., wo er als *Mammalia choriata* mit *Hemiplacenta diffusa* zusammenbringt: *Cetacea*, *Suidae*, *Equidae*, *Camelidae*, *Manis*, *Tapir*, *Hippopotamus*, Lemuren.

von Blutsverwandtschaft zwischen verschiedenen Säugetierfamilien, welchen wir der vergleichenden Anatomie in ihren anderen Kapiteln, als gerade das, was sich auf Plazentation bezieht, entnehmen können, nötigt uns, diesen neuesten Klassifizierungsvorschlag zu verwerfen.

3. Die Phylogenie der Plazenta.

Obschon es vielleicht doch noch zu früh ist den Versuch zu machen, eine Phylogenese der Plazenta zu skizzieren, wobei nicht, wie es noch in allen Handbüchern geschieht, die diffuse Plazenta als Ausgangspunkt gilt, so werde ich mir doch erlauben, gewisse Überlegungen hervorzuheben, welche im Auge zu behalten wären, sobald mit dieser Skizze ein Anfang gemacht wird.

Zunächst sollte ein für alle Mal die alte und zusprechende Vergleichung verworfen werden, nach welcher das sehr frühe zottentragende Stadium der menschlichen Keimblase, welches dem sogenannten Reichert'schen Ovum entspricht, angesehen wird, als durchlaufe es hier während der Ontogenese ein diffuses Plazentationsstadium, dem die discoide Phase später nachfolgt. Bereits vor längerer Zeit habe ich Ähnliches empfohlen ('89, p. 339). Tatsache ist, daß dieses sogenannte freie zottentragende Stadium der menschlichen Keimblase in keiner Weise der diffusen Plazenta ähnlich sieht, weil erstens das Reichert'sche Ovum unvollständig ist, und wenn es vollständig wäre, nicht zottentragend, sondern schwammartig aussehen würde, indem die sogenannten Zotten auch noch peripherisch und oberflächlich in transversaler Richtung miteinander verbunden sein würden (s. Fig. 36—40); und zweitens weil dieses Ovum infolge der Decidua reflexa nicht frei in der Uterushöhle aufgehängt ist wie jene Keimblasen, welche die sogenannte diffuse Plazentation besitzen; drittens weil es keine mit Epithelium bekleidete mütterliche Krypten gibt, in welche die sogenannten Zotten hineinpassen würden, sondern letztere direkt vom mütterlichen Blute umspült werden.

Sobald diese Vergleichung beseitigt ist, sollten wir die Frage in Angriff nehmen, ob die diffuse Plazentation, wie wir sie beim Pferd, beim Schwein und bei den Lemuren finden, wirklich den ersten Schritt auf jenem Weg darstellt, welcher uns schließlich zu der komplizierten Plazenta-Einrichtung des Menschen und vieler anderer Säugetiere führt. Die drei eben genannten Beispiele sind so wie so genügend, um einen Verdacht a priori zu erwecken. Wir könnten doch wohl kaum erwarten, daß der allerprimitivste Plazentationstypus sich eben erhalten haben würde bei einem so hoch spezialisierten Tiere, wie es das Pferd ist; ebensowenig in einer Ordnung wie derjenigen der Lemuren, welche vielfach als mit den Affen und Menschen eng verwandt betrachtet wird, aber deren Plazentation so grundverschieden ist. Somit werden wir uns umsehen müssen nach einer möglichen cenogenetischen Erklärung dieser Fälle sogenannter diffuser Plazentation, die bereits oben (S. 157) besprochen wurden.

Die erste Bedingung, der ein natürliches Schema plazentaler Phylogenie entsprechen sollte, ist wohl die, daß die verschiedenen Familien und Ordnungen der Säugetiere hineinpassen sollten und zwar in Übereinstimmung mit den Verwandtschaftsgraden, welche bereits festgestellt worden sind mittels Vergleichung anderer Organisationsverhältnisse. Und wenn wir einen Versuch in der Richtung machen, sollten wir uns zunächst die Frage vorlegen: Welche ist die Art der Plazentation in denjenigen Säugetieren, die wir als die primitiveren Typen betrachten dürfen — die Didelphia, die Insektivoren, die Rodentia und die Primaten? Wir finden sodann, wie wir es z. T. bereits oben besprochen, daß die Didelphia sehr zutreffende Beweise liefern, daß sie sehr spezialisierte Abkömmlinge plazentaler Säugetiere sind; daß sogar bei denjenigen, bei welchen es überhaupt keine wahre Plazentation mehr gibt, wie beim Opossum, wir doch noch einer sehr aktiven Trophoblastwucherung begegnen; und daß in jenen, welche die Plazentation oder Reste davon beibehalten haben, diese Plazentation eine

omphaloide (*Dasyurus*) oder allantoide (*Perameles*) sein kann. Schließlich daß im letzteren Fall eine innige Verschmelzung auf phagozytotischem Wege zwischen embryonalen und mütterlichen Geweben zu Stande kommt.¹⁾

Betrachten wir die beiden anderen Ordnungen mehr primitiver Säugetiere, welche mit Bezug auf ihre Plazentation eingehend untersucht worden sind, die Insektivoren und die Nager, so treffen wir gleich die eine sehr wichtige Tatsache, im Vergleich mit dem was wir bei höheren Ordnungen, wie Carnivora, Ungulata, Chiroptera finden, daß nämlich eine sehr bedeutende Verschiedenheit besteht, sowohl in den allgemeinen Umrissen, wie in den Details der Plazentation. Dies ist dazu geeignet, unser Urteil noch näher zu befestigen, daß diese Ordnungen primitivere sind, und daß hier der Vorgang der Plazentation noch nicht zu einem bestimmten Typus normalisiert worden ist. Diese Schlußfolgerung ist jedoch nur teilweise wertvoll, da wir gleich sehen werden, daß die hier ins Auge gefaßte Diversität in einem Fall durch weitgehende Spezialisierung gekennzeichnet ist, in einem anderen durch das Auftreten eigentümlicher Kennzeichen, die auf gewisse allgemeine Plazentationsfragen Licht werfen, während in noch wieder anderen solche Typen hervortreten, welche Gründe dazu zu bieten scheinen, die Ordnung der Insektivoren in zwei oder mehrere gegenseitig unabhängige Ordnungen zu trennen.

Jedenfalls müssen wir aus den Tatsachen, wie sie da vor uns liegen, schließen, daß die wirklich einfachste und früheste Plazentarform uns bei keiner Gattung lebender Säugetiere mehr erhalten ist. Dagegen haben wir den Versuch anzustellen, aus all den vorliegenden Daten die phylogenetische Evolution, welche allmählich die zahlreichen bekannten Formen hat hervortreten lassen, sorgfältig herauszulesen.

¹⁾ Dies behält seine Geltung, welcher der Auffassungen wir uns anzuschließen entscheiden möchten: derjenigen Hills, daß der Trophoblast vom mütterlichen Syncytium zerstört wird, oder der meinigen, daß der Trophoblast der mehr aktive Teil ist, wobei aber Reste des mütterlichen Gewebes fortbestehen, wie solches auch bei den Carnivoren beobachtet wurde.

Als wir den Trophoblast auf Seite 26 dieser Abhandlung besprachen, sahen wir, daß ein Funktionswechsel, welcher in sehr früher Periode hat auftreten müssen (als nämlich diese Larvenhülle dazu beitrug, fortan die Keimblase innerhalb der Geschlechtswege der jetzt viviparen Protetrapoden festzuhalten) in erster Linie Verklebungsmöglichkeiten hervorrief, durch welche die Keimblase sich an die Uteruswand fest anheftete. Wir haben uns vorgestellt, daß eine zweite parallele Erscheinung eine Größenzunahme des larvalen Trophoblastes gewesen ist, welche der Weiterentwicklung des Embryos selbst voranging. Demzufolge wurde die Verklebungsoberfläche größer und konnte kräftiger gegen die mütterliche Schleimhaut angepreßt werden. Wenn nun zu gleicher Zeit sich phagozytische Eigenschaften entwickeln (welche jetzt allgemein anerkannt sind als kennzeichnend für so recht viele Säugetierkeimblasen) so könnte die Trophoblastschicht noch außerdem dazu dienen, um in ihre eigene Trophoblasthöhle Material hinüber zu transportieren, welches seinerseits dem Wachstum und der Ernährung der Embryonalzellen s. str. dienen konnte. Ist es doch eine bekannte Tatsache, daß sowohl in den Drüsensekreten, welche in dem Uteruslumen frei werden, sowie in dem Epithelium und in den Subepithelialschichten und in den Blutgefäßen Material vorhanden ist, welches recht leicht umgesetzt werden kann in Nahrungsstoffe für den Embryo, sobald es ein Transport- und Verarbeitungsmittel gibt. Daß eben der Trophoblast in dieser Richtung tätig ist, wird wohl von allen Forschern anerkannt.

Nun halte ich es für wahrscheinlich, daß die erste und bedeutungsvollste Leistung, welcher die Keimblase zu entsprechen hatte, sobald sich Viviparität einstellte, eben die Festheftung gewesen ist. Wir werden einen Beweis dafür gleich (S. 199) bei den Lemuriden hervorheben können. Die natürlichste Einrichtung, um eine wachsende Keimblase, welche sich in dem Lumen eines zylindrischen Uterus auf dem Wege nach außen befindet, festzuhalten, wäre eine gürtelförmige Anheftung. Eine ein-

fachere Verklebung der beiden sich berührenden Oberflächen gäbe es nicht. Solche finden wir bewahrt bei den Carnivoren und bei gewissen anderen Säugetieren (*Elephas* usw.); sie ist also wohl von primärer Bedeutung. Konnte feste Anheftung mit Phagozytosis kombiniert werden, so wäre hierin eine noch glücklichere Kombination zu sehen, als in der phagozytischen Absorption von Stoffen, welche sich im Uteruslumen befinden ohne feste Anheftung. In diesem letzteren Fall wäre die Möglichkeit einer unbeabsichtigten, spontanen Expulsion der wachsenden Keimblase immer eine gefährliche Bedrohung. Somit möchte eine kräftige gürtelförmige Anheftung, kombiniert mit Destruktion und Digestion des mütterlichen Uterusepithels, der nächste Schritt sein, welchen wir nebenbei verwirklicht finden bei den Raubtieren, an welche sich sodann die weitere Ausdehnung der Phagozytose hinzufügt infolge der verschiedenen Vorgänge, welche von Bonnet ('02) so sorgsam analysiert und so deutlich beschrieben worden sind. Das mütterliche Gewebe — ob wir nun Strahls, Bonnets oder Schoenfelds Ansichten in Bezug auf mütterliches Epithel und Trophoblast teilen — erleidet, wie es alle annehmen, katalytische Veränderungen und geht in ein Symplasma über, an dessen Zusammensetzung oberflächliches Epithel, gewuchertes Krypten- und Drüsenepithel, subepitheliales Bindegewebe, Leukocyten und Blut vollauf teilnehmen. Dieses so zusammengesetzte Symplasma wird eben dadurch zur phagozytischen Absorption seitens der Trophoblastzellen vorbereitet, welche sodann dieses Nahrungsmaterial weiter leiten nach den embryonalen Blutkörperchen oder in die Räume innerhalb des Trophoblastes, sei dies die Nabelblase oder das extraembryonale Coelom.

Die Einzelheiten dieser physiologischen und komplizierten Nahrungsaufnahme werden noch nicht vollends von uns verstanden. Nichtsdestoweniger haben sie zweifellos eine sehr hohe Bedeutung neben den einfacheren osmotischen Prozessen. Bonnet gibt zu ('02, p. 489), daß die tatsächliche Ernährung der Trophoblastzellen vermittelt eiweißhaltiger Symplasmata,

Fett und den morphotischen Substanzen des mütterlichen Blutes — wie sie unter unseren Augen stattfindet — es uns viel leichter zu verstehen erlaubt, in welcher Weise die Eiweißstoffe, die doch so viel schwieriger diffundieren, dennoch von der Mutter in den Embryo gelangen. Ebenso wird die Zuführung von Eisen bei den Säugetieren, die keinen eisenhaltigen Dotter besitzen, und wo diese Zuführung doch in utero stattfinden muß, auf diese Weise erklärlich.

Ich bin überzeugt, daß diese Bonnet'schen Untersuchungen, sowie auch jene von anderen, über die plazentaren Nahrungsverhältnisse der Carnivoren von großer Bedeutung für ein volles Verstehen der Plazentationsprozesse sind. Ein Ausgangspunkt wäre sodann die Kombination, das Zusammenstreten von verklebenden mit phagozytotischen Eigenschaften in die Trophoblastzellen.

Derselbe Forscher, Bonnet, hat uns in einer früheren Publikation mit der Anwesenheit eines Stoffes im Schafuterus, welchen er Uterinmilch genannt hat, bekannt gemacht. In Wirklichkeit ist sie das Produkt katalytischer Wirkungen von derselben Art wie jene, welche wir oben beschrieben haben, und sie unterscheidet sich von dem Material, das sich bei den Carnivoren ausbildet, nur dadurch, daß sie frei im Uteruslumen zu liegen kommt. Ein Übergangsstadium zwischen den beiden wird vielleicht von dem Beispiel des *Tragulus*-Embryos geliefert (ein anderer, auf S. 157 genannter Ungulat), bei welchem wir beobachten, wie geformte Elemente aus dem mütterlichen Bindegewebe durch eine Trophoblastschicht hindurch in die embryonalen Gewebe durchdringen. Es ist jedenfalls eine Wahrscheinlichkeit a priori da, daß die Einrichtung, wobei organischer Detritus im Uteruslumen vom embryonalen Trophoblast absorbiert wird, eine spätere Entwicklungsphase darstellt im Vergleich mit solcher, wobei der anfänglich rein adhäsive Trophoblast eben anfang, Phagozytosis mit der Klebrigkeit zu verbinden. Wie die Totaloberfläche der Keimblase zunahm, und wie die Verklebung sich lokalisierte in die mütterlichen

Carunculi und die embryonalen Cotyledonen, hat die übrige Oberfläche der Keimblase Eigenschaften zur Entwicklung gebracht, wodurch es möglich wurde, die Uterinmilch leicht zu absorbieren mittels ihrer äußeren Trophoblastschicht. Ein solcher Vorgang scheint sich sodann wieder weiter spezialisiert zu haben beim Schwein und bei den Lemuren, bei welchen gewisse taschenartige Receptacula (Fig. 174 u. 184) der Aufnahme von Nahrungsmaterial dienen, das durch die mütterliche Schleimhaut geliefert und durch den Embryo in diesen Säcken aufbewahrt wird. Ich bleibe aber der Meinung, daß wir hier keine primitiven Einrichtungen vor uns haben, sondern daß sie sich ableiten lassen von solchen, wo — wie bei den Raubtieren — die Nährstoffe von dem wuchernden phagozytischen Trophoblast innerhalb der mütterlichen Mucosa (und nicht in dem Uteruslumen) aufgesucht werden.

Neben dem direkten phagozytischen Prozeß wird Nahrung, und besonders Sauerstoff, den embryonalen Blutgefäßen außerdem noch zugeführt durch die osmotischen Prozesse, die zwischen dem mütterlichen und dem embryonalen Blute auftreten, und wir dürfen wohl sagen, daß ein gewisser Grad von Wettbewerb zwischen den beiden Systemen stattgefunden hat, welches den Anforderungen des internen Parasiten, des Embryos, am raschesten und am besten entsprechen würde. Differenzierung und Anpassung sind somit viele verschiedene Bahnen entlang gelaufen, und einmal ist diese, dann wieder die andere dieser beiden Richtungen gewählt worden, oftmals wurden sogar beiderlei Wirkungen kombiniert. Es ist wahrscheinlich, daß in diesen letzteren Fällen der günstige Effekt ein maximaler gewesen ist und daß dieser sich daneben noch kennbar machte in einer höheren Entwicklung des Embryos im allgemeinen. Wenn wir versuchen, die Säugetiere nach diesem Prinzip einzuteilen, so glaube ich, daß wir nicht weit von dem natürlichen phylogenetischen System entfernt bleiben würden, nicht nur was die plazentalen, sondern auch was die anatomischen Merkmale betrifft.

Die frühen Carnivoren sind von den Paläontologen in die fossile Ordnung der Creodonta zusammengebracht, während sie außerdem Verwandtschaft zwischen dieser und den frühen Ungulaten anerkennen. Viele rezente Insektivoren verraten in verschiedenen Punkten ihren mehr primitiven Charakter. Weiter finden wir, wie es oben hervorgehoben wurde (S. 151, 175), bei den Raubtieren sowohl bezüglich Anheftung der Keimblase als bezüglich histologischer Details der Plazenta, was wir noch nicht differenzierte Einrichtungen nennen dürfen. Die phagozytotischen Vorgänge sind im vollen Gange. Osmotischer Auswechsel zwischen mütterlichem und embryonalem Blute findet in ausgedehntem Maße statt, sowohl auf omphaloïder wie auf allantoïder Basis.

Nun entsprechen viele Insektivorenplazenten, welche, wie wir wissen (siehe S. 183), so große Verschiedenheiten aufweisen, derselben Definition. Die omphaloïde Plazentation des Igels geht ihren Weg und spielt während einiger Zeit eine sehr wichtige Rolle bei dem Zustandekommen der osmotischen Wechselprozesse. In einem gewissen Momente hört dies auf, indem die Area vasculosa abgehoben und zusammengefaltet wird, und eine allantoïde Plazenta deren Stelle einnimmt. In den allerfrühesten Keimblasenstadien ist Phagozytosis in ausgedehntem Maßstabe und mit unverkennbarer Intensität aufgetreten, indem die mütterlichen Capillaria erodiert und Drüsen- sowie Uterusepithel in so vollständiger Weise angefressen und verdaut werden, wie wir es sonst nur bei Affen und beim Menschen finden.

Dennoch bleibt es eine offene Frage, ob die Plazentation des Igels zu den primitiveren Typen gerechnet werden sollte. Beim Maulwurf finden wir gewisse Eigentümlichkeiten, welche in anderer Richtung primitiv zu sein scheinen. Die Untersuchungen Vernhouts ('94) haben uns eine sehr ausgedehnte Phagozytosis gezeigt in den allerfrühesten Plazentationsstadien. Zu gleicher Zeit haben wir beim Maulwurf den contradeciduat Typus (s. Hill '97, p. 424) der Plazentation kennen

gelernt. Beim Maulwurf hat der Geburtsakt so wie so einen ganz eigentümlichen Charakter, und zwar dadurch, daß der Embryo aus dem mütterlichen Uterus heraustritt, nur umhüllt von der Allantois, während die vollends ausgezogenen Allantoiszotten eine wollige Bekleidung dieser Fötalhülle bilden. Der Trophoblast und alle seine Wucherungen, welcher eine so aktive Phagozytose betrieben hat, bleibt festgeheftet an der Uteruschleimhaut und wird weder im Ganzen noch zum Teil abgeworfen, sondern wird allmählich in situ resorbiert von den mütterlichen Geweben. Infolgedessen ist die äußerliche Ansicht des Uterus während des Puerperiums sehr ähnlich derjenigen, welche während der Schwangerschaft vorherrscht, jedoch in umgekehrter Reihenfolge, indem der Uterus mit der kleinsten Anschwellung das am weitesten vorgeschrittene Puerperalstadium darstellt.

In diesem Fall sind die für den Säugetiertrophoblast charakteristischen Eigenschaften der Festheftung und der Phagozytosis im Stande gewesen, in großer Ausdehnung ihre Wirkung auszuüben, ohne irgendwelchen Blutverlust bei der Mutter hervorzurufen, indem sogar ein gewisser Nahrungsballen von embryonaler Herkunft hinterlassen wird, dessen Assimilierung der Mutter eher Vorteil bringen mag als umgekehrt. Es leuchtet ein, daß diese Einrichtung, wobei von einer Nachgeburt noch keine Frage ist, sondern eher das Umgekehrte (daher der Name *Contra-deciduata*), sich eventuell auch betrachten ließe als eine primitive Einrichtung. Umso mehr, da eine ähnliche Erscheinung von Hill bei *Perameles* beobachtet wurde, wo jedoch die Allantois nicht mit dem Embryo zusammen abgestoßen wird, wie wir das beim Maulwurf sahen, sondern wo die Allantois ebenso wie der Trophoblast auch durch das mütterliche Gewebe absorbiert zu werden scheint, dank der Aktivität von wandernden Leukocyten, wie sie von Hill beschrieben und abgebildet werden.

Da ich ('95 b, p. 118) die archaische Bedeutung der Einrichtungen beim Maulwurf hervorgehoben habe, bereits ehe

Hill eine ganz ähnliche Erscheinung bei einem didelphen Säugetier beschrieb, muß ich begreiflicherweise meine ursprüngliche Behauptung noch näher betonen, nachdem Hill in eine Säugetierordnung, welche — obgleich sehr spezialisiert — doch gewisse Vertreter eines alten Seitenzweiges einschließt. Seitdem sind die eigentümlichen contra-deciduaten Eigentümlichkeiten auch bei *Tupaja* — jedenfalls in begrenztem Maße — beobachtet worden von Fräulein Dr. M. van Herwerden ('06).

In diesen Anfangstypen sehen wir somit, daß mütterliche Phagozytosis in den Plazentargegenden mit embryonaler Phagozytose Hand in Hand geht. Ernährung vermittelt osmotischem Austausch hat eine sehr bedeutende Reduktion erlitten bei den Didelphiern, wie das oben diskutiert wurde (S. 140, 161). Die Gattungen *Perameles*, *Phascolarctos* und in gewissem Grade auch *Dasyurus* sind vielleicht die letzten, in welchen die früheren Einrichtungen noch fortbestehen. Bei allen den anderen hat die Allantois in größerem oder kleinerem Maßstabe sowohl an Größe wie an Ausbreitungsgebiet gegen den Trophoblast bedeutend eingebüßt. Die intra-uterine Ernährung geht nicht länger zusammen (wie es noch der Fall ist beim primitiveren *Perameles*) mit Fixierung der Keimblase gegen die Uteruswand, und es besteht eine nur sehr lose Verbindung zwischen gefäßreichen mütterlichen Schleimhautfalten und der vaskularisierten Oberfläche der Nabelblase. Außerdem ist diese Verbindung nur von sehr kurzer Dauer, da der Geburtsakt nach 8—14 Tagen eintritt, während eine eigentümlich spezialisierte Nahrungsmethode innerhalb des Beutels gleich nachher in Funktion tritt. Dennoch zeigt die frühe Keimblase des Opossums eine schwammartige Wucherung des Trophoblastes (Fig. 163), von welcher wir doch gewiß sagen dürfen, daß sie dazu beitragen kann, flüssiges Nahrungsmaterial, welches in dem Uteruslumen vorhanden ist, zu absorbieren und zu verarbeiten. Sie zeigt keine Neigung zu direkter phagozytischer Tätigkeit. Selenka fand diese Lacunen ('87) mit einer Flüssigkeit gefüllt, welche wahrscheinlich von dem Inhalt der Uterindrüsen

herrührte und den Weg durch das Uteruslumen genommen hatte.

Fassen wir zusammen, was wir bei den *Didelphia* finden, so dürfen wir sagen: 1. bei den primitiven Formen: eine fest angeheftete Keimblase, welche durch wuchernden Trophoblast mit dem aus dem mütterlichen Uterusepithel hervorgegangenen Syncytium fest verbunden ist. Die Keimblase wird ernährt durch die kombinierte Wirkung von Phagozytosis und von osmotischem Auswechsel zwischen einerseits allantoiden und omphaloiden Gefäßgebieten und andererseits einer mütterlichen lacunären Zirkulation in einem Syncytium gemischter Natur, dessen embryonale Bestandteile durch die mütterlichen nach der Parturition resorbiert werden; 2. bei den sekundär spezialisierten Formen: eine sehr lose, zwischen zahlreichen und recht verwickelten mütterlichen Falten festgchaltene Keimblase, die in osmotischen Austausch tritt mittels eines omphaloiden Gefäßnetzes auf der schwach konvexen Oberfläche oberhalb des Embryos, ohne daß irgendwelche Zotten den mütterlichen Falten entsprechen. Außerdem eine frühe trophoblastische Wucherung, bei welcher Absorption von flüssigem Material aus dem Uteruslumen wahrscheinlich eine größere Bedeutung hat als eventuell noch hinzukommende phagozytotische Wirksamkeit.

In allen bestehenden Gattungen von *Didelphia* sollten die frühen ontogenetischen Erscheinungen sowie die verschiedenen Phasen in den gegenseitigen Verhältnissen der Keimblase und der Uterusschleimhaut völlig bekannt gestellt werden, damit wir über alle die Daten verfügen, welche für die Lösung dieser wichtigen Frage maßgebend sind. Und man muß wirklich hoffen, daß diese Gattungen, welche in ihrer Heimat sehr rasch an Zahl abnehmen, — so daß einige sogar bereits dem Punkte des Aussterbens sehr nahe gekommen sind — noch einer eingehenden Untersuchung unterworfen werden können, bevor sie ausgerottet worden sind und dadurch mit Bezug auf diesen wichtigen Punkt ebenso schweigsam als ihre fossilen Verwandten sind.

Gehen wir zurück zu den Monodelphiern, so bemerken wir, daß unter diesen noch eine andere Gattung als der oben besprochene Maulwurf besondere Vergleichungspunkte mit gewissen *Didelphia* zeigte. Ich meine *Sorex*, bei welcher eine lokalisierte starke Wucherung vom Uterusepithel von mir beschrieben worden ist ('94 A, Fig. 74 u. 80), in welche Allantoiszotten passen, die in diesem frühen Stadium denjenigen, welche Hill für *Perameles* abgebildet hat ('98, Pl. 33, Fig. 28 u. 29), sehr ähnlich sehen. Gesetzt, es wurde die Schwangerschaft von *Sorex* in diesem nämlichen Stadium von einer Reihe neuer Anpassungen, wie sie bei den *Didelphia* vorkommen, zu einem plötzlichen Ende gebracht, so würde in allgemeinen Punkten die Ähnlichkeit zwischen *Sorex* und *Perameles* eine unzweifelhaft auffallende sein. Jedoch ruft die mütterliche epitheliale Wucherung bei *Sorex* kein Syncytium hervor wie bei *Perameles*; sondern eine Zellenagglomeration, in welcher Crypten erscheinen, von welchen jede eine Trophoblastzotte birgt mit ihrem aus gefäßtragendem Allantoisgewebe bestehenden inneren Mark.

Die Parallelfälle, welche wir Gelegenheit hatten zu konstatieren zwischen *Didelphia* einerseits, gewissen Insektivoren und Raubtieren andererseits, veranlassen uns zu der Behauptung, daß ein ähnliches Stadium wohl den Durchschnittsgrad der Komplikation darstellen wird, welchem die früheste Säugetierplazentation sich angeschlossen hat, und daß die sogenannte diffuse Plazenta, wie sie bis jetzt beobachtet wurde, wohl mit Unrecht als der früheste Ausgangspunkt betrachtet worden ist. Wir werden gleich nochmals betonen, daß die diffuse Plazenta im Gegenteil sich als eine sehr spezialisierte Seitenlinie in der Plazentarphylogese herausstellt. Unserer Schilderung der eventuell frühesten Einrichtung soll noch hinzugefügt werden, daß die Keimblase selbst bei dieser ancestralen Form — auf Grund dessen, was wir in Kapitel IV besprachen — durch eine sehr frühe lokale oder totale Vaskularisation des Trophoblastes gekennzeichnet gewesen sein

muß, und daß dabei ein Haftstiel Dienste leistete, welcher a b initio die Verbindung zwischen dem Embryonalschild und dem Trophoblast darstellte. Eine freie Allantois kann in den allerfrühesten Stadien nicht vorhanden gewesen sein; eine solche muß erst allmählich in die Erscheinung getreten sein, möglicherweise weil die Vaskularisation der vorderen vier Fünftel der ringförmigen Entodermzone jener des Haftstiels zeitweilig vorausgeeilt ist. Die Area vasculosa auf der Nabelblase konnte infolgedessen bereits recht früh in nächste Nähe der gefäßreichen mütterlichen Schleimhaut gebracht worden sein, und es dürfte eine frühe omphaloide Plazentation hervorgegangen sein aus einer Oberflächenstrecke, welche in der Vorfahrenreihe ursprünglich nur hämatopoietische Bedeutung hatte.

Zu gleicher Zeit wurde das Auftreten einer direkten Chorionplazenta verspätet. In späteren Stadien aber holte letztere die voreilige omphaloide Plazentation wieder ein und verdrängte letztere. Damit war die erste Erscheinung einer freien Allantois eingeleitet.

Daß eine teilweise Vaskularisation des Trophoblastes vermittelt eines primitiven Haftstiels nicht eine nur hypothetische Möglichkeit ist, beweist uns *Tarsius*, welcher mit einem Übergangsstadium, wie es hier skizziert wurde, übereinstimmt, während die *Tarsius*-Keimblase außerdem in dem Uteruslumen gelagert ist.

Der große Fortschritt, welcher bei den anderen Primaten (Affen und Mensch) verwirklicht ist, besteht darin, daß die Keimblase vermittelt einer viel bedeutenderen Oberflächenstrecke mit der Uteruswand in Verbindung tritt, und daß die daraus sich hervorbildende Plazenta — sei es einzeln oder doppelt — nicht gestielt ist wie bei *Tarsius*, sondern sessil; während die anthropomorphen Affen und der Mensch noch nebenbei einen so großen Unterschied im Vergleich zu *Tarsius* aufweisen, daß die Keimblase gänzlich in das mütterliche Gewebe verschwindet und durch die Bildung einer

Decidua reflexa ganz aus dem Uteruslumen entfernt wird (Fig. 165). Diese Erscheinung der Einkapselung innerhalb der Schleimhaut scheint bei mehreren Säugetierordnungen unabhängig aufgetreten zu sein, und kann in allen Übergangsstadien bei verschiedenen Gattungen (*Vespertilio* [Fig. 181], Nagetiere usw.) beobachtet werden.

Die Frage läßt sich aufwerfen, kann aber zunächst noch nicht beantwortet werden, ob nicht vielleicht die Plazentation der katarrhinen Affen als eine sekundäre Abänderung sich hervorgebildet hat aus einer solchen, bei der eine deutliche Decidua reflexa existierte. Verschiedene Details scheinen hierauf hinzuweisen; Durchforschung der Plazentation zahlreicher Affengattungen, welche bis jetzt auf diesen Punkt noch nicht untersucht worden sind, ist jedenfalls äußerst wünschenswert.

Die Übersiedlung der sich weiterentwickelnden Keimblase aus dem Uteruslumen hinaus und deren totale Umbüllung innerhalb einer Decidua capsularis ist eine Erscheinung von um so mehr primärer Bedeutung, als dadurch die osmotischen und phagozytischen Ernährungsprozesse um so intensiver sein können. Es leuchtet ein, daß diese Entfernung aus dem Uteruslumen sogleich eine sehr reichhaltige Blutextravasation um die ganze Keimblase herum ermöglicht, zusammen mit regelmäßiger Erneuerung und Zirkulation dieses mütterlichen Blutes. Solches wäre ganz ausgeschlossen, so lange die Keimblase noch in dem Uteruslumen gelagert ist. Der Mensch und die anthropomorphen Affen, verschiedene Nagergattungen, sowie *Erinaceus* und *Gymnura* haben diese Einrichtung verwirklicht, und spätere Forschungen werden davon wohl noch neue Beispiele ans Licht fördern. Wir sind gewiß berechtigt zu sagen, daß dieses Phänomen der Bildung einer Decidua capsularis bereits in einem sehr frühen Momente der Phylogenie der Plazentareinrichtungen zuerst aufgetreten sein muß.

Diametral einer Intensifikation des phagozytischen und osmotischen Prozesses (wie wir solches auftreten sehen, sobald

es zur Bildung einer Decidua capsularis kommt) gegenübergestellt ist eine andere Erscheinung, welche selbstverständlich eine Kombination mit der Einkapselung ausschließt, nämlich eine frühe Größenzunahme der Keimblase. Dadurch wird deren Totaloberfläche im Vergleich zu jenem kleinen Teil davon, welcher sich zum Embryo ausbildet, um so ausgedehnter. Die Aufnahme von Nahrungsmaterial, entweder aus dem Uteruslumen oder weniger direkt aus der vaskularisierten Schleimhautoberfläche, — sei diese noch von einem Epithelium bedeckt oder dessen entbehrend — wird somit leichter.

Diese Sachlage fanden wir verwirklicht bei Ungulata, Cetacea, und bei gewissen Edentaten. Für Schaf und Schwein haben Bonnet und Keibel sowie auch noch frühere Autoren uns bekannt gemacht mit einem sehr ausgedehnten Wachstum der gelegentlich sogar röhrenförmigen Keimblasen (Fig. 184 und 185), auf deren Oberfläche der Keimschild nur einen kaum erkennbaren Raum einnimmt (Totallänge der Keimblase 21 cm, Breite $1\frac{1}{2}$ mm, Länge des hierzu gehörigen Keimschildes 1 mm). Diese bedeutende Oberflächenvergrößerung, welche auch bei den Pferden und anderen Ungulaten angetroffen wird, die zu gleicher Zeit die Vertreter der diffusen und poly-cotyledonaren Plazentation sind, sieht man also in gewissem Sinne parallel gehen mit einer nicht unbedeutenden Größenzunahme des erwachsenen Tieres, mit gleichzeitiger Vergrößerung des meist zweihörnigen Uterus.

Die Verhältnisse, in welchen wir bei diesen Ungulaten die freie Allantois antreffen, zeigen uns, daß die bedeutende Vergrößerung der Keimblase erst eingetreten ist, nachdem sich eine freie Allantois bereits aus früheren Einrichtungen hervorgebildet hatte. Bevor die Allantois sich gegen die innere Oberfläche des Diplotrophoblastes ausdehnte, hat die äußere Trophoblasthülle volle Gelegenheit zur Entfaltung einer bedeutenden Aktivität mit Bezug auf die Verdauung und den Transport der Detriten im Uteruslumen, sowie der „Uterinmilch“

genannten Flüssigkeit in die Keimblasenhöhle hinein. Nachdem die allantoide Vaskularisierung des Diplotrophoblastes zu Stande gekommen ist, wird letztere gegen die mütterliche Oberfläche angepreßt, wo an zahlreichen unabhängigen Stellen

184

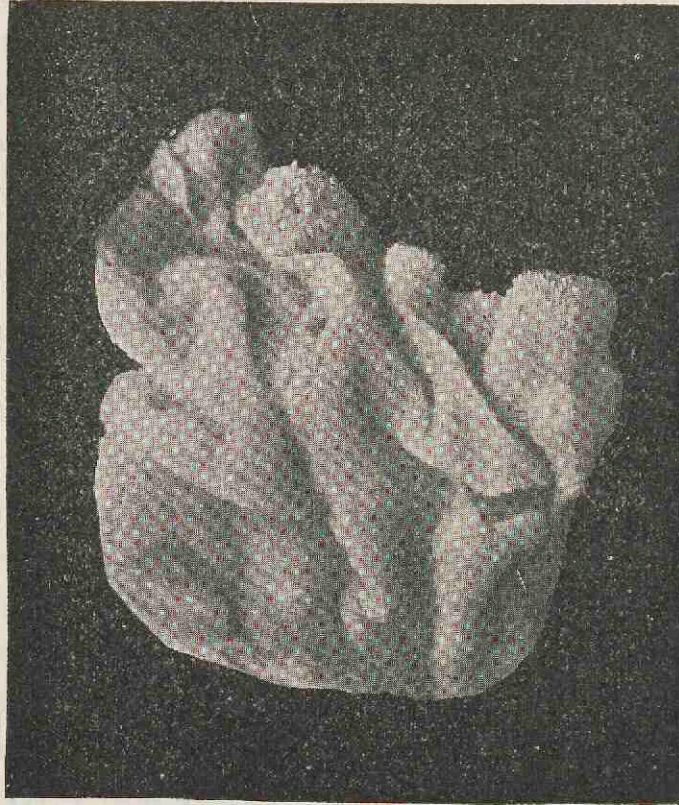


Fig. 184. Äußere Ansicht der Zotten tragenden Keimblase des Schweines (nach Strahl '06).

185

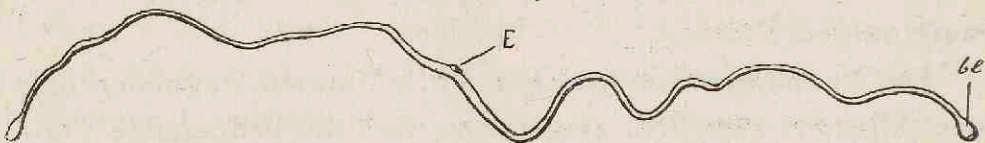


Fig. 185. Die verlängerte frühe Keimblase des Schafes (nach Bonnet).
E Keimscheibe, *be* blindes Ende der Keimblase.

(den sogenannten Carunculæ) das Gewebe vorbereitet worden ist durch die Bildung sogenannter Cotyledonen, in welche Gruppen allantoider Zotten hineinpasse. Bei anderen Ungulaten gibt es keine Cotyledonen, aber die mütterliche Oberfläche zeigt ein dichtes Netzwerk von Falten und Krypten, in

welche damit korrespondierende Zotten oder Falten der Keimblase hineinpassen. Bei der poly-colytedonären Plazentation ist die osmotische und die phagozytotische Nahrungsaufnahme noch kombiniert; bei der diffusen des Pferdes möchte es scheinen, als ob der osmotische Wechsel zwischen mütterlichem und embryonalem Blute (welcher über die ganze ausgedehnte Oberfläche stattfindet, wo die Zotten von den Krypten umfaßt werden) bei weitem der phagozytotischen Nahrungsaufnahme überlegen ist. Es ist eine vollständige doppelte Epithelschicht vorhanden, eine mütterliche und eine trophoblastische, welche überall die beiden Blutflüssigkeiten von einander trennt. Immerhin scheint die bedeutende Oberfläche, über welche die zwei Gefäßsysteme mit einander in enger Berührung sind, aufzuwiegen gegen die geringere Dünnhheit der sie trennenden Membran. Somit scheint mir die Plazentareinrichtung des Pferdes ein extremer Fall von Spezialisierung derjenigen wie sie bei Carnivoren, einigen Insektivoren und Didelphia eine primitivere, aber zugleich eine kompliziertere war. Die Anheftung der Keimblase mittels der adhäsiven und phagozytischen Eigenschaften der Trophoblastzellen scheint zu einem Minimum reduziert zu sein; die Phagozytosis, welche bestimmt bei den Artiodactylen eine mehr aktive ist — wo auch die Anheftung mittels der Cotyledonen eine etwas festere ist — tritt beim Pferd kaum hervor, während die Möglichkeit des Auftretens osmotischer Prozesse zwischen großen Oberflächen von mütterlichem und fötalem vaskularisierten Epithelgewebe ihren höchsten Entwicklungsgrad erreicht hat.

Es hat somit die polycotyledonäre Einrichtung mehr erbliche Punkte mit der oben beschriebenen primitiven Plazentation gemein als die diffuse. *Tragulus meminna* wurde zur näheren Befestigung dieser Punkte bereits zitiert (S. 157). Auch würde der geringere Spezialisierungsgrad, welchen wir im Gliedmaßenskelett antreffen, übereinstimmen mit der geringeren Ausbildung plazentarer Spezialisierung. Die Reihenfolge der plazentaren Komplikation sollte somit invertiert werden: Nicht die poly-

cotyledonäre Einrichtung bildet einen Fortschritt der diffusen gegenüber, sondern die diffuse sollte als die letzte Stufe der Vereinfachung betrachtet werden, welche die Plazentavorgänge bei den Ungulaten erlitten haben, ausgehend von den obenerwähnten Einrichtungen, welche, obschon komplizierter, dennoch archaischer waren. Die primitiven allerfrühesten Stadien sind uns unbekannt und werden wohl immer unbekannt bleiben, da diese Übergangsformen in dem paläozoischen Zeitalter existiert haben müssen.

Die diffuse Plazentation der Lemuren sollte als ein zweiter Fall einer vereinfachten Einrichtung beobachtet werden, welcher zu einem dem Pferde sehr ähnlichen Resultat führt, aber nicht notwendigerweise (jedoch nicht unmöglicherweise) auf genau demselben phylogenetischen Wege. Es liegt kein Grund vor, warum diese Vereinfachung nicht mehr wie einmal hat auftreten können; auch bei den Edentaten gibt *Manis*, wie es bereits früher ausgeführt wurde, davon ein anderes Beispiel.

Daß bei den Lemuriden die Evolution der diffusen Plazenta eine andere gewesen, kann zum Teil durch die Tatsache wahrscheinlich gemacht werden, daß wir bei *Nycticebus* eine sehr auffallende frühe Erscheinung zu registrieren haben. Bereits haben wir bei Insektivoren, Rodentia und Carnivoren die sehr frühe und effektvolle Verklebung der jungen Keimblase mit der Uteruswand besprochen, sowie die Plazentationsvorgänge, wie sie sich daran anschließen. *Nycticebus* hat nun Fruchthüllen, welche während der letzten Hälfte der Schwangerschaft zusammen mit dem Fötus sehr leicht aus den mütterlichen Krypten hinausgewaschen werden können, da die Trophoblastzellen in keiner Weise mit dem mütterlichen Gewebe verklebt sind. Es gibt zwei intakte Epithelschichten zwischen dem mütterlichen und dem fötalen Blute (Fig. 173 u. 174). Somit würden wir erwarten, daß die frühe Keimblase sich auch nicht einer festen Verbindung mit der Uteruswand würde rühmen können, doch mit jener des Pferdes, Schweines (Fig. 184),

Schafes (Fig. 185) übereinstimmen würde. Nun unterscheidet sich aber *Nycticebus* von allen diesen letzteren dadurch, daß in den frühen Stadien, wo die Keimblase einen Durchmesser von 5—11 mm besitzt, sie sehr fest an ihrem Platz im Uterushorn, wo wir sie antreffen, festgehalten wird und zwar infolge einer anderen Besonderheit. Das Horn (und die Keimblase, welche sich darin befindet) haben nämlich eine ganz außergewöhnliche Ausdehnung erlitten; die mediane Abteilung der Geschlechtswege ist dahingegen keineswegs an dieser Vergrößerung beteiligt (Hubrecht '94 B, Taf. 9). Folglich wird die Keimblase sehr erfolgreich an ihrem Platz festgehalten, wenn auch keine etwaige Oberflächenverklebung besteht, und die beiden intakten epithelialen Oberflächen, die uterine und die trophoblastische miteinander in Berührung sind und letztere noch keine Spur von Falten oder Zotten zeigen. Da es auch hier Uterindrüsen gibt, würde man erwarten, daß die erwähnten Oberflächen durch die Abscheidungen dieser Drüsen schlüpfrig gemacht werden sollten, und daß folglich eine Expulsion der Keimblase nicht ausbleiben würde. Es ist aber eben, wie wir sahen, die Schwellung und Ausdehnung nur auf das Horn selbst beschränkt, in welchem es folglich, wie ich das anderweitig beschrieben habe ('07, p. 35), öfters sehr schwierig sein kann, um die genaue Situation des Embryonalschildes zu bestimmen.

Der Unterschied in diesen frühen Einrichtungen erlaubt uns, die diffuse Plazentation der Lemuren als von jener der Ungulaten verschieden zu betrachten. Sie ist nicht notwendigerweise derselben erblichen Entwicklungslinie entlang entstanden.

Wir haben jetzt den maximalen Grad der Vereinfachung der plazentalen Einrichtungen von Ungulaten, Lemuren und Edentaten, welche auch bereits im vorigen Kapitel gestreift wurden, genügend besprochen. Bei allen wird ein osmotischer Auswechsel zwischen dem Inhalt der kapillären (nicht lakunären) Gefäße der mütterlichen Schleimhaut und der fötalen Haargefäße in den Trophoblastzellen erreicht. Die Totaloberfläche, über welcher dieser osmotische Auswechsel zu Stande kommt,

ist sehr bedeutend geworden, und zu gleicher Zeit ist irgend eine Verwachsung zwischen Trophoblast und Uterusepithel aufgegeben worden, und trennen zwei intakte epitheliale Schichten das mütterliche vom embryonalen Blut.

Wir müssen jetzt einige der hauptsächlichsten Abweichungen von dem zentralen Plazentationsplan, von welchem wir nach verschiedenen Seiten hin ausgegangen sind, zur Besprechung bringen und zwar zunächst solche, wo wir anstatt einer Oberflächenvergrößerung, behufs osmotischen Wechselsverkehrs, eine Intensifikation des Prozesses auf eine beschränkte Oberfläche beobachten. Wir können dies selbstverständlich bei denjenigen Säugetieren erwarten, welche nicht durch Größenzunahme des erwachsenen Tieres (wie bei so vielen Ungulaten) sozusagen günstige Umstände hervorgerufen haben für eine Oberflächenvergrößerung während der Plazentavorgänge. Nun finden wir tatsächlich bei den Nagetieren, aber ganz besonders bei den Insektivoren und Primaten solche intensivizierte Prozesse, wie sie hier gemeint sind.

Oben wurde bereits darauf hingewiesen (S. 143), daß behufs einer solchen Verschärfung des osmotischen Auswechsels das Entfernen der Keimblase aus dem Uteruslumen, sowie ihre totale Einschließung innerhalb der Schleimhaut durch die Bildung einer sogenannten *Decidua reflexa* oder *capsularis* ein entscheidender Moment ist. Die zwei treffendsten und zu gleicher Zeit vollständigsten Fälle treffen wir (was bereits früher angegeben wurde) beim Igel und beim Menschen. Dennoch sind die beiden Fälle in mehreren Hinsichten verschieden; sie stimmen jedoch in dieser Hinsicht überein, daß, indem bei den primitiven Plazentationsfällen eine Kombination von Phagozytosis und Osmose während einer verhältnismäßig langen Schwangerschaftsperiode vorherrscht, beim Igel sowie beim Menschen die Phagozytosis zu Anfang sehr intensiv ist, und sodann eine zweite Periode nachfolgt, während welcher der osmotische Wechsel viel verbessert wird. Eine solche Verbesserung wird auf zwei Wegen erreicht: Erstens wird das

Gewebe, welches das mütterliche und das embryonale Blut trennt, sehr bedeutend verdünnt, und während wir noch zwei epitheliale und zwei endotheliale Schichten zwischen mütterlichem und embryonalem Blute bei vielen Ungulaten beobachten, sehen wir, daß diese bei den Insektivoren und Primaten reduziert werden können auf eine einfache Membran von äußerster Düntheit. Wir brauchen nicht hervorzuheben, einen wie großen Unterschied dies für die osmotische Wechselwirkung darstellt, welche dadurch sehr viel wirksamer wird, so daß wir somit mit Recht behaupten können, daß die Primaten und viele Insektivoren im Vergleich mit unserem archaischen Typus einen Fortschritt repräsentieren im selben Sinne, wie die Ungulaten einen Rückschritt bezeichnen.

Eine zweite Verbesserung, durch welche Intensifikation des osmotischen Vorganges hervorgerufen wird, findet sich in dem Maß der Ausdehnung, in welchem die embryonale gefäßreiche Oberfläche in Berührung mit mütterlichem Blute gebracht wird. Auch hier sehen wir, daß der Mensch, und in etwas geringerem Grade die Affen, unzweifelhaft ein Maximum der Intensifizierung der Osmose vergegenwärtigen. Die sehr zahlreichen und feinverzweigten Allantoiszotten, nur von der eben erwähnten äußerst dünnen Gewebeschicht bedeckt, bieten eine um so größere Oberfläche für die osmotischen Prozesse eben dadurch, daß sie frei in dem mütterlichen Blute flottieren und dadurch von allen Seiten umspült werden, während z. B. bei *Tarsius*, beim Igel und bei anderen Insektivoren — obschon auch bei ihnen nur eine sehr dünne Membran mütterliches und fötales Blut trennt — doch im Durchschnitt uns ein sehr zartes wabiges Gewebe feinsten membranöser Struktur entgegentritt, zwischen welches diese Allantoiszotten aufgehängt sind. Da letztere also nicht frei suspendiert sind, sondern ausgedehnt sind zwischen und getragen werden von dem hier angedeuteten Maschenwerk, muß die Totaloberfläche, welche für osmotischen Auswechsel verfügbar ist, notwendigerweise relativ bedeutend geringer sein.

Es möchte scheinen, als ob in der menschlichen Plazenta den phagozytischen Prozessen noch ein gewisser Spielraum gelassen wird, und zwar in der Erscheinung der sogenannten „Syncytialzellen“, welche hie und da auf den Zotten angetroffen werden und nichts anderes sind als Reste des Plasmaditrophoblastes (cf. Bryce und Teacher '08). Eine wichtige Tatsache, welche auf Seite 155 erwähnt wurde, ist die von Assheton ('06) gemachte Entdeckung der frühen Plazentarstadien bei einer so primitiven Ungulate wie *Hyrax*. Sie verstärkt die Wahrscheinlichkeit sehr bedeutend, daß die oben verteidigte Vereinfachung, welche in der Phylogenie der Ungulatenplazentation eingetreten sein soll, in der Tat die genaue Erklärung gibt von den von uns beobachteten Erscheinungen.

4. Zusammenfassung der Kapitel IV und V.

Beim Abschluß dieser beiden Kapitel möchte ich noch darauf hinweisen, daß wir eine unleugbare Aktivität in dem Trophoblast von monodelphen und didelphen Säugetieren nachgewiesen haben, welche der Plazentation vorangeht und sie begleitet, und daß wir zur selben Zeit gezeigt haben, daß in denjenigen Ordnungen, wo eine solche Aktivität fehlt oder unbedeutend ist (Lemuren, gewisse Edentaten und viele Ungulaten), die Plazentation als durch verschiedene Umstände sekundär abgeändert zu betrachten wäre. Es fehlt nicht an direkten Anzeichen dieses retrograden Prozesses.

Wenn dies der Fall ist, und wenn somit der allbekannte und scheinbar natürliche Ausgangspunkt, wie er uns für die Feststellung der Phylogenie der Plazentation von der sogenannten diffusen Plazenta geboten wird, zusammenbricht, haben wir den Versuch zu machen, diese Phylogenie — über welche die Paläontologie uns nie Daten zu verschaffen im Stande ist — auf ganz anderer Basis zu gründen.

Diese Basis ist jedoch von der Vollständigkeit noch weit entfernt. Nur zu wenig wissen wir noch von den histologi-

schon Einzelheiten des Plazentationsprozesses bei der großen Mehrzahl der Säugetiere, und selbst wenn wir mit all diesen Details bei allen noch rezenten Säugetieren völlig bekannt wären, so würden wir dennoch erkennen müssen, daß der Leitfaden zur Beantwortung mehrerer Fragen phylogenetischer Bedeutung bei den ausgestorbenen Gattungen hat angetroffen werden müssen.

Dennoch dürfen wir sagen, daß, wenn einerseits die Details der Plazentation uns dazu verhelfen, natürliche Affinitäten für das Gruppieren der Säugetiere aufzudecken, andererseits keine Plazentargruppierung zugelassen werden sollte, wenn sie dazu führen würde, natürlich verwandte Säugetiere zu trennen oder natürlich divergente künstlich zusammen zu gruppieren, wie wir das auf Seite 180 diskutiert haben.

Viviparität und Plazentation sind mit der Entwicklung von Allantois und Amnion Hand in Hand gegangen. Und nur nachdem die beiden letzten bei den frühen viviparen Tetrapoden des paläozoischen Zeitalters aufgetreten waren, haben sich gewisse Seitenlinien der Entwicklung abgezweigt von dem Hauptstamm, welcher zu den modernen Mono- und Didelphia und zum Menschen hinüberführt.

In diesen Seitenlinien trat Oviparität wieder in den Vordergrund, und bei ihnen treffen wir die Vorfahren der Ornithodelphia und der Sauropsida.

Kapitel VI.

Erwägungen, welche die Phylognese und die systematische Einteilung der Vertebraten betreffen.

Wir haben in den vorangehenden Kapiteln darzulegen versucht, daß gewisse fundamentale Anschauungen über Fruchthüllen und Plazentation der höheren Vertebraten einer erneuten kritischen Analyse sehr bedürftig sind. Vor einiger Zeit kamen wir zu ähnlichem Schlusse ('02, '05) in Bezug auf die Gastrulation der Vertebraten.¹⁾

Ich werde in diesem Kapitel versuchen, diejenigen Schlußfolgerungen bezüglich der systematischen Einteilung der Vertebraten zu ziehen, zu welchen eine sorgfältige Abwägung der beobachteten Tatsachen uns berechtigt. Es wird sich eine kurze Skizze daran anschließen — z. T. bereits in früheren Publikationen ('02, '05 a) enthalten — von dem, was wir uns von den wahrscheinlichsten, hypothetischen wirbellosen Vorfahren denken müssen, zu welchen alle diese Anschauungen hinführen.

Es soll dann in erster Linie daran erinnert werden, daß eine primäre Einteilung der Wirbeltiere besteht, und zwar in zwei große, scharf gegeneinander abgegrenzte Gruppen, jenc der Amniota (Mammalia, Sauropsida) und der Anamnia (Ichthyopsida). Schon seit lange geht damit parallel und ist

¹⁾ Keibel ('05) und Brachet ('05) haben die Überzeugung ausgesprochen, daß ihnen diese geänderten Ansichten (die Vertebratengastrulation betreffend), mehr zusagen als die geläufigen. Diese Übereinstimmung ist um so erfreulicher für mich, als Keibel nach seinem umfangreichen Aufsätze in Bd. 10 der Ergebnisse der Anatomie und Entw.-Geschichte eine schwerwiegende Stimme zuerkannt werden muß.

damit identisch jene in Allantoidea und Anallantoidea. Die Tatsache der Existenz einer doppelten charakteristischen Unterscheidung hat unser Vertrauen in die Bedeutung dieser primären Einteilung der Vertebraten selbstverständlich bestärkt.

Demgegenüber haben wir seither erfahren, daß es schwer fallen würde, die Primaten bei den wahren Allantoidea einzureihen, indem eine freie Allantois in dieser Ordnung fehlt. Nebenbei haben wir gesehen, daß von noch höherer Bedeutung als Amnion und Allantois jene äußere embryonale Zellschicht, der Trophoblast ist, die ihrerseits eine Larvenhülle von sehr hohem Alter darstellt.

Der Trophoblast, der am deutlichsten ist bei Säugetieren, ist sehr viel schwieriger aufzufinden bei den Sauropsiden, und nur durch sorgfältige Vergleichung von all den Variationen, welche sich uns darbieten in seinen Verhältnissen zu dem embryonalen Epiblast bzw. bei Mono-, Di- und Ornithodelphia, ist er bei Reptilien und Vögeln nachzuweisen.

Deutlicher als die Verhältnisse bei den Sauropsida sind gewisse Trophoblastreminiszenzen bei vielen Amphibien, bei Dipnoi und bei Teleostomen. Sie treten während des frühen Larvenlebens hervor als eine äußere, vielfach dunkler pigmentierte und auch meistens abgeflachte Zellschicht, welche während der späteren Entwicklung verschwindet und welche in Bezug auf ihr Verhalten zu dem sonstigen Embryo sich auf eine Linie stellt mit dem Trophoblast der Säugetiere. Weder bei den Amphibien noch bei den Dipnoi oder Teleostomen beteiligt sich diese Zellschicht in irgend einer Weise an der Bildung eines Amnions oder irgend einer Fruchthülle, welche den Embryo irgendwie schützen könnte. Ihre Bedeutung als zeitweilige äußere Schicht ist jedoch unverkennbar, auch wenn man sich ihrer Beteiligung an der Bildung gewisser oberflächlicher, meistens larvaler Strukturen bewußt ist. Und wir werden gezwungen uns die Frage vorzulegen, ob wir nicht eben deswegen berechtigt wären zu sagen, daß zusammen

mit den Säugetieren und Sauropsiden auch diese Wirbeltiere herkommen von Ahnenformen, bei welchen eine vorübergehende Larvenhülle eine hervorragende Rolle spielt. Ein ähnliches Verhalten zeigen uns verschiedene Wurmklassen (*Nemertea*, *Gephyrea*), in welchen gewisse Formen sich im Besitze bestimmter Larvenhüllen befinden, welche anderen verwandten Formen abgehen.

In diesem Falle würde eine weitere Frage sein: stehen in dieser Hinsicht die Knorpelfische abseits, und wie verhält es sich mit den Cyclostomen und mit *Amphioxus*?

Über die Abwesenheit in letzterer Gattung von irgend etwas, das als äußere Larvenhülle aufzufassen wäre, kann kein ernstlicher Zweifel sein, nachdem ihre frühe Ontogenese durch eine so große Anzahl der tüchtigsten Forscher so gründlich untersucht worden ist. In Bezug auf Haie und Rochen können wir ebenso bestimmt sagen, daß keiner von denen, welche sich mit ihrer Entwicklungsgeschichte beschäftigt haben, eine einzige Tatsache ans Licht förderte, woraus zu folgern wäre, daß irgend etwas wie die Deckschicht der Teleostomen, Dipnoer oder Amphibien bei irgend welchen Knorpelfischen angetroffen wird. Wir gestehen gern ein, daß wir durch das Beispiel der Sauropsiden doppelt vorsichtig sein müssen in allen Fällen, wo die Abwesenheit einer Trophoblastschicht vielleicht nur scheinbar sein könnte. Aber im Fall der Knorpelfische sind bezüglich zahlreicher anderer Punkte ihrer vergleichenden Anatomie die Differenzen mit den höheren Vertebraten so bedeutend (wie auch oben auf S. 116 schon hervorgehoben wurde), daß es ratsam erscheint, es für die Knorpelfische als möglich zu betrachten, daß sie von Vorfahren ohne äußere Larvenhülle abstammen.

Für Cyclostomen gilt die nämliche Betrachtung, wenn es auch nicht zu leugnen ist, daß wir in dieser Gruppe Tiere vor uns haben, deren Degeneration und Regression verbunden mit Organveränderungen so weit gegangen ist, daß es vielleicht nicht unmöglich wäre, daß sie später noch

an bis jetzt unbekannte höhere Vertebratenformen angeknüpft werden könnten.

Es stellt sich also die Frage: Sind wir berechtigt, in dem Wirbeltiersystem die Trennungslinie, welche allgemein angenommen ist¹⁾ und welche die Ichthyopsida einerseits, die Sauropsida und Mammalia andererseits voneinander scheidet, anderswo hin zu verlegen? Und sind wir vielleicht genötigt, eine primäre Einteilung zu akzeptieren, welche auf der einen Seite Cyclostomata und Elasmobranchii zusammenbringt und auf die andere Seite die Teleostomi, Dipnoi, Amphibia, Sauropsida und Mammalia stellt?

Ich bin mir sehr wohl bewußt, daß ich kein Recht hätte, eine so radikale Umänderung vorzuschlagen, wenn sie nur auf jenen Argumenten fußte, welche in diesem Aufsatz in den Vordergrund getreten sind und welche darauf hinausgehen, daß die zweite Gruppe charakterisiert wird durch das mehr oder minder deutliche Hervortreten einer additionellen Larvenhülle, des Trophoblastes, während in der ersten Gruppe sich von ebensolcher Larvenhülle bis jetzt keine Spuren gezeigt haben.

Sobald wir uns nun aber tiefer in die Frage hineindenken und nachzuforschen suchen, ob nicht auch noch weitere Eigentümlichkeiten da sind, welche diese neue Trennungslinie zu verstärken vermöchten, indem sie zeigen, daß auch noch in Bezug auf andere Punkte die beiden Gruppen ebenso scharf von einander zu unterscheiden sind, so verschaffen wir der vorgeschlagenen radikalen Änderung eine breitere Unterlage.

Meiner Meinung nach gibt es sogar zwei verschiedene Tatsachenreihen, welche für die hier neu vorgeschlagene Trennungslinie sprechen.

Die erste wird dargeboten von jenen Organen, welche mit den respiratorischen Prozessen in engster Verbindung

¹⁾ Eine Ausnahme macht hier Ray Lankesters Artikel über Vertebrata in der Encyclopaedia britannica, in welcher er mit prophetischer Voraussicht diese Einteilung völlig ignoriert.

stehen und welche wir Lungen und Schwimmblase nennen. Nach Spengels ('04) und Goettes ('04) klaren Auseinandersetzungen kann es kaum mehr einem Zweifel unterliegen, daß wir berechtigt sind, alle die verschiedenen Modifikationen von Lungen und Schwimmblasen (ob letztere doppelt, ventral oder einzeln und dorsal gelagert sein mögen) als Abkömmlinge von anfänglich hinteren Kiemenspalten zu betrachten.

In diesen wurde Funktionswechsel langsam veranlaßt, wohl parallel mit vorbereitenden Schritten in der Richtung auf eine zu erwerbende terrestrische Lebensart.

Es werden nun die hier bezüglichen Strukturen angetroffen bei Teleostomen, Dipnoi, Amphibia, Sauropsida und Mammalia. Nie wurde auch nur eine (haltbare!) Andeutung ihres Vorhandenseins bei Elasmobranchii und Cyclostomen vorgefunden. Wir haben hier also eine Tatsachenvorlage, welche als bestätigendes Argument der dem Trophoblast entlehnten dienen kann, um die neue Trennungslinie annehmbar erscheinen zu lassen.

Und ich möchte die Aufmerksamkeit derjenigen, welche in der Annahme dieser neuen Trennungslinie zwischen Knorpel- und Knochenfischen noch zu zögern geneigt sind, auch noch auf eine weitere Gruppe von Betrachtungen lenken, welche meiner Ansicht nach bis jetzt noch nicht gehörig berücksichtigt worden sind.

Es betrifft folgendes. Es macht wohl niemandem Schwierigkeit, die Cetaceen als Abkömmlinge landbewohnender Säugtiere zu betrachten, noch auch die Sauropterygia und Ichthyopterygia von solchen Reptilien herzuleiten, welche bereits luftatmende Landtiere waren. Demgegenüber ist die Frage noch nicht genügend erwogen worden, ob nicht auch viele Dipnoi, Ganoidei und Teleostei terrestrische Vorfahren gehabt haben mögen? Ich gestehe, daß wir hier ein Gebiet schrankenloser Hypothesen betreten, aber andererseits soll doch auch ausdrücklich hervorgehoben werden, daß diese heuristische Annahme auf ihren Wert geprüft werden muß. Wenn wir einmal zugeben, daß

luftatmende, behaarte und milchabsondernde Vierfüßler, die zu Anfang Landtiere waren, sich nachträglich so vollständig und so gründlich in all ihren Funktionen an das Leben auf hoher See angepaßt haben, wie es die Walfische taten, wie könnten wir uns dann darüber wundern, daß im paläozoischen Zeitalter, als zum erstenmal das Leben auf dem Trocknen möglich wurde, und fremdartige amphibisch-lebende Protetrapoden das Wasser verließen und sich dem atmosphärischen Medium anpaßten, bei zahlreichen Gelegenheiten Seitenzweige von diesen frühesten Landtieren wieder zum vollen Wasserleben zurückkehrten. Sie behielten dann gewisse erbliche Kennzeichen, welche darauf hinwiesen, daß sie bereits einmal Luftatmer gewesen waren.

Bis jetzt kennen wir nur einen so lächerlich geringen Teil von all den fossilen Tieren, die in dem paläozoischen Zeitalter lebten, daß es nicht gewagt erscheint zu behaupten, daß in der Zukunft noch viele fossile Überreste ans Licht gefördert werden dürften, bei welchen diese Frage zu stellen sein wird.

Und wenn wir dieser unzähligen Reihen von Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen eingedenk sind, von welchen wir bis jetzt überhaupt nichts wissen, ist es dann unwahrscheinlich, daß in jenen früheren Epochen der Weltgeschichte dieselbe Erscheinung einer sekundären Rückkehr zum wässerigen Medium immer wieder eingetreten ist?

Wenn es mir erlaubt wäre, auf ein Beispiel hinzuweisen, so würde ich *Polypterus* wählen und fragen, ob dessen paarige und ventrale Schwimmblase nicht bereits einem völlig luftatmenden Vorfahren als effektive Doppellunge hat dienen können, und ob Klaatschs Hypothese (96) betreffs der Phylogenese des Gliedmaßenskelettes von *Polypterus* nicht einfach in der umgekehrten Reihenfolge aufzufassen wäre, so daß die zentrale Platte mit den zwei längeren Knochenröhren rechts und links nicht mit Klaatsch als ein sich im ersten Anfang befindender Carpus mit seitlich davon gelagerten Radius und Ulna zu betrachten wäre, sondern als eine Adaptation an

die wieder aufgenommene Lebensweise im Wasser von denjenigen Skeletteilen, welche bereits einem landbewohnenden Vorfahren als ein stützendes Extremitätenpaar gedient hatten.

Ähnliche Fragen könnten auch gestellt werden in Bezug auf die Dipnoi, welche in dem devonischen Zeitalter auch schon fünfzehige tetrapode Zeitgenossen gehabt zu haben scheinen, wie man aus den Fußspuren schließen darf. Sogar bei den Teleostei (*Saccobranchus* und *Anabas scandens*) sind auch heute noch evolutionäre Prozesse im Gange, welche darauf hinausgehen, eine Lebensweise im Wasser z. T. durch eine in der atmosphärischen Luft zu ersetzen.

Die Schwimmblase der Teleostier — welche, wie allgemein anerkannt wird, sich ableiten läßt aus Verhältnissen, wie sie z. B. *Polypterus* bietet, und nicht umgekehrt — zeigt uns auch noch jene eigentümliche Besonderheit, daß sie bei naheverwandten Spezies einer und derselben Gattung (*Scomber*, *Sebastes*, *Umbrina*, *Thynnus*, *Chironectes*) vorhanden sein kann, während sie bei anderen fehlt. So berichtet Stannius (Zootomic der Fische, 2. Aufl. 1854, S. 22), daß *Scomberesox Camperi* eine Schwimmblase besitzt, während eine solche bei *Scomberesox Rondeleti* fehlt. Von anderen Familien (Squamipennes, Tacnioidei, Siluridae, Cyprinidae, Clupeidae usw.) wird dasselbe erwähnt. Es scheint mir dies darauf hinzuweisen, daß wir in der Schwimmblase ein Organ vor uns haben, welches bereits auf dem Wege ist, rudimentär zu werden, was sich nebenbei daraus ableiten läßt, daß die Schwimmblase von ziemlich unwesentlicher Bedeutung ist für das Leben mancher Teleostier in ihren jetzigen Lebensverhältnissen.

Selbstverständlich ist die Tatsache, daß es eine so große Anzahl Teleostier gibt, kein haltbarer Grund um zu behaupten, daß ihr ganzer Stammbaum immer im Wasser herangewachsen ist.¹⁾

¹⁾ Während ich beim Korrigieren der Druckbogen dieses Aufsatzes bin, kommt mir Asshetons: Development of *Gymnarchus niloticus* in die Hände (Budgett Memorial Volume, 1908). Ich finde, daß die Möglichkeit eines invertierten Stamm-

Ich will nicht so weit gehen, zu sagen, daß alle Teleostomen und Dipnoi von luftatmenden terrestrischen Tetrapoden abstammen, weil das Material, worauf eine solche Folgerung zu fußen hätte, viel zu dürftig ist; aber andererseits würde ich aus demselben Grunde mich nicht für berechtigt halten, es demjenigen Naturforscher zu verbieten, der nun einmal so weit gehen möchte. Sicherlich soll man darauf achten, daß die anfänglichen acropneustischen Bedingungen, welche auf die Anpassung von hinteren Kiemenspalten an Luftrespiration gefolgt sind, nicht notwendigerweise eine terrestrische Lebensweise verlangt haben. Dennoch wird letztere gewiß dazu mitgewirkt haben können, um noch weitere Anpassungen an eine terrestrische oder vielmehr amphibische Existenz hervorzurufen.

Ich muß hier noch eines anderen Grundes Erwähnung tun, der mit demjenigen, den wir der Schwimmblase und den Lungen entlehnten, parallel geht.

Es ist eine osteologische Beweisführung, die unsere Aufmerksamkeit darauf hinlenkt, daß die gegenseitigen Verhältnisse der Verknöcherungen auf Schädel und Kiemenbogen der Teleostomen in so hohem Maße in Anzahl, Folgerung und Lage (sowie auch in Entwicklung) gleichnamigen Verknöcherungen bei Amphibia, Sauropsida und Mammalia homolog sind.

Wenn wir uns auf die vergleichende Osteologie des Kopfes beschränken, so können wir sagen, daß die Übereinstimmung äußerst suggestiv ist und daß, da doch niemand eine Deszendenz der Landtiere von Teleostiern befürwortet, diese Übereinstimmung sicher für die Möglichkeit der umgekehrten Annahme sprechen dürfte.

Diese Annahme wäre dabei so aufzufassen — wie oben

baumes der Knochenfische darin auf Gründen, welche nicht nur der Lunge und Schwimmblase entlehnt sind, diskutiert, sondern an der Hand von noch weiteren entwicklungs-geschichtlichen Absonderlichkeiten bezüglich des Gefäßsystemes und der Kiemen in 10 Paragraphen zusammengestellt wird (l. c. S. 407). Da *Gymnarchus* einer primitiven Familie von Teleostei Malacopterygii angehört, so kann es nicht Wunder nehmen, daß ich mich über eine Unterstützung freue, die mir auf so ganz verschiedenem Wege dargebracht wird.

bereits dargelegt, — daß genau abzuwägen wäre, inwieweit eine Rückkehr zum wässerigen Elemente hätte stattfinden können, vielleicht polyphyletisch und zu verschiedenen Momenten in der Erdgeschichte?

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir aus der Paläontologie die Argumente zu entlehnen haben werden, welchen entscheidendes Gewicht zukommen wird, um diese schwierigen phylogenetischen Probleme einer Lösung näher zu bringen. Nie können wir hoffen, hier mit splanchnologischen oder mit ontogenetischen Tatsachen Förderndes herbeischaffen zu können.

Jedenfalls dürfen wir erwarten, daß im Laufe der weiteren Aufdeckung von neuen, unbekanntem fossilen Resten und der Weiterbildung unserer Kenntnisse über das paläozoische Zeitalter einige dieser fossilen Funde doch wohl gewiß von Bedeutung sein werden für die hier in Rede stehende Frage.

Eine Einteilung der Vertebraten in die Superklassen der Cyclostomata, Chondrophora und Osteophora würde sich hier empfehlen. *Amphioxus* wäre noch weiter zu isolieren in die Superklasse der Cephalochordata.

Die Chondrophora würden dann die Elasmobranchier umfassen, die Osteophora all die anderen höheren Vertebraten.

Bei der weiteren Einteilung der Osteophora könnte die bestehende Gruppierung in Teleostomi, Dipnoi, Amphibia, Sauropsida und Mammalia beibehalten bleiben. Dabei sollte sorgfältig überlegt werden, ob nicht die neuesten bedeutenden Fortschritte der Paläontologie bereits dazu berechtigen, eine befriedigendere Umänderung der Klassifikation in jenen Territorien vorzunehmen, welche auf der Grenze zwischen Amphibien und Reptilien liegen; jetzt da wir guten Grund haben, zu glauben, daß die sehr scharfe Unterscheidung, welche in letzterer Zeit zwischen diesen beiden gegolten hat und die sich nach der An- oder Abwesenheit von Amnion und Allantois — als größtenteils künstlich — richtete, verwerflich erscheint.

Wenn einmal die Embryologie uns nicht länger zwingt, die Trennungslinie zwischen Amniota und Anamnia noch weiter in der Richtung des Paläozoikums zu verfolgen, so können gewisse Einzelheiten der vergleichenden Anatomie vielleicht dazu beitragen, eine neue Gruppierung vorzunehmen, wobei auch jenes andere schwer haltbare Unterscheidungsmittel, der doppelte oder einfache Occipitalcondylus, auf seinen wirklichen Wert zurückgebracht wird. Dann aber sollte der Paläontologe, der tiefer in diese Sache vorzudringen versuchen wollte, noch zwei andere Punkte im Auge behalten, welche sowohl durch diese Untersuchungen wie durch zahlreiche andere vergleichend anatomische Forschungen ans Licht gefördert worden sind. Erstens, daß die Säugetiermerkmale uns zurückführen zu einem Punkte — wie es 1900 noch besonders von Fürbringer hervorgehoben wurde —, wo eine Vergleichung mit den niedrigsten Amphibien mehr der Sache entspricht, als eine mit den mehr spezialisierten Reptilien. Und zweitens, daß die Ornithodelphia zu betrachten wären als eine selbständige Klasse, die jetzt nur noch klein ist, aber früher vielleicht viel ausgedehnter (Multituberculata) war. In ihr finden sich Sauropsiden- und Säugetiercharaktere ganz eigentümlich vereinigt, aber sie nahmen nie eine Stellung ein in der direkten Abstammungslinie der Mono- und Didelphia.¹⁾ Diese letzteren

¹⁾ Ich möchte hier Bezug nehmen auf einen Passus in Wortmans interessantem Aufsatz (1903) über den Ursprung der Mammalia (l. c. S. 429). Er sagt: „Im frühen Mesozoicum erschienen kleine säugetierähnliche Formen, welche weit verbreitet waren sowohl über die nördliche als über die südliche Hemisphäre. Vertreter dieser Arten werden noch angetroffen während der ganzen Kreideperiode, um in den frühen Perioden des Tertiärs endlich zu verschwinden . . . Viele von ihnen sind in die Gruppe der Multituberculata zusammengebracht worden, welche zweifellos ihre nächsten lebenden Verwandten in dem australischen Schnabeltier finden . . . In einem Fall kennen wir einen ziemlich wohl erhaltenen Schädel (*Tritylodon*) aus der Karooformation in Südafrika. Die Zähne dieser Art sehen denjenigen von manchen Typen aus der nördlichen Hemisphäre außerordentlich ähnlich, und bis jetzt sind sie in diese Gruppe eingereiht. Seeley hat gezeigt, daß der Schädelbau so viele reptilienähnliche Charaktere darbietet, daß er die Form bei den Reptilien unterbringt. Hat er darin Recht, dann ist es überaus wahrscheinlich, so lange wir keine Tatsache kennen, welche das Gegenteil beweist — daß alle Multituberculata ebensogut Reptil wie Säugetier waren. Es ist sogar auf den ersten Blick nicht leicht zu sagen, auf

endlich können als ein sehr spezialisierter Seitenzweig von solchen Ahnen betrachtet werden, die bereits plazentale Monodelphia waren. Die Säugetiere s. str. sollen also nicht in drei Stämme aufgelöst werden, sondern umfassen tatsächlich nur einen. Von letzteren werden die Paläontologen die genaue Reihenfolge durch die darauffolgenden geologischen Epochen hindurch sorgfältig festzustellen haben, wobei sich ergeben wird, daß sie sich weit in die Steinkohlenformation, ja vielleicht sogar noch in frühere geologische Zeitalter hinein verfolgen lassen, gleichzeitig mit dem ersten Hervortreten von luftatmenden Wirbeltieren von protetrapodem Bau.

Die weitere Einteilung dieser Monodelphia in natürliche Ordnungen wird eben darum an Interesse gewinnen, weil sie uns näher heranbringt an die Stammesgeschichte des Menschen; sie stellt eines jener Probleme dar, welche den menschlichen Geist nie in Ruhe lassen werden. Hier sollten vergleichende Anatomie, Embryologie und Paläontologie in noch intensiverem Maße zusammenwirken, als dies bis jetzt der Fall war. Erst in letzter Zeit — und zwar in erster Linie dank den Bemühungen amerikanischer Paläontologen — wird dies getan und mit der Verwirklichung ein Anfang gemacht.

Auch hier sollte aber eine breite und moderne Auffassung eintreten. Und obschon wir anerkennen, daß nur von den rezenten Säugetieren die Entwicklungsgeschichte sich verfolgen läßt, und daß nicht die geringste Chance dafür besteht, jemals über positive Tatsachen betreffs der Embryologie fossiler

welche Seite der Linie die lebenden Monotremen zu stellen sind. Es ist kaum zu bezweifeln, daß diese alten fossilen Typen, wenn wir sie erst besser kennen, alle denkbaren Übergänge zwischen diesen zwei großen Abteilungen der Vertebraten darbieten werden.“

Dies nun ist eben der Punkt, für welchen ich zu wiederholten Malen ('95, '02) eingetreten bin, daß nämlich die rezenten Ornithodelphia einen der zahlreichen Ausläufer repräsentieren, in welche die protetrapoden Ahnenformen sich geteilt haben, als sie sich einmal an das Leben auf dem Trocknen sowie an Luftatmen anzupassen angefangen hatten. Die Stämme, welche vivipar geblieben sind, werden noch durch die jetzt lebenden höheren Mammalia vertreten; diejenigen, welche vivipar wurden, haben die Ornithodelphia hervorgehen lassen, und noch weiter absichts sind daraus die zahlreichen Reptilien hervorgegangen. Letztere haben nie vivipare Abkömmlinge hervorgebracht.

Gruppen verfügen zu können, so sollte es nichtsdestoweniger als feststehend betrachtet werden, daß, wenn einmal die Ontogenese aller Säugetiergattungen bekannt sein wird — und dies Ziel sollte ohne Zögern angestrebt werden —, wir dann in jenen Tatsachen Hinweise von äußerster Feinheit besitzen werden zur genauen Feststellung zahlreicher Verwandtschaftsgrade. Die Einzelheiten der Ontogenese und der Plazentation werden sich als ein äußerst subtiles Instrument erweisen (wie das bereits in dem Fall der Primaten bewiesen ist), durch welche bedeutende Abweichungen im äußeren Habitus werden ausgeglichen werden können und somit wichtige Verallgemeinerungen zu erreichen sind.¹⁾

Zahlreiche Anatomen verschiedener Nationalität haben bereits wiederholt, was ich vor mehr als zehn Jahren hervorzuheben gewagt habe, daß nämlich unter den Säugetieren die Primaten tatsächlich viele recht primitive Charaktere beibehalten haben. Ja, sie gehen sogar weiter und behaupten, daß innerhalb der Primaten wieder das nämliche gilt, sodaß der Mensch in verschiedener Hinsicht seinerseits in gewissen Punkten wieder primitiveren Bau verrät als die anderen Primaten. Selbstverständlich mit dieser einen weittragenden Reserve, daß demgegenüber die Spezialisierung des Menschen in Bezug auf a) Entwicklung des Gehirns (Blutversorgung mit eingerechnet) und dessen Leistungen, b) Anpassung der vorderen Extremitäten (speziell der Hand) an die allerverschiedensten Mög-

¹⁾ Ich darf hier noch einmal wiederholen, was ich bereits an anderer Stelle hervorhob, daß nämlich die Plazentation ein so delikates Reagens ist, wohl weil das ganze Phänomen so bedeutend viel später als die anderen Prozesse oder Strukturen der Vertebratenorganisation auftrat. Dieses verhältnismäßig jugendliche Alter muß gewiß dazu beitragen, kleine Differenzen noch festzuhalten, welche in älteren Organen während der längeren Zeitdauer bereits wieder verwischt sind. Andererseits müssen die Eigentümlichkeiten der ganz jungen Keimblase zweifellos von ganz außerordentlicher Wichtigkeit sein, eben weil sie in einem so ganz frühen Entwicklungsstadium bereits auftreten. Die verschiedenen charakteristischen Einzelheiten dieser jungen Stadien müssen gerade für die Feststellung hereditärer Affinitäten in der einen oder der anderen Richtung schon deswegen von großer Bedeutung sein, weil sie selbstverständlich weniger als irgendwelche andere Eigentümlichkeiten beeinflusst werden von solchen äußeren Umständen, die in den Organen der erwachsenen Tiere Anpassungen hervorrufen.

lichkeiten, c) Anpassung von Larynx und Zunge an die artikulierte Sprache, in Bedeutung ganz außer Vergleich steht mit irgend einer anderen Reihe von Spezialisierungen, die doch sonst so zahlreich sind in den verschiedenen Ordnungen der Säugetiere.

Die Ordnung der Insektivoren wird aufgelöst werden müssen. Recht viele der kleinen fossilen Säugetiere, die gewiß noch später aufgefunden werden, sollten sorgfältig darauf geprüft werden, mit welcher der verschiedenen Ordnungen, in welche die jetzigen Insektivoren zu teilen wären, ihre Verwandtschaften am hervorragendsten sind. Wortman hat bereits vorgeschlagen, die bis jetzt als Primaten betrachteten Hyposodidae bei den Insektivoren einzureihen.

Daneben wird *Tarsius* definitiv von den Lemuren getrennt werden müssen, wie sowohl ich selbst ('96, '99, '02) wie Wortman ('03, '04, p. 167) es vorgeschlagen haben. Wortman bringt *Tarsius* mit Affen und Mensch zusammen in die Unterordnung der Anthropoiden, welche von jener der Lemuren — abgesehen von den oben besprochenen, der Keimblase und der Plazenta entlehnten Merkmale — sich unterscheidet durch die Einrichtung der entocarotiden Zirkulation, die bei den Lemuren sich jener der Insektivoren bedeutend enger anschließt.

Wortmans weitere Einteilung seiner Unterordnung der Anthropeida in drei Superfamilien ist folgende:

- a) Arctopithecini, welche die einzige Familie der Hapalidae umfaßt.
- b) Palaeopithecini, worin neben *Anaptomorphus* und *Tarsius* auch noch *Necrolemur* und (vielleicht) *Microchoerus* zusammengebracht werden.
- c) Neopithecini, mit den Menschen und den lebenden Affen, sowie der fossilen Familie der Adapidae.

Diese Einteilung stimmt völlig überein mit dem, wofür ich seit meinem Aufsätze in Gegenbaurs Festschrift ('96) eingetreten bin, und hat somit mein volles Einverständnis.

Dahingegen muß ich Wortman gegenüberreten, wenn

er sagt (l. c. S. 163), er betrachte „die Primaten als eine ganz natürliche und homogene Ordnung, welche Lemuren, Affen, Anthropoiden und sogar den Menschen einschließt“. Ich betrachte seine Unterordnung der Anthropoiden, welche oben erwähnt und in seiner Arbeit ('03) ausführlich besprochen wurde, als eine vollständig berechnete Ordnung, die den aus alter Zeit stammenden Namen *Primates* beibehalten sollte. Die zwei anderen Unterordnungen, die Wortman mit seinen *Anthropoidea* zusammenbringt, nämlich die *Lemuridea* und *Chiromyoidea*, sollten als Unterordnungen der selbständigen Ordnung der *Lemures* aufgefaßt werden. Ich werde diesen Punkt noch etwas ausführlicher besprechen, und zwar mit Bezug auf das in früheren Kapiteln Angeführte.

Chiromys madagascariensis hat eine typische diffuse Plazenta, von welcher ich hier (Fig. 175) eine unter meiner Leitung ausgeführte Abbildung gebe nach einem *Chiromys*-Fötus des British Museums, welcher mir zu diesem Zweck von den Trustees des Museums freundlichst geliehen worden ist. Diese Plazenta, welche (wie auf S. 160 besprochen wurde) kaum den Namen Plazenta verdient, stimmt mit dem massive Zotten tragenden Diplotrophoblast von *Nycticebus* (Fig. 173) in jeder Hinsicht überein, und ich zweifle nicht, daß auch das Verhältnis zwischen Diplotrophoblast und Allantois usw. bei *Chiromys* dasselbe sein wird wie bei *Nycticebus* (Fig. 157). Somit stände Wortmans Vorschlag, die beiden Unterordnungen der *Chiromyoidea* und der *Lemuroidea* in nähere Verbindung miteinander zu bringen, nichts im Wege. Der Name für die Ordnung, welche die beiden umschließen würde, sollte also, wie oben dargelegt wurde, *Lemures* heißen. Neben die rezenten *Chiromys madagascariensis* stellt Wortman die Familiengattungen *Mixodectes*, *Cynodontomys*, *Microsyops*, *Smilodectes* und *Metachiromys*. Bei allen diesen hat das Gebiß jene Nagerähnlichkeit erhalten, welche für das rezente Genus so kennzeichnend ist. Wortmans Ansichten scheinen mir zutreffender als jene Osborns, welcher letzterer die sechs fossilen amerikanischen Gattungen in eine Unterord-

nung der Nagetiere zusammenbringen will und dafür den Namen *Proglires* vorschlägt. Wortman behauptet, daß die Skelettdetails — soweit bekannt — dieselben Primatenähnlichkeiten mit ebensogroßer Deutlichkeit aufweisen, wie es das *Chiromys*-Skelett tut. Und in Bezug auf die Modifikation der Schneidezähne — welche in der Madagaskarart vollendet ist — finden wir diese in den amerikanischen Gattungen fortschreitend, aber noch unvollendet. Wortman fügt noch hinzu, „daß dies die einzigen Repräsentanten der Primaten sind, in welchen die geringste Andeutung einer solchen Modifikation auftritt. Die Möglichkeit, daß eine so hervortretende und eingreifende Modifikation in derselben Ordnung zweimal unabhängig hätte auftreten können, ist so sehr ausgeschlossen, daß hieran nicht im Ernst zu denken wäre.“ Die Gruppe ist prätertiären Ursprungs, da schon *Mixodectes*, der älteste Vertreter, hochgradig modifiziert ist in der zweiten Stufe des unteren Eocäns.

Die Lemuroidea, welche mit den Chiromyoidea zu vereinigen wären in der Ordnung der Lemures, werden durch Wortman folgendermaßen charakterisiert: „Extremitäten verlängert, Greifhände und -Füße, an Baumleben angepaßt; Schneidezähne im Unterkiefer klein, kammartig gefurcht und vorwärts gebogen, vorderer unterer Prämolare sehr allgemein vergrößert und als Caninus funktionierend; der Entocarotiskanal durchbohrt das Petrotypanicum nicht; Jugale und Lacrymale sehr allgemein in Berührung am vorderen Rande der Orbita; vierter Finger der Vorderextremität der längste der Reihe.“

Er fügt noch hinzu: „Einige neigen dahin, die genetische Verwandtschaft sowohl dieser Gruppen wie der Chiromyoidea mit den wahren Affen zu verneinen, und erheben sie zu einer getrennten und unabhängigen Ordnung. Dies ist aber unbedingt falsch.“ Nachdem er sodann noch eine Seite der inneren Anatomie und der Plazentation widmet, schließt Wortman: „Es scheint bei weitem am empfehlenswertesten, im großen Ganzen, wenn nicht völlig, nur die osteo-

logische Beweisführung für unsere Schlußfolgerungen bezüglich der Verwandtschaften sowie der Evolution der verschiedenen Säugetiergruppen gelten zu lassen.“ Schließlich schiebt er die Einwürfe, welche ich gegen eine Vereinigung von Lemuren und Primaten in eine einzige Ordnung geltend gemacht habe, leichten Sinnes bei Seite.

Wenn ich hier noch einmal die Stellung, welche ich in Bezug auf diese Frage vor zwölf Jahren ('96) eingenommen habe, zu verteidigen unternehme, so darf ich wohl zunächst hervorheben, daß letzteres Zitat — wenn auch die darin vorgeführte Auffassung vom rein paläontologischen Standpunkt aus begründlich erscheinen mag — dennoch in diesem Spezialfall gar nicht zutrifft.

Nur selten sind so wichtige Unterschiede in Bezug auf innere Anatomie festgestellt worden, wie es mit den beiden Unterordnungen der Lemuren einerseits, *Tarsius*, Affen und Mensch andererseits, geschehen ist.

Es scheint, daß Wortman diese Unterschiede nur teilweise verstanden hat, denn er schreibt: „Es ist schwer bestimmbar, welcher Wert bei der Feststellung von Verwandtschaften der Plazentation beizulegen ist.“ In den vorigen Kapiteln wurde zu wiederholten Malen nachgewiesen — wie ich das auch bereits getan hatte, bevor Wortman seine Arbeit veröffentlicht hatte —, daß gewiß nicht nur auf Grund von Argumenten, welche der Plazentation entlehnt sind, die Lemuren und die Primaten getrennt gehalten werden sollten, obgleich die Plazenta als solche in den beiden Fällen unzweifelhaft einschneidende Unterschiede aufweist. Aber nebenbei besteht eine so weitgehende Verschiedenheit in der Entstehungsweise der Keimblase, ist der Anteil des Entoderms und des Mesoderms an der Bekleidung der inneren Trophoblastwand so verschieden und die Art der Vaskularisation des Diplotrophoblastes unter Beibehaltung des sogenannten Haftstiels bei den Primaten eine so eigenartige und so gründlich verschieden von dem, was uns die Lemuren bieten, und neben-

bei wieder so unverkennbar homolog, wenn wir die weit auseinanderstehenden Gattungen *Tarsius* und *Homo* vergleichen, daß wir offen gestehen müssen, daß wir hier — wenn überhaupt jemals — einen Fall haben, in welchem diese Einzelheiten der inneren Anatomie, wie sie von der Ontogenie uns vorgeführt werden, sehr schwer wiegen müssen.

Wortman hat diesen äußerst wichtigen Verschiedenheiten der frühen Keimblasen nicht die geringste Aufmerksamkeit geschenkt, während er — wie wir es auf S. 219 nachwiesen — es mit den placentaren Unterschieden leicht nimmt. Er geht sogar so weit, folgendes zu behaupten (l. c. p. 403): „Während es wohl wahr sein mag, daß diese Charaktere (welche der Anatomie der Weichteile entnommen sind) einen bedeutenden Unterschied zwischen jetzt lebenden Affen und Lemuren darstellen, so muß doch sehr daran gedacht werden, ob nicht diese Unterschiede auf sehr geringe zusammenschrumpfen oder sogar gänzlich verschwinden würden, wenn wir einen cocänen Affen zum Vergleich herbeiziehen könnten.“ Mir erscheint dieses Raisonnement äußerst schwach. Wir haben eben einen cocänen Affen, um ihn mit *Tarsius* zu vergleichen, nämlich *Anaptomorphus*. Auf S. 213 einer seiner anderen Publikationen ('04) zählt Wortman (welcher die beiden in dieselbe Unterordnung wie Affe und Mensch zusammenbringt) 11 Vergleichungspunkte zwischen *Tarsius* und *Anaptomorphus* auf und zwar in Bezug auf: 1. Größe; 2. Entwicklung des Gehirns; 3. Beziehungen zwischen Gehirn und Foramen magnum; 4. Abwesenheit einer Sagittalcrista; 5. verkürztes Gesicht und großen Orbitae; 6. Lage des inneren Carotiskanals; 7. Zahnbildung; 8. Bau von Molaren und Praemolaren; 9. Form der Bulla; 10. Lacrymalknochen und Foramen lacrymale; 11. Beziehungen zwischen Lacrymal- und Jugalknochen.

Wo nun diese zahlreichen Punkte der Übereinstimmung existieren, da wäre es ganz unlogisch anzunehmen — ohne sehr starke positive Beweisgründe —, daß Keimblase und Plazenta

des eocänen *Anaptomorphus*, wenn in direkten Vergleich gebracht mit jenen des rezenten *Tarsius*, auf einmal so weit auseinandergehen, wie es diejenigen eines wahren Lemuren wie *Nycticebus* von jenen des *Tarsius* tun. Und doch will Wortman uns dies glauben lassen. Außerdem wäre damit in keinerlei Richtung viel gewonnen, weil wir doch nicht im Stande sind, die Einrichtungen bei *Tarsius* abzuleiten von dem, was wir bei *Nycticebus* finden.

Somit überzeugen uns sowohl die Tatsachen wie die Beweisführung, welche sich darauf basieren läßt, daß es ganz außerordentlich wahrscheinlich ist, daß bereits im Eocän jene fundamentalen ontogenetischen Verschiedenheiten bestanden haben zwischen Primaten — wie letztere durch *Anaptomorphus* vertreten waren — und den zu jener Zeit existierenden Lemuren; ebensolche Differenzen, wie wir sie jetzt konstatieren zwischen *Tarsius* und den rezenten Lemuren, Ungulaten usw.

Ich glaube, daß ich in den vorhergehenden Kapiteln meine Berechtigung festgestellt habe, zu verlangen, daß alle Daten, über welche wir verfügen — sowohl die osteologischen wie die ontogenetischen —, ins Feld geführt werden sollten bei jedem Versuch, die Affinitäten der Mammalia festzustellen. Daß es sehr viele Fälle geben wird und zwar bei ausschließlich fossilen Gruppen, wo wir nur die osteologischen Charaktere werden heranziehen können, ist selbstverständlich. Und dennoch bleibt es wohl unser aller Überzeugung, daß, wenn wir auch in jenen Fällen noch außerdem ontogenetisches Beweismaterial zur Verfügung hätten, unsere Schlußfolgerungen nur noch um so vertrauenswürdiger sein würden.

In dem Fall der Primaten ist es noch aus besonderen Gründen notwendig, darauf zu bestehen, daß die ontogenetischen Einzelheiten in ihrem vollen Gewicht mitzählen sollten. Erstens, weil eine sorgfältige Prüfung dieses Details uns klar zeigt, daß der Mensch, die Affen und *Tarsius* im Besitze ihres Haftstieles primitiver sind als die Lemuren mit ihrer freien Allantois, wenn auch bis jetzt allgemein geglaubt wurde, daß die Plazentation der letzteren primitiver wäre. Im fünften Kapitel wurde

der Versuch gemacht, diesen Streitpunkt in das richtige Licht zu stellen. Und zweitens ist die Berücksichtigung dieser Einzelheiten erforderlich, weil die osteologischen Charaktere solcher Art zu sein scheinen, daß sie den meisten Paläontologen als ein vollkommen gradueller Übergang vom lemuroiden zum anthropoiden Typus genügen.

Die Tatsachen der Ontogenie sollten sie jedoch zwingen, nach weiteren Unterscheidungscharakteren auszuschaun, welche es möglich machen würden, die Anthropoidea noch außerdem unterscheiden zu können (in den älteren Formationen) von jenen Formen, die zu den jetzigen Lemuren hinübergeführt haben. Wie wir sahen, sind die Anthropoiden bereits im Eocän durch *Anaptomorphus* vertreten, und es liegt kein Grund vor anzunehmen, daß seine Keimblase nicht ebenso sehr jener von *Tarsius* ähnlich gesehen habe, wie es seine odontologischen und osteologischen Charaktere tun. Daß Wortman die Adapidae mit den Primaten s. str. zusammenbringt und sie nicht als eigene Unterordnung anerkennt, sondern sie in eine Familie zusammenbringt von gleicher Bedeutung wie die Cebidae, Cercopithecidae, Simidae und Hominidae, ist ein sehr wichtiger Schritt, dessen Berechtigung besser von sachverständigen Palaeontologen zu beurteilen wäre als von mir. Hat aber Wortman recht, wenn er in dieser Weise die Adapidae von den Lemuridae, Nesopithecidae¹⁾ und Megaladapidae, welche

¹⁾ Nesopithecus von Forsyth Major ist in dieser Hinsicht ein lehrreiches Beispiel. Aus der außerordentlich hohen Entwicklung des Schädels, sowie aus den zahlreichen Ähnlichkeiten mit den höheren Affen hat Dr. Forsyth Major sich zu schließen berechtigt gefühlt, daß Nesopithecus ein Anthropoide war. Lydekker zog es vor, ihn als einen hoch entwickelten Lemuriden zu betrachten. Wortman ist ihm darin gefolgt, nachdem er sowohl die Major'schen sowie die Lydekker'schen Argumente sorgfältig gegeneinander abgewogen hatte, und hat darauf seine oben erwähnte Superfamilie der Nesopithecidae aufgestellt. Nun bin ich überzeugt, daß die ontogenetischen Details von Nesopithecus diese Angelegenheit vollständig zu lösen erlaubt haben würden. Wie die Sache liegt, will es mir scheinen, daß ein definitives Urteil aufgeschoben werden muß, bis wir über ein vollständiges Skelett — wo dieses nun auch aufgefunden werden möge — verfügen, und dies mit größter Sorgfalt studiert worden ist.

Inzwischen sollten wir sowohl in diesem Fall wie in anderen von ebenso schwieriger und wichtiger Natur unser Urteil in der Schwebe lassen, wenn ich auch in dem vorliegenden Falle dazu neigen möchte, mich der Lydekker'schen Ansicht anzuschließen.

die Superfamilien seiner Lemuridae bilden, trennt; dann werden er und andere die Abstammungslinie nach unten zu verfolgen haben, durch welche einerseits diese letztgenannten Familien, andererseits die Primaten (inklusive Adapidae wie oben erwähnt) verbunden sind mit den früheren Säugetieren des Mesozoicums. In jenen Zwischenformen mag der einschneidende Unterschied, wie ihn die Ontogenie zwischen beiden demonstriert, eventuell geringer gewesen sein, es muß aber danach gestrebt werden, einen Weg zu finden, um sie aus osteologischen Details ablesen zu können. Vielleicht wird sich die Frage als allzu schwierig herausstellen, aber auch dann werden wir noch keineswegs berechtigt sein, Wortman zu folgen, wenn er behauptet, ausschließlich auf osteologische Kennzeichen Wert legen zu wollen und wenn er ontogenetisches Beweismaterial auch da, wo es existiert, nicht gelten lassen will, bloß weil es in so vielen Fällen nicht vorliegt oder vielmehr, weil es nie mehr herbeigeschafft werden kann, um das, was wir der Osteologie verdanken, zu unterstützen.

Schließlich muß ich noch Bezug nehmen auf ein Zitat, das Wortman heranzieht aus Flower und Lydekkers „Mammals Living and Extinct“. Wortman ist gewiß vollkommen berechtigt (l. c. '03, S. 403), wenn er seinem Leser die Überzeugung beibringen will, daß der Wert des deciduat und nicht deciduat Plazentartypus überschätzt worden ist. Nicht nur das, sondern es sind unter den sogenannten deciduat Plazentaliern solche aufgefunden worden (Hubrecht, Hill), bei welchen die Plazenta anstatt als deciduat sogar als contradciduat bezeichnet zu werden verdiente, und zwar in dem Sinne, daß kein mütterliches Gewebe nach dem Partus ausgetrieben wird, sondern daß embryonales Gewebe einem Prozeß der Resorption seitens der Mutter unterliegt.

Somit will ich nicht leugnen, daß der Wert, den wir gewissen Einzelheiten in der Plazentation und in dem Puerperium der Säugetiere zuschreiben, noch in demselben Maße variiert, wie unser Wissen bezüglich jener Details kleiner oder größer

ist. Ich kann dabei aber nicht übersehen, daß sogar Flower und Lydekker in dem nämlichen Zitat behaupten, daß „die Charaktere und Besonderheiten der fötalen Bildungen, besonders wenn sie einmal in großer Vollständigkeit bekannt sein werden, eine sehr wertvolle Hilfe darstellen werden beim Studium der natürlichen Verwandtschaften und der Phylogenie der Säugetiere“.

Auf Seite 215 habe ich den Gedanken entwickelt, daß in gewissen Fällen „die Charaktere und Besonderheiten der fötalen Bildungen“ sich sogar als ein delikates und zugleich kräftiges analytisches Reagens herausstellen werden. Und ich muß nachdrücklich wiederholen, daß der Fall der ordinalen Trennung von Lemuren und Primaten eben von weittragender Bedeutung ist, und daß, so sehr auch beim jetzigen Stande unserer Kenntnisse die Paläontologen darunter zu leiden haben mögen, wir dennoch auf keinen Fall den Vorschlag einer so eminenten Autorität wie Wortman gutheißen oder akzeptieren dürfen. Im Gegenteil müssen wir daran festhalten:

1. die beiden Ordnungen der Primaten und der Lemuren fortan getrennt aufrecht zu erhalten und

2. all unseren Scharfsinn und unseren Fleiß in Anwendung zu bringen um — wenn neue fossile Funde vorliegen — solche Formen, die zu der einen, und solche, die zu der anderen jener beiden Ordnungen gehören, durch osteologische Details auseinander zu halten. Diejenigen Funde, welche nur aus Zähnen oder Zähnen und Schädel bestehen, werden jedoch oft auf falsche Fährte führen können, und nur vollständigen Skeletten wäre da volle Beweiskraft zuzuerkennen.

Diese Notwendigkeit, mit neuen und höheren Anforderungen entsprechenden Methoden den fossilen Überresten entgegenzutreten, findet natürlicherweise in erster Linie ihre Anwendung auf Primaten und Lemuren, weil wir aus den in den vorigen Kapiteln besprochenen Tatsachen haben folgern müssen, daß die Primaten, noch mehr als es Huxley ('81) für die Insektivoren erwartet hat, betrachtet werden müssen als die die mehr primitiven Typen der Säugetiere enthaltende

Ordnung. Und so ist es selbstverständlich, daß sie und ihre nächsten Verwandten nur mit viel größerer Mühe auseinandergehalten werden können als die anderen Säugetiere, welche, wenn sie auch in einiger Hinsicht archaisch sein mögen, doch in wieder anderen weit spezialisiert geworden sind, wie wir das bei vielen der älteren Condylarthra, Ungulata und Creodonta wahrnehmen.

In seiner beachtenswerten Besprechung des Ursprungs der Primaten ('03, p. 419—436) teilt Wortman diese Ansicht, indem er nämlich sagt: „Es ist wahr, daß die Insektivoren einen Typus der Gehirnzirkulation vertreten, welcher leicht in jenen der Anthropoidea hätte übergehen können durch Wegfallen und Verschwinden des stapediale Zweiges der Arteria entocarotidea; dieser Charakter jedoch wird geteilt von den Rodentia und möglicherweise ebenfalls von anderen Gruppen. Hingegen bilden sie keinen Typus der Cerebralzirkulation, aus welchem jene der Lemuriden hätte abgeleitet werden können“ (l. c. S. 436).

Wir haben hier ein recht lehrreiches Beispiel jener Differentialbehandlung der allerdelikatesten Kennzeichen, die an der Schädelbasis von fossilen Säugetieren sichtbar sind, durch welche nun eben ihre Einteilung in Ordnungen mitbestimmt wird. Nun bin ich gerade für eine solche subtile und delikate Untersuchungsweise in den vorliegenden Seiten eingetreten. Das Beispiel ist auch weiter noch lehrreich, weil es uns Punkte der Übereinstimmung in angiologischen und osteologischen Details vorführt zwischen Insektivoren, Rodentia und Primaten s. str., wie wir eben zwischen all diesen primitiven Ordnungen so viele Vergleichungspunkte in Bezug auf Plazenta, Keimblase usw. besprochen haben. Nichtsdestoweniger leugnet Wortman einen gleichen Grad von direkter Vergleichbarkeit in diesem nämlichen Punkte zwischen Insektivoren und Lemuren (siehe auch noch l. c. p. 167), welche, wie er sagt, „genügend unterschieden sind, um brauchbare diagnostische Charaktere zu liefern.“ Wir haben nun aber gesehen, daß auch in Bezug auf ihre eigentümliche Plazentation (welche, wie oben gesagt,

nicht notwendigerweise primitiv ist, wie bis jetzt immer angenommen wurde) die Lemuren bedeutend verschieden sind von den Rodentia, Insektivoren und Primaten, während sie eine große Übereinstimmung zeigen mit Perissodactyla, Artiodactyla (*Equus, Sus, Tapirus*) u. a. Auf diesen Punkt sollten die Paläontologen versuchen ganz besonders acht zu geben. Sie würden uns dann zu einem Schlüssel verhelfen, durch welchen wir den früheren mesozoischen Stammbaum der Ungulaten und Lemuren von jenem der Primaten, Insektivoren und Nager zu differenzieren vermöchten, und sie würden in der Weise mitwirken, ihr eigenes Zutrauen in den Wert ontogenetischer Charaktere für die Lösung von klassifikatorischen Problemen wiederherzustellen.

Schließlich will ich die letzten Sätze von Wortmans so äußerst anregender eben zitiertes Arbeit hier wiedergeben, in welcher er die Schwierigkeiten betont — und ich bin da völlig mit ihm einverstanden —, welche sich einer Ableitung der Primaten von den Insektivoren in den Weg stellen. Er sagt: „Die größte bis jetzt bekannte Schwierigkeit, welche uns verhindern würde, die Primaten von irgend einer Form oder Formen von bis jetzt bekannten Insektivoren herzuleiten, besteht in der totalen Abwesenheit des Greifvermögens in Hand oder Fuß. Welche Gruppe wir auch als ancestral für die Primaten betrachten mögen, sie müßte notwendigerweise irgendwelche deutliche Annäherung an diesen Zustand zeigen, da der Besitz dieser Eigentümlichkeit eine der Hauptbedingungen von fundamentaler Wichtigkeit bildet . . . Mit der einzigen Ausnahme des *Lophiomys* unter den Nagetieren werden unter den lebenden Säugetieren nur noch Greifextremitäten angetroffen unter den Marsupialia, und das Beweismaterial weist aufs Deutlichste auf die Tatsache hin, daß alle — sogar diejenigen, welche hochmodifizierte Gliedmaßen für rasche terristische Vorwärtsbewegung (wie die Känguruhs) besitzen — von Vorfahren abstammen, welche Greifhände und -füße besaßen. Es liegt somit nicht außerhalb der Grenzen der erlaubten Erwartung, anzu-

nehmen, daß es eine sehr bedeutende Gruppe alter Metatherien gegeben hat, welche während der Kreideperiode innerhalb des Polarkreises lebten und welche sich bereits einem Baumleben angepaßt hatten. Wenn eine solche Gruppe tatsächlich bestanden hat, so ist es weit wahrscheinlicher, daß die Primaten sich hiervon herleiten lassen, als von den Insektivoren oder von irgend welchen noch jetzt lebenden Ordnungen.“

Nun tritt das Greifvermögen von Hand und Fuß, welches den Insektivoren, so weit wir wissen, fehlt, wieder auf, wenigstens in der Form eines opponierbaren Daumens bei gewissen Amphibien, und sogar bei dem nur durch Fußspuren bekannten fossilen Amphibium *Chirotherium*, welchem dieses Unterscheidungsmerkmal der Primaten zugesprochen wird. Hier finden wir also wiederum eine Andeutung, daß, wo wir versuchen den Abstand zwischen niedrigsten Tetrapoden und Primaten zu überbrücken, der Weg uns eher über einen amphibienähnlichen Vorfahren als über reptilien-insektivore Übergangsformen führt.

Wir kommen jetzt zu dem Schlußparagraphen dieses Kapitels, in welchem wir der Fortsetzung des Vertebraten-(Chordaten)-Stammbaumes inmitten der invertebraten Phyla unsere Aufmerksamkeit schenken wollen. Bei einer früheren Gelegenheit ('05 A) habe ich mich über diesen Punkt ausgesprochen, möchte aber hier noch einmal meine Ansicht wiederholen.

Der schematische Typus für einen Vertreter des Phylums der Vertebraten ist ein bilateral symmetrisches, segmentiertes, cölomatisches Tier, mit dem Darm unter, dem Zentralnervensystem über einer axialen Chorda. Indem ich mich Sedgwick anschließe in dem Vorschlag, diesen Typus von einem verlängerten, aktinienartigen, aber freischwimmenden Ausgangspunkte abzuleiten, habe ich ein Schema konstruiert, das ich hier wiedergebe (Fig. 56) und in welchem ich den circumoralen Nervenring des aktinienähnlichen Vorfahren mir in das Zentralnervensystem umgewandelt denke, das Stomodaeum zur Chorda entwickelt mir vorstelle, während das

Coelom aus den peripheren Teilen des Coelenteron hervorgegangen ist. Der ursprüngliche, aktinienartige dorsale Mundschlitz (selbst eine Weiterdifferenzierung dessen, was einmal der Blastoporus der Gastrularlarve war) wird nur noch vorübergehend während der Vertebratenontogenie wieder hervorgerufen durch jene Kommunikation zwischen Außenwelt und Enteron, welche nach hinten vorschreitet und die zwei Hälften der konkreszierenden Chorda teilt. Anus und vorderer Neuroporus mögen zwei Überreste dieses Schlitzes sein; der Vertebratenmund ist eine Neubildung, wie es auch die Kiemenspalten und die Coelomoporen sind. Inwieweit Öffnungen in der seitlichen

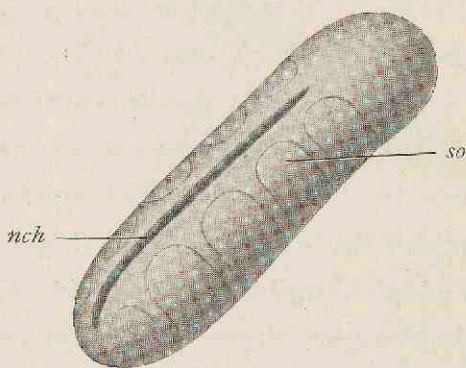


Fig. 186. Schema eines vermactinialen Stadiums in der Vertebratenphylogese; die Chorda *nch* entwickelt sich aus dem Stomodaeum, die Coelomtaschen *so* werden vom Enteron abgespalten (nach Hubrecht '05).

Leibeswand, durch welche bei gewissen lebenden Aktinien das Coelenteron mit der Außenwelt zusammenhängt, noch zu derselben Kategorie gehören wie die eben erwähnten Öffnungen, kann im Moment keine definitive Entscheidung finden. Ebenso wenig können wir wissen, wieviel Coelomtaschen im Anfang da waren, auch nicht, wie die Metamerie schließlich zunahm, nachdem das Gastrulastadium durchlaufen war, und die Erscheinungen von Kephalogenese und Notogenese ans Licht getreten waren.

Die Andeutungen der Möglichkeit einer eventuellen Vergleichung der larvalen Coelomtaschen, wie sie Bateson bei *Balanoglossus* beschrieben hat ('86), mit dem, was wir von der Coelomogenese der Vertebraten wissen, gehören gegenwärtig noch zu den allerschwächsten und sind zu schwach, um sie hier noch weiter zu besprechen.

Die Anwesenheit einer äußeren larvalen Schicht (von ektodermaler Herkunft) in der wurmartigen Zwischenform, welche

zwischen der archaischen Ausgangsform und den Vorfahren unserer ostcophoren Vertebraten ihren Platz findet, und ihre Abwesenheit in jener, welche hinaufgeführt hat zu den Cephalochordaten, den Cyclostomen und den Chondrophora, wurde auf S. 206 dieser Abhandlung besprochen.

Ein Vergleich dieser hypothetischen Zwischenformen, welche zwischen den Coelenteraten- und Vertebratenphylen liegen, mit den Schlußfolgerungen — zu welchen Woltreck gekommen ist, wenn auch er ('04) feststellte, daß in der Entwicklung der Anneliden Phasen auftreten, welche übereinzustimmen scheinen mit dem, was ich durch die Ausdrücke Kephalo- und Notogenesis angedeutet habe —, wird besser auf eine weitere Publikation verschoben, da doch dieser letzte Paragraph eher von rekapitulativer als von konstruktiver Bedeutung sein soll.

Schließlich möchte ich noch darauf die Aufmerksamkeit lenken, daß die ungenügende Lösung, welche die moderne vergleichende Embryologie uns für eine Anzahl wichtiger phylogenetischer Probleme gibt — ich darf mich hier auf O. Hertwigs eigene Worte beziehen, auf S. 898 von Bd. 1, 1, 1. seines neuen Handbuches —, zum Teil ihre Erklärung darin findet, daß bis jetzt die vergleichende Embryologie der Vertebraten in der Hauptsache aufgebaut wurde auf dem, was wir vom Huhn wissen, ergänzt durch das, was Kowalevsky und Hatschek uns über *Amphioxus*, Balfour uns über Knorpelfische gelehrt haben. Jetzt, da wir den Unterschied zwischen Chondrophora und Osteophora näher zu akzentuieren vorgeschlagen haben, dürfte es mir erlaubt sein die jüngeren Embryologen aufzufordern, wo sie nur immer Gelegenheit finden, die früheren ontogenetischen Stadien von noch nicht untersuchten Säugetieren oder Amphibien in Angriff zu nehmen und sie den Knorpelfischen oder *Amphioxus* vorzuziehen, auch wenn das letztere Material so viel bequemer herbeizuschaffen ist.

Ich zweifle nicht daran, daß in der Säugetierembryologie unser noch sehr viele Überraschungen harren.

Literaturverzeichnis.

- Assheton, R. '95.—"Studies on the Development of the Rabbit and the Frog,"
'Quart. Journ. Micr. Sci.,' vol. 37.
- '96 A.—"The Primitive Streak of the Rabbit," 'Quart. Journ. Micr. Sci.,' vol. 37.
- '96 B.—"Note on the Ciliation of the Ectoderm of the Amphibian Embryo,"
'Quart. Journ. Micr. Sci.,' vol. 38.
- '98.—"An Account of a Blastodermic Vesicle of the Sheep of the seventh day
with Twin Germinal Areas," 'Journ. Anat. and Phys.' vol. 32.
- '06.—"The Morphology of the Ungulate Placenta," 'Phil. Trans. R.S. London,
vol. 198.
- Ballowitz. '01.—"Die Gastrulation der Ringelnatter," 'Zeitsch. f. wiss. Zool.,'
Bd. 70.
- Barbieri. '06.—"Intorno alla placenta del Tragulus meminna, Erxl.," 'Anat.
Anz.,' Bd. 28.
- Batson. '86.—"Continued Account of the Later Stages in the Development of
Balanoglossus Kowalevskii," 'Quart. Journ. Micr. Sci.' vol. 26.
- Bellonci. '84.—"Blastoporo e linea primitiva nei Vertebrati," 'Atti del R. Acad.
Lincei,' Ser. 3, vol. 19.
- van Beneden. '80.—"Recherches sur l'embryologie du lapin," 'Arch. de Biol.,
vol. 1.
- '88.—"De la Formation et de la Constitution du placenta chez le Murin (*Vesper-
tilio murinus*)," 'Acad. de méd. de Belgique,' Série 3, t. 15.
- '99.—"Recherches sur les premiers stades du développement du murin (*Vesper-
tilio murinus*)," 'Anat. Anz.,' Bd. 16.
- et Julin. '80.—"Observations sur la maturation etc., de l'œuf chez les Cheiro-
ptères," 'Archives de Biologie,' vol. 1.
- '84.—"Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les Mammifères,"
'Arch. de Biologie,' vol. 5.
- Bischoff. '42.—'Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies,' Braunschweig.
- '45.—'Die Entwicklungsgeschichte des Hundeeies,' Braunschweig.
- '52.—'Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens,' Giessen.
- '54.—'Entwicklungsgeschichte des Fisches,' Giessen.
- Bocke, J. '02 A.—"Over de ontwikkeling van het entoderm, de blaas van Kupffer,
het mesoderm van de kop en het infundibulum bij de Muraenoïden," Versl.
Kon. Akad. v. Wetensch. Amst. Wis-en Nat. Afd.,' vol. 10.
- '02 B.—"Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. I. Die Gastrulation
und Keimblätterbildung bei den Muraenoïden," 'Petrus Camper,' ii, Afl. 2.

- Boeke, J. '02 C.—„Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. II. Die Segmentierung des Mesoderms, die Genese der Kopfhöhlen, das Mesectoderm der Ganglienleisten und die Entwicklung der Hypophyse bei den Muraenoiden,“ ‘Petrus Camper,’ Dl. II, H. 4.
- '07.—„Gastrulatie en Dooieromgroeiing bij Teleostei,“ ‘Versl. Kon. Akad. Wetensch. Amst. Wis-en Nat. Afd.’
- Bonnet. '82—'89.—„Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei,“ ‘Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abt.’
- '97, '01, '02.—„Embryologie des Hundes,“ ‘Anat. Hefte,’ Bd. 9, 16, 20.
- Brachet. '98.—„Recherches sur le développement du cœur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles,“ ‘Arch. d. Anat. Microsc.’ II.
- '02.—„Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anures,“ ‘Arch. de Biol.’ vol. 19.
- '03.—„Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens,“ ‘Arch. de Biol.’ vol. 19.
- '05.—„Gastrulation et formation de l'embryon chez les Chordés,“ ‘Anat. Anz.’ Bd. 27.
- Brauer, A. '97.—„Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Gymnophionen,“ ‘Zool. Jahrb.’ Bd. 10 (Anat. und Ontog.).
- Braus, H. '95.—„Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula,“ ‘Jen. Zeitschr. f. Naturw.’ Bd. 29.
- '01.—„Rückenrinne und Rückennaht der Triton gastrula,“ ‘Anat. Anz.’ Bd. 20.
- Bryce and Teacher. '08.—„Contributions to the Study of the Early Development and Imbedding of the Human Ovum,“ Glasgow.
- Caldwell, W. II. '87.—„The Embryology of Monotremata and Marsupialia,“ ‘Proc. Roy. Soc. London,’ vol. 42.
- '87.—„The Embryology of Monotremata and Marsupialia,“ ‘Phil. Trans. R. Soc. London,’ vol. 478.
- Casteel, B. D. '04.—„Cell-lineage and Early Development of *Fiona marina*,“ ‘Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia’ vol. 56.
- Cerfontaine. '06.—„Recherches sur le développement de l'Amphioxus,“ ‘Arch. de Biol.’ T. 22, F. 2.
- Conklin, F. G. '97.—„The Embryology of *Crepidula*,“ ‘Journ. of Morph.’ vol. 13.
- Corning, H. K. '95.—„Über die erste Anlage der Allantois bei Reptilien,“ ‘Morph. Jahrb.’ Bd. 23.
- '99.—„Über einige Entw.-Vorgänge am Kopfe der Anuren,“ ‘Morph. Jahrb.’ Bd. 27.
- Davenport. '96.—„The Primitive Streak and Notochordal Canal in *Chelonia*,“ Radcliffe College Monographs, Boston.
- Dean, Bashford. '95.—„The Early Development of *Garpika* and *Sturgeon*,“ ‘Journal of Morphology,’ vol. 11.
- '96.—„The Early Development of *Amia*,“ ‘Quart. Journ. Micr. Sci.’ (2), vol. 38.
- Disse. '06.—„Die Vergrößerung der Eikammer bei der Feldmaus,“ ‘Arch. Micr. Anat. und Entw.gesch.’ Bd. 68.
- Duval. '87.—„Sur les premières phases du développement du placenta du Cobaye,“ ‘C. R. Soc. biol. Paris,’ Sér. 8, T. 4.
- '87.—„Sur les premières phases du développement du Lapin,“ ‘C. R. Soc. biol. Paris,’ Sér. 8, T. 4.
- '88.—‘Atlas d'Embryologie,’ Paris.

- Duval. '88.—“Les placentas discoïdes,” ‘C. R. Soc. biol. Paris,’ Sér. 8, T. 5.
 — '88.—“Les placentas discoïdes en général à propos du placenta des Rongeurs,”
 ‘C. R. Soc. biol. Paris,’ Sér. 8, T. 5.
 — '89—'92.—“Le placenta des Rongeurs,” ‘Journ. de l'Anat. et Phys.,’ T. 27.
 — '90.—“L'ectoplacenta de la souris et du rat,” ‘C. R. Soc. biol. Paris,’ Sér. 9,
 T. 2.
 — '90.—“La couche plasmodiale endovasculaire du placenta maternel,” ‘C. R. Soc.
 biol. Paris,’ Série 9, T. 2.
 — '94, '95.—“Le placenta des Carnassiers,” ‘Journ. de l'Anat. et Phys.,’ T. 30.
 — '99.—“Études sur l'embryogénie des Cheiroptères,” ‘Journ. de l'An. et Phys.,’
 T. 31, 32, 33.
 Eternod. '06.—“La gastrule dans la série animale,” ‘Bull. Soc. vaud. Sc. nat.,’
 Sér. 5, vol. 42.
 Fleischmann. '91.—‘Embryologische Untersuchungen,’ Heft 2.
 A. „Die Stammesgeschichte der Nagetiere.“
 B. „Die Umkehrung der Keimblätter.“ Wiesbaden.
 Fraser. '82.—“On the Inversion of the Blastodermic Layers in the Rat and the
 Mouse,” ‘Proc. Roy. Soc. London,’ vol. 34.
 Frommel. '88.—‘Über die Entwicklung der Placenta von *Myotis murinus*, ein
 Beitrag zur Entwicklung der discoïdalen Placenta,’ Wiesbaden.
 Fürbringer, M. '00.—“Zur Vergl. Anat. des Brustschulterapparates und der
 Schultermuskeln,” ‘Jen. Zeitschr.,’ Bd. 34.
 — '04.—„Zur Frage der Abstammung der Säugetiere.“ T. 1, 2.
 Giacomini. '91.—“Matériaux pour l'étude du développement du *Seps chalcides*,”
 ‘Arch. ital. Biol.,’ T. 16.
 — '91.—„Über die Entwicklung von *Seps chalcides*,” ‘Anat. Anz.,’ Bd. 6.
 Goette. '74.—„Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerrei,” ‘Arch.
 f. mikr. Anat.,’ Bd. 10, p. 145.
 — '75.—‘Entwicklungsgeschichte der Unke.’
 — '88.—„Über die Entwicklung von *Petromyzon fluviatilis*,” ‘Zool. Anz.,’
 Bd. 11.
 — '90.—„Entwicklungsgeschichte des Flufscunauge,” ‘Abhandl. zur Entw.gesch. der
 Tiere,’ H. 5. Hamburg.
 — '04.—„Über den Ursprung der Lungen,” ‘Zoolog. Jahrb. Abth. Morph.,’ Bd. 21.
 Göhre, R. '92.—„ Dottersack und Placenta des Kalong,” Selenka's ‘Studien über
 Entw.gesch. der Tiere,’ H. 5.
 Hatschek, B. '84.—„Über Entwicklung von *Sipunculus nudus*,” ‘Arb. Zool.
 Inst. Wien.,’ T. v.
 Heape. '83, 86, '87.—“The Development of the Mole,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’
 vols. 23, 26, 27.
 Hensen. '76.—„Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des
 Kaninchens und Meerschweinchens,” ‘Zeitschr. f. Anat. und Entw.gesch.,’ Bd. 1.
 Hertwig, O. '83.—„Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere,”
 2 T., ‘Jen. Zeitschr. f. Naturw.,’ Bd. 16.
 — '06.—„Die Lehre von den Keimblättern,” ‘Handb. d. vergl. u. experim. Ent-
 wicklungslehre der Wirbeltiere,’ 1. Bd., 1. T., 1. Hälfte.
 van Herwerden, M. '06.—„Die puerperalen Vorgänge in der Mucosa uteri von
Tupaja javanica,” ‘Anat. Hefte,’ Bd. 32.
 Hill, J. P. '97.—“The Placentation of *Perameles*,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 40.

- Hill, J. P. '00.—“On the Foetal Membranes, Placentation, and Parturition of the Native Cat (*Dasyurus viverrinus*),” ‘Anat. Anz.,’ Bd. 18.
- His. '97.—„Über den Keimhof oder Periblast der Schlachier,“ ‘Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt.,’ 97.
- '00.—“Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere,” ‘Abh. k. sächs. Gesellsch. der Wissensch.,’ Bd. 26.
- Hubrecht. '85.—“Ontwikkelingsgeschiedenis van *Lincois obscurus*,” ‘Utr. Genootschap.’
- '88.—„Keimblattbildung und Placentation des Igels,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 3.
- 89.—“Studies in Mammalian Embryology. I. The Placentation of *Erinaceus europæus*,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 30.
- '90.—“Studies in Mammalian Embryology. II. The Development of the Germinal Layers of *Sorex vulgaris*,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 31.
- '94 A.—“The Placentation of the Shrew,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 35.
- '94 B.—“*Spolia nemoris*,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 36.
- '95 A.—“On the Didermic Blastocyst of Mammals,” ‘Rep. Brit. Assoc.,’ '94.
- '95 B.—„Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes,“ ‘Verhand. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam,’ vol. 4.
- '96.—„Die Keimblase von *Tarsius*, ein Hilfsmittel zur schärferen Definition gewisser Säugetierordnungen,“ ‘Festschr. für Gegenbaur.’
- '97.—“Over de kiemblaas van Mensch en aap en hare beteekenis voor de phylogenie der Primaten,” ‘Zitt. Versl. Wis. natuurk. Afd. Akad. v. Wet.,’ Dl. 5.
- '98.—“La formation de la decidua reflexa chez les genres *Erinaceus* et *Gymnura*,” ‘Annales du Jardin botanique de Buitenzorg,’ Suppl. II.
- '99.—„Über die Entwicklung der Placenta von *Tarsius* und *Tupaja* nebst Bemerkungen über deren Bedeutung als hämatopoietische Organe,“ ‘Proc. Int. Congr. Zool. Cambridge, 1898.’
- '99 A.—„Blattumkehr im Ei der Affen?“ ‘Biol. Centralbl.,’ Bd. 19.
- '02.—„Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum*,“ ‘Verh. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam,’ Dl. 8, No. 6.
- '05 A.—„Gastrulation der Wirbeltiere,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 26, and ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 49.
- '05 B.—„Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Plathelminthen im System,“ ‘Jen. Zeitschr.,’ Bd. 39.
- und Keibel. '07.—„Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Koboldmaki und des Plumplori,“ ‘Normentafeln,’ H. 7.
- Jenkinson. '02.—“Observations on the Histology and Physiology of the Placenta of the Mouse,” ‘Tydschr. Ned. Dierk. Vereen.,’ (2), Dl. vii.
- Keibel. '88.—„Zur Entwicklungsgeschichte des Igels,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 3.
- '89.—“Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen),” Leipzig.
- '93—'95.—„Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines,“ ‘Morph. Arb.,’ Bd. 3 und 5.
- '99.—„Zur Entwicklungsgeschichte des Rehes,“ ‘Verh. Anat. Ges. in Tübingen.’
- '04.—„Zur Entwicklungsgeschichte der Affen,“ ‘Verh. Anat. Ges. Jena,’ Vers. 18.
- '05.—„Zur Gastrulationsfrage,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 26.
- Kerr, J. Graham. '01.—“The Development of *Lepidosiren paradoxa*,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 45.
- Klaatsch. '96.—‘Festschrift für Gegenbaur,’ Bd. 1.

- Kleinenberg. '86 —, „Die Entstehung des Annelids aus der Larve des *Lopadorhynchus*,“ ‘Z. W. Z.,’ 44
- Kölliker. '82. —, „Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens,“ ‘Festschrift Würzburg.’
- '83. —, „Über die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen,“ ‘Sitzber. Würzb. Phys. med. Ges.’
- Kollmann. '92. —, „Beiträge zur Embryologie des Affen,“ ‘Arch. Anat. und Phys. Anat. Abt.’
- Legros. '07. —, „Sur quelques cas d'asyntaxie blastoporale chez l'*Amphioxus*,“ ‘Mitt. Zool. Stat. Neapel,’ Bd. 18, H. 2 en 3.
- Lwoff, B. '94. —, „Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms,“ Moskau.
- Masius. '89. —, „De la genèse du placenta chez le Lapin,“ ‘Arch. de Biologie,’ vol. 9.
- Mehnert. '92. —, „Gastrulation und Keimblätterbildung bei *Emys lutaria taurica*,“ ‘Morph. Arb.,’ Bd. 1.
- '94. —, „Über Entwicklung, Bau und Funktion des Amnions und Amnionganges nach Untersuchungen an *Emys lutaria taurica* (Marsilii),“ ‘Morph. Arb.,’ Bd. 4, H. 2.
- '96. —, „Über Ursprung und Entwicklung des Hämovasalgewebes bei *Emys lutaria taurica* und *Struthia camelus*,“ ‘Morph. Arb.,’ Bd. 6, H. 1.
- Mitsukuri, K. '93 —, „On Mesoblast Formation in Gecko,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 8.
- '93 —, „Preliminary Note on the Process of Gastrulation in *Chelonia*,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 8.
- '94. —, „On the Process of Gastrulation in *Chelonia*,“ ‘Journ. Coll. Sci. Tokyo,’ vol. 6.
- and Ishikawa. '87. —, „On the Formation of the Germinal Layers in *Chelonia*,“ ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 27.
- — '96. —, „On the Fate of the Blastopore, the Relations of the Primitive Streak, and the Formation of the Posterior End of the Embryo of *Chelonia*, etc.,“ ‘Journ. Coll. Sci. Tokyo,’ vol. 10.
- Muller, F. '05. —, „De wederzijdsche verhouding tusschen ei en uterus by de Knaagdieren meer in het byzonder by *Sciurus vulgaris*,“ ‘Tydschrift Nederl. Dierk. Vereeniging,’ 2, vol. ix, pts 3 und 4.
- Noll. '95. —, „Études des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez *Vespertilio murinus*,“ ‘Bull. Acad. Roy. Belgique,’ sér. 3, T. 30.
- '96. —, „Études des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez *Vespertilio murinus*,“ ‘Arch. de Biol.,’ 14.
- Nuel. '91. —, „Quelques phases du développement du *Petromyzon planeri*,“ ‘Arch. de Biol.,’ T. ii.
- Peters. '99 A. —, „Über früheste menschliche Placentation,“ ‘Monatschr. Geburtshilfe und Gyn.,’ Bd. 9.
- '99. —, „Über die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentationsstadium,“ Leipzig und Wien.
- Peter. '05. —, „Normentafeln über die Entwicklung der Wirbeltiere,“ II. 4. ‘Normentafel zur Entwicklung der Zauneidechse.’
- Resink. '02. —, „Bydrage tot de kennis der placentatie van *Erinaceus europaeus*,“ ‘Tydschr. Ned. Dierk. Verg.’ (2), vol. vii, p. 199.
- Robinson and Assheton. '91. —, „The Formation and Fate of the Primitive Streak, etc., of *Rana temporaria*,“ ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 32.

- Robinson and Assheton. '92.—“Observations upon the Development of the Segmentation Cavity, the Archenteron, the Germinal Layers, and the Amnion in Mammals,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 33.
- Rückert und Mollier. '06.—„Die erste Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren,“ ‘Handb. d. vergl. Entwicklungslehre v. O. Hertwig,’ T. I, i, 2.
- Salensky. '78.—„Zur Embryologie der Ganoïden,“ ‘Zool. Anz.,’ Bd. 1.
- '80.—“The Development of the Sterlet,” ‘Proc. Soc. Imp. Univ. Kasan,’ vol. 7.
- '81.—“Recherches sur le développement du Sterlet,” ‘Arch. de Biol.,’ T. ii.
- Saxer. '96.—„Über die Entwicklung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weißen Blutkörperchen,“ ‘Anat. Hefte.,’ Bd. 6.
- Schausland. '98.—„Zur Entwicklung von Hatteria,“ ‘Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.’
- '99.—„Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsida,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 15.
- '03.—„Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere, I—III,“ ‘Zoologica,’ Bd. 16.
- Schlater. '07.—„Über die phylogenetische Bedeutung der sogenannten mittleren Keimblätter,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 31.
- Schoenfeld. '93.—“Contribution à l'étude de la Fixation de l'Œuf des Mammifères dans la Cavité utérine, et des premières Stades de la Placentation,“ ‘Arch. de Biol.,’ 19.
- Schwink. '91.—„Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien,“ ‘Morph. Jahrb.,’ xvii.
- Sedgwick Minot. '03.—“A Laboratory Text-book of Embryology.”
- Selenka, E. '83.—„Keimblätter und Primitivorgane der Maus,“ ‘Studien über Entw.gesch. der Tiere,’ i.
- '84.—„Die Blätterumkehrung im Ei der Nagetiere,“ ‘Studien über Entw.gesch. der Tiere,’ iii.
- '87.—„Das Opossum,“ ‘Studien über Entw.gesch. der Tiere,’ iv.
- '91.—„Beutelfuchs und Kängururatte; zur Entstehungsgeschichte des Amnions der Kantjil (*Tragulus javanicus*); Affen Ost-Indiens,“ ‘Studien über Entw.gesch. der Tiere,’ H. 5, Erste Hälfte
- '91 B.—„Zur Entstehung der Placenta des Menschen,“ ‘Biol. Centralbl.,’ Bd. 10.
- '92.—„Affen Ost-Indiens,“ Keimbildung des Kalong Dottersack und Placenta des Kalong (*Dr. Göhre*), ‘Studien über Entw.gesch. der Tiere,’ Hefte 5, zweite Hälfte.
- '98 A.—„Blattumkehr im Ei der Affen,“ ‘Biol. Centralbl.,’ Bd. 18, S. 552.
- '98 B.—Ibidem, zweite Mitteilung, ‘Biol. Centralbl.,’ Bd. 18, S. 808.
- '99.—„Menschenaffen,“ Hefte 2.
- '00 A.—„Menschenaffen,“ Hefte 3.
- '00 B.—„Über ein junges Entwicklungsstadium des *Hylobates rafflesii*,“ ‘Sitz.-Ber. Ges. für Morph. und Phys.,’ München, Bd. 15, II. 3.
- Semon, R. '93.—„Die äußere Entwicklung des *Ceratodus forsteri*,“ ‘Zool. Forschungsreisen.’
- '94.—„Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen,“ ‘Zool. Forschungsreisen.’ Bd. 2, Lfg. 1.
- '01.—„Die Furchung und Entwicklung der Keimblätter bei *Ceratodus forsteri*,“ ‘Zool. Forschungsreisen,’ Lief. 18.
- '01.—„Die ektodermale Mediannaht des *Ceratodus*,“ ‘Arch. f. Entw.mech.,’ Bd. 11.

- Siegenbeck v. Heukelom. '98 — "Über die menschliche Placentation," 'Arch. für Anat. und Phys.'
- v. Spee. '96. — "Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwicklungsstufen des menschlichen Eies," 'Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt.'
- '96. — "Über die Drüsenbildung und Funktion der Dottersackwand des menschlichen Embryo," 'Münch. med. Wochenschr.,' Nr. 33.
- '01. — "Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand," 'Zeitschr. f. Morph. und Anthr.,' Bd. 3, H. 1.
- Spengel. '04. — "Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere," 'Zool. Jahrb.,' suppl. 7.
- Strahl. '81. — "Über die Entwicklung des Canalis myclo-entericus und die Allantois der Eidechse," 'Archiv f. Anat. und Phys.'
- '82. — "Beiträge zur Entwicklung der Reptilien," 'Arch. f. Anat. und Phys.'
- '82. — "Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*," 'Arch. f. Anat. und Phys.'
- '83. — "Über Canalis neurentericus und Allantois bei *Lacerta viridis*," 'Arch. f. Anat. und Phys.'
- '84. — "Über Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryos von *Lacerta agilis*," 'Arch. f. Anat. und Phys.'
- '84. — "Über Wachstumsvorgänge an Embryonen von *Lacerta agilis*," 'Abh. Senckenb. naturf. Ges.'
- '90 A. — "Untersuchungen über den Bau der Placenta. IV. Die histologischen Veränderungen in den Uterusepithelien in der Raubtierplacenta," 'Arch. f. Anat. und Physiol.,' Anat. Abt.
- '90 B. — "Über den Bau der Placenta von *Talpa europaea* und über Placentardrüsen," 'Anat. Anz.,' Bd. 5.
- '92. — "Untersuchungen über den Bau der Placenta: V. Placenta von *Talpa europaea*," 'Anat. Hefte,' Bd. 2.
- '94. — "Die Regeneration der Uterusschleimhaut der Hündin nach dem Wurf," 'Anat. Anz.,' Bd. 9.
- '99. — "Der Uterus gravidus von *Galago agisymbanus*," 'Schriften der Senckenb. naturf. Ges. zu Frankfurt a. M.'
- '03. — "Uteri gravidi des Orang Utans," 'Anat. Anz.,' Bd. 22.
- und Happe. '04. — "Neue Beiträge zur Kenntnis von Affenplacenten," 'Anat. Anz.,' Bd. 24.
- '05. — "Zur Kenntnis der Placenta von *Tragulus javanicus*," 'Anat. Anz.,' Bd. 26.
- '06 A. — "Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta," in 'Hertwig's Handbuch der vergl. Entw. Geschichte,' Bd. 1, T. 2.
- '06 B. — "Über Placentarsyncytien," 'Verhandl. Anat. Gesellschaft,' Ergänzt-Heft, Bd. 29, Anat. Anz.
- '07. — "Der Uterus puerperalis von *Erinaceus*," 'Verhandelingen van de Koninkl. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam,' vol. 13, No. 5.
- Sumner. '04. — "A Study of Early Fish Development—Experimental and Morphological," 'Arch. für Entw.mech.,' Bd. 17.
- Swaen et Brachet. '99. — "Études sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les Poissons téléostéens," 'Arch. de Biol.,' T. 16.
- — '94. — "Étude sur la formation des feuillets et des organes dans le bourgeon terminal et dans la queue des embryons des Poissons téléostéens," 'Arch. de Biol.,' T. 20.

- Vernhout. '94.—„Über die Placenta des Maulwurfs (*Talpa europaea*),“ ‘Anat. Hefte,’ Bd. 5.
- Voeltzkow. '93.—„Über Biologie und Embryonen-Entwicklung der Krokodile,“ ‘Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.’
- '99.—„Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodylus madagascariensis*,“ ‘Abh. Senck. naturf. Ges.,’ Bd. 26.
- Weber, Max. '91.—„Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus *Manis*,“ ‘Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederl.-Ostindien.’
- '04.—‘Die Säugetiere,’ Jena.
- Wenckebach. '86.—„De embryonale ontwikkeling van de *Ansjovis* (*Engraulis*),“ ‘Verh. Kon. Akad. v. Wetensch. Nat.,’ Dl. 26.
- Weyssse, A. W. '94.—“On the Blastodermic Vesicle of *Sus scrofa domesticus*,” ‘Proc. Ann. Acad. Arts and Sciences,’ vol. 30.
- Will. '90.—„Zur Entwicklungsgeschichte des Gecko’s,“ ‘Biol. Centralbl.,’ Bd. 10.
- Willey, A. '99.—“Trophoblast and Serosa: a Contribution to the Morphology of Embryonic Membranes of Insects,” ‘Quart. Journ. Micr. Sci.,’ vol. 41.
- Wilson, E. B. '92.—“Cell-lineage of *Nereis*,” ‘Journ. of Morph.,’ vol. 6.
- '97.—“Considerations on Cell-lineage and Ancestral Reminiscences,” ‘Ann. New York Ac. Sc.,’ vol. 11.
- Wilson, H. '91.—“The Embryology of the Seabass,” ‘Bull. U. S. Fish Commission,’ vol. 9.
- Wilson and Hill. '03.—“Primitive Knot and Early Gastrulation Cavity co-existing with Independent Primitive Streak in *Ornithorhynchus*,” ‘Proc. Roy. Soc. London,’ vol. 71.
- — '07.—“Observations on the Development of *Ornithorhynchus*,” ‘Phil. Trans. Roy. Soc. London.’
- Woltereck. '04.—„Wurmkopf, Wurmruimpf und Trochophora,“ ‘Zool. Anzeiger,’ vol. 28.
- Wortman. '03.—“Studies of Eocene Mammalia in the Marsh Collection, Peabody Museum: Part II. Primates,” ‘American Journ. of Science’ vol. 15.
- '04.—“On the Affinities of the Lemuridae,” ‘American Journ. of Science,’ vol. 17.
- Ziegler. '87.—„Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen,“ ‘Arch. f. mikr. Anat.,’ vol. 30, p. 1.
- '92.—„Zur Kenntnis der Oberflächenbilder der *Rana*-Embryonen,“ ‘Anat. Anz.,’ Bd. 7.
- '02.—„Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere,“ ‘Jena, Fischer.’

Sachregister.

A.

- Allantoidea 23, 205.
Allantois 99, 123; freie — 126, 193; aktive — von *Perameles* 162; beim Menschen keine freie — 124, 126; nutritorische Bedeutung der — 125; Phylogenese der — 125, 132, 136; Schemata der — *Tarsius* — 127; — von *Lacerta* 132; — von *Nycticebus* 132; — mit zu den ältesten Darmpartien gehörend 133; Übergangsstadien zwischen Haftstiel und freie — 134, 135; durch die Nabelblase umschlossene — der *Didelphia* 162; — -zotten 170.
Amniogenesis 101, 109, 112.
Amnion, frühestes 10, 36, 105; — als von Anfang an geschlossene Blase 10, 35, 99, 100, 103; — ohne Faltenbildung 101; — -bildung 104; — bei Arthropoden 108; — beim *Chamaeleo* 109; — beim Igel 109; — bei der Fledermaus 109; Kopf-Schwanzfalte des — 103; — bei *Pteropus* 104.
Amnionfalte 33, 34, 101, 108.
Amniota 23, 38, 116, 117, 204; Gegensatz zwischen — und Anamnia nicht empfehlenswert 116.
Amphibia 65—76.
Amphioxus 89.
Anallantoidea 23, 116.
Anamnia 116, 117.
Area vasculosa 47, 123, 162, 188.

B.

- Bauchstiel 45, 54.
Blase, Entoderm 54; zweite — innerhalb des Trophoblastes 54.
Blastoderm, embryonaler und extra-embryonaler Teil des — 34.
Blastoporus, atavistischer 18—22, 56, 62, 63; offener — 56; — vom

Igel 19; — vom Maulwurf 20; — vom *Opossum* 21; — von *Sorex* 21, 49.

Blutbildung 40.

C.

- Canalis neurentericus 50; Fig. 76, 77.
Carunculi 187.
Cell-lineage 2, 58, 149.
Chondrophora 212.
Chorda dorsalis 49, 63.
Choriata 116.
Chorion 24, 99, 102, 108, 116, 125; amniogenetisches — 101.
Coelenteraten-Stammform 24.
Coelom, extra-embryonale 56, 61; intra-embryonale 62.
Contra-deciduala 188.
Couche enveloppante 6.
Cytotrophoblast 33, 36, 154.

D.

- Decidua capsularis (= reflexa) 145, 170, 194.
Deciduale Elemente von *Tragulus* 157.
Deciduata 179.
Deciduofracten 145.
Deckschicht 38, 114—116.
Degeneration des Uterusepithels 167.
Delamination des Entoderms 8.
Demarkationslinie zwischen Trophoblast und embryonalem Ektoderm 36.
Desor'sche Larve 25, 107, 112.
Didelphie Säugetiere 3.
Diffuse Plazenta 166.
Diplo-trophoblast 47, 99, 101, 102, 108, 122, 125, 134, 140, 195.
Doppelplazenta 147, 173, 178.
Dorsalplatte (Lwoff) 89.
Dotterektoderm von Sauropsida und Ornithodelphia nicht primitiv 114.

E.

Einkapselung der Keimblase bei Fledermäusen 194.

Ektodermschild 103.

Ektoplazenta 23, 145, 166, 168.

Embryonalhüllen 35, 99.

Embryonalknoten 6, 102, 105; — beim *Erinaceus* 115.

Embryonalschild, Biegung des 9; zweischichtiges — 9; Faltung des — 10, 14; Fig. 20, 21; Einschaltung des — in den Trophoblast 15.

Entoblasthof (Schauinsland) 78.

Entoderm, Anteil des — bei der Mesoblastbildung 44.

Entodermblase (Nabelblase) kleiner wie die Trophoblastblase 8, 9.

Entypie 11, 104, 112, 135.

Entwicklungsprozesse im Ektoderm 48; im Entoderm 39.

Ergänzungsplatte 45.

Eröffnung des Trophoblastes, — bei *Tupaia* 111; — bei *Tarsius* 111; — bei *Cervus* 112.

G.

Gastrula der Säugetiere 17; Delaminations- — 18; Invaginations- — 18, 89; Meta- — 5.

Gefäßbildung 47.

Gehirnzirkulation der Insektivoren 225.

Grundschicht 114.

H.

Haftstiel 45, 46, 54—56, 113, 128, 193;

Vaskularisation des — 47, 64, 129;

— primitiver als freie Allantois 131.

Hämatopoiese 120, 122, 149, 168.

Hensen'scher Knoten 22, 53, 58, 66, 87.

Holoblastische Furchung 2.

I.

Indeciduata 179.

K.

Keimblase, — des Kaninchens 150; bedeutende Vergrößerung der — 141, 195; Vergrößerung der — durch Flüssigkeitsaufnahme 26; — der Primaten 146; gürtelförmige Anheftung der — 184.

Keimschichten, weitere Entwicklung der zwei — 39.

Kephalogenese 98, 228, 229.

Knochenbildung am Kopf 211.

Knoten, protochordaler, siehe Protochordalknoten 51.

Kontracidualer Plazentationstypus 140.

Kopffortsatz 51, 85.

Kupffer'sche Blase 94, 96, 97.

L.

Lame vasculaire (Swaen et Brachet) 97.

Larvenhülle 24, 26, 206.

Lecithophor 88.

Lunge und Schwimmblase 208.

M.

Membrana serosa 34, 35.

Menschliche Keimblase (Peters) 147.

Meroblastische Einrichtung der Ornithodelphia 123.

Mesoblast, ventraler 45, 53, 59; — bei Amphibien 73; — bei Elasmobranchiern 92; — *Chamaeleo* 83, 92; paarige Flügel des — 161; — bei Teleostei 95, 98; — bei Sauriern 83.

Mesoblastblase 54, 56.

Mesoblastflügel 60.

Mesoblasthof 46.

Mesoderm, multipler, Ursprung des 47.

Mesodermsäckchen 83, 87.

Mesodermsichel 55.

Mesenchymbildung 39.

Metagastrula 5.

Mittleres Keimblatt; es gibt kein — 47.

Monodelphe Säugetiere 3

Morula 4.

Mundschlitz, dorsaler 22, 59, 86.

N.

Nabelblase 99, 101, 118; gefäßreiche — von *Tarsius* 81; die — die Trophoblasthöhlung nicht ausfüllend 118; Hämatopoiese auf der — 120; — bei Didelphia 123.

Nachgeburt 171, 174.

Neurenterischer Kanal 88.

Neuroporus 128.

Non-placentalia 138.
Notogenesis 18, 61, 73, 86, 88, 93, 94,
95, 98, 228, 229.

O.

Omphaloide Plazentation 113, 145, 188.
Ontogenie versus Palaeontologie 222.
Organe placentaire 36.
Osmotische Prozesse in der Plazenta 201.
Osteophora 212.
Oviparität, tritt nachträglich an die Stelle
von Viviparität 123, 134.

P.

Phagozytose 163, 169, 183, 184, 191,
197, 200.
Phylogenie des Amnions 100, 102, 105;
— nach Selenka 113; — der
Embryonalhüllen 99; — der Plazenta
181 u. ff.; — der Säugetiere 214; —
der Vertebrata 204.
Pilidiumlarve 25, 26, 107, 112.
Placenta, klassifikatorischer Wert der
179; — cotyledonaria 197; — diffusa
152, 159, 198; — von *Tarsius* 147,
176; von Kaninchen und Hund 150,
153; — von *Hyrax* 155, 156; — der
Didelphia 161, 191; spezialisierte —
vom Pferd 197; — der Lemuren
198; archaische — 152, 201; inten-
sifizierte Osmose in der — 201; Ver-
gleichung früher Erscheinungen in
der — beim Igel und Menschen 143,
156; verschiedenes über — 166; om-
phaloide — 166, 183, 193; allantoide
— 113, 171, 183; — als Hämor-
rhagie 168; discoide — 177; gürtel-
förmige — 179.
Placentares Plasmodium von *Tarsius* und
Tupaia 151.
Plasmoditrophoblast 31, 32, 33, 36,
154.
Plasmodium — foetale 153; Raubtiere
152.
Protochordalplatte 21, 41, 42, 43, 44,
45, 46, 47, 49, 98; — bei Am-
phibien 67, 93; bei Sauropsida 79; bei
Ornithodelphia 84.
Primaten, primitiver als andere Säugetier-
ordnungen 215.

Primitivmesoblast 59, 61.
Primitivstreifen 46, 83; Verkürzung des
— 61.
Proamnion 112, 162.
Proliferationszentren 56.
Proliferationsgebiet, ringförmiges 46.
Promammalia 65.
Protetrapoden 24, 26, 113, 114, 126.
Protochordalknoten 21, 22, 43, 48, 49,
52, 56, 60, 61; — bei Amphibien
67, 68, 98; — bei Hypogeophis 71;
bei Sauropsiden 82; — bei Ornitho-
delphia 86; — bei Elasmobranchiern
89, 91; — bei Teleostei 95.
Protosomiten 87.

R.

Rauber'sche Zellen 16, 17, 32, 104.
Reichert's Ovum 181.
Rückenmund 22, 59, 60, 63, 86, 93;
seitliche Lippen des — 83.
Rückkehr vom Landleben zum Wasser 209.
Rückenrinne 93.

S.

Schema der Plazenta nach Strahl 180.
Schemata *Tarsius*-Keimblase 57.
Schwanzanschwellungen bei Elasmo-
branchiern 92.
Semiplazenta avillosa 164.
Seröse membran 99, 102, 107, 108; —
nicht Nebenprodukt des Amnions 102.
Sichelrinne 84, 86.
Sipunculuslarve 25.
Splanchnischer Mesoblast 122.
Sperlingschemata 77.
Stomodaeum 63, 87, 88.

T.

Teloderm 30.
Träger der Nagetiere 151.
Trennung (der zwei ersten Furchungs-
zellen) 2.
Trophoblast 102, 205; wuchernder Ab-
schnitt des Trophoblastes 102; —
eine frühe Larvenhülle 107; scharfe
Trennung des — vom Ektoderm 54;
— bei jüngsten Furchungsstadien 6,
23; — vom Igel 145; zerstörende

Eigenschaften des — 143, 157; — von *Manis* 159; Anteil des — an die Ernährung und Festhaltung des Embryos 138; — beim Opossum 139; Reduktionszustände des — 114; Reste des — 116; — der Ichthyopsida 37; Phylogese des — 27; Plasmodi- und Cyto- — 33; Verdoppelung des — 32; theoretische Betrachtungen über den Ursprung des — 22; Zirkulationsverhältnisse im — 194.

Trophoblastblase 30.

Trophoderm 23, 145.

Trophospongia 147, 165, 168, 170.

U.

Unterschied zwischen Lemuren und Affen 220, 224.

Uterusschleimhaut 171.

Urmund und Urmundlippen 22.

Uterinmilch 187.

V.

Verklebung von Trophoblast und Uterusepithelium 139.

Verknöcherungsprozesse 117.

Vermaktiniales Stadium 22, 63, 228.

Verwachsung des Protochordalknotens und der Protochordalplatte bei Amphibien 71; — bei Telcostiern 95.

Viviparität, Eintreten der — bei frühen Säugetieren 115; — ging bei Ornithodelphia der Oviparität voraus 123.

W.

Wanderung (der Entodermzellen) 8.

Wechselverhältnisse in der placentaren Ernährung 142.

Wucherungsherde 62, 92.

— des Uterusepithels bei *Sorex* 164.

Z.

Zellenstammbäume 63.

Zusammenfassung von Kap. I und II 97.

— — Kap. IV und V 202.

Zweischichtige Säugetierkeimblase 17.

Zone, ringförmige, des Entoderms 40, 46; — bei Elasmobranchiern 91; — bei Amphibien 69, 95; — bei Sauropsiden 80.

Namenregister.

A.

Achoria 126.
Acipenser 92, 115.
Adapidae 216, 222, 223
Aegialitis 31.
Affen 3, 8, 9 11, 13, 14, 21, 45, 101,
103, 105, 118, 119, 126, 129, 131,
132, 142, 148, 153, 156, 166, 178,
182, 188, 193, 194, 201, 216, 217,
218, 220, 221.
Allantoidea 116, 205.
Amia 94.
Amniota 38, 100, 116, 117, 204.
Ammospermophilus 104.
Amphibien 1, 37, 38, 65, 67, 71, 72, 73,
74, 76, 83, 86, 92, 93, 94, 95, 100
bis 104, 114, 115, 118, 129, 205, 206,
207, 208, 211, 212, 227, 229.
Amphioxus 1, 2, 4, 18, 38, 87, 89, 97,
116, 206, 212, 229.
Anabas scandens 210.
Anallantoidea 116, 205.
Anamnia 38, 100, 117, 204.
Anaptomorphus 216, 220, 221, 222.
Anas 31, 32.
Anneliden 25, 229.
Anthropoiden 13, 47, 119, 142, 146, 147,
165, 178, 216, 217, 222, 225.
Anuren 13, 65, 68, 73.
Arctopithecini 179, 216.
Arthropoden 108.
Artiodactyla 197, 226.
Arvicola 3, 14, 103, 150, 151.
Axolotl 68, 70, 71, 72.

B.

Balanoglossus 228.
Buteo 31.

C.

Camelidea 180.
Carnivora 3, 149, 150, 154, 156, 165,
174, 175, 183, 185, 186, 188, 197, 198.

Cavia 3, 6, 11, 14, 15, 87, 101, 102,
103, 104, 112, 135, 150, 151, 171,
177.
Cebidae 222.
Cephalochordata 212, 229.
Ceratodus 92, 93, 115.
Cervus 3, 6, 7, 15, 110, 112.
Cercopithecidae 222.
Cercopithecus 3.
Cercocebus cynomolgus 119.
Cetaceen 152, 156, 164, 180, 195,
208.
Chamaeleo 32, 33, 34, 36, 79, 83, 109.
Chiromys 160, 217, 218.
Chironectes 210.
Chiroptera 3, 4, 5, 11, 13, 101, 110,
111, 171, 174, 183.
Chirotherium 227.
Chondrophora 212, 229.
Chordaten 25, 229.
Clemmys japonica 31, 36.
Clupeidae 210.
Coelenteraten 24, 229.
Coecilien 68.
Condylarthra 154, 155, 156, 225.
Creodonta 154, 155, 156, 188, 225.
Cyclostomen 38, 116, 117, 206, 207, 208,
212, 229.
Cynodontomys 217.
Cyprinidae 210.

D.

Dasyurus 113, 140, 152, 162, 183, 190.
Dasypus 159.
Dermaptera 4.
Desor'sche Larve 25, 107, 112.
Didelphia 4, 17, 27, 29, 30, 39, 113,
123, 124, 138, 139, 152, 161, 165,
167, 182, 190, 192, 202, 203, 205,
213.
Dipnoi 38, 92, 94, 115, 116, 205—212.

E.

- Echidna* 27, 29, 123.
Edentata 4, 152, 156, 158, 159, 160, 195,
198, 199, 202.
Eidechsen 132.
Elasmobranchier 35, 38, 89, 91, 92, 94,
117, 207, 208, 212.
Elephas 155, 185.
Emys lutaria 31, 32, 80.
Erinaceus 3, 6, 9, 10, 12, 13, 19, 33,
35, 45, 56, 101, 105, 106, 109, 110,
122, 142, 143, 144, 146, 148, 150,
151, 165, 170, 171, 173, 175, 177,
178, 179, 188, 194, 200, 201.
Equus 158, 166, 167, 180, 182, 195,
197, 198, 226.

F.

- Fische 26, 37, 88, 100.
Fledermaus, s. *Vespertilio* 4, 5, 6, 11,
33, 35, 87, 106, 109, 110, 154, 165,
175.
Forficula 108.
Frettchen 154.
Frosch, s. *Rana*.
Fuchs 154.

G.

- Galago* 160, 167.
Galeopithecus 4, 6, 11, 14, 16, 42, 45,
101, 105, 110, 111, 134, 153, 177,
179.
Ganoiden 38, 94, 115, 116, 208.
Gecko 82.
Gephyreen 25, 37, 107, 206.
Gryllus 108.
Gymnarchus niloticus 210, 211.
Gymnophionen 65, 66, 68, 73.
Gymnura 3, 13, 45, 101, 105, 142, 194.

H.

- Hapalidae 216.
Hippopotamus 180.
Hirundo 31.
Huhn 31, 36, 94, 113, 114, 124, 229.
Hund 3, 4, 39, 40, 42, 45, 151, 152,
153, 154, 156, 164, 171, 175, 176.
Hylobates 121, 147.
Hyopsodidae 216.
Hypogeophis 66, 67, 68, 71, 83.
Hyrax 155, 156, 202.

I.

- Ichthyopsida* 37, 38, 41, 204.
Ichthiopterygia 208.
Insectivoren 3, 104, 111, 122, 135, 141,
149, 152, 154, 156, 160, 161, 164,
168, 171, 172, 182, 183, 188, 197,
198, 200, 201, 216, 224, 225, 226,
227.
Invertebrata 2, 108.

K.

- Känguruh 226.
Kaninchen, s. *Lepus*.
Katarrhine Affen 119, 147, 148, 165,
166, 178.
Katze 3, 154.
Knorpelfische 1, 208, 229.
Krokodile 80.

L.

- Lacerta muralis* 31, 83, 132, 133.
Landtiere 208, 209, 211.
Larus 31.
Lemuren 3, 125, 152, 156, 158, 159,
160, 161, 164, 166, 180, 182, 184,
187, 198, 199, 202, 216, 217, 218,
219, 220, 221, 222, 223, 224, 225,
226.
Lepidosiren 92, 93.
Lepisma 108.
Lepidosteus 115.
Lepus 3, 4, 5, 8, 9, 16, 20, 45, 104,
144, 150, 152, 153, 154, 165, 171,
175, 176, 179.
Lophiomys 226.
Luscinia 31.

M.

- Macacus* 3.
Mammalia 24, 65, 123, 179, 180, 204,
207, 208, 211, 212, 213, 214, 221.
Manis 4, 45, 47, 156, 158, 159, 180,
198.
Marsupialia 113, 226.
Maulwurf, s. *Talpa*.
Megaladapidae 222.
Menicotheridae 155.
Mensch 2, 8, 11, 13, 14, 45, 47, 101, 103,
105, 118, 124, 126, 129, 131, 132, 142,

146, 147, 153, 156, 165, 170, 171,
176, 177, 178, 179, 182, 188, 193, 200,
201, 215, 216, 217, 219, 220, 221.
Metachromys 217.
Metatheridae 227.
Microchoerus 216.
Mixodectes 217, 218.
Mollusken 2.
Monodelphia 17, 27, 29, 30, 39, 124,
126, 138, 141, 162, 167, 192, 202,
203, 205, 213, 214.
Monotremen 29, 85, 214.
Microsyops 217.
Multituberculata 213.
Muraenoidae 96.
Mus 3, 6, 14, 15, 16, 45, 103, 135,
150, 151, 177.
Mustelus 26.
Mycetes 179.
Myrmecophaga 159.

N.

Necrolemur 216.
Nemertinen 25, 37, 107, 206.
Neopithecini 216.
Nesopithecidae 222.
Nesopithecus 222.
Nomarthra 160.
Nycticebus 3, 124, 132, 133, 159, 160,
167, 198, 199, 217, 221.

O.

Opossum 4, 5, 7, 15, 20, 21, 138, 166,
182, 190.
Ornithodelphia 17, 27, 28, 29, 30, 36,
76, 84, 85, 114, 123, 126, 134, 162,
203, 205, 214.
Ornithorhynchus 27, 28, 29, 84, 85, 86,
87.
Orycteropus capensis 159.
Osteophora 212, 229.
Ovis 3, 15, 16, 39, 42, 129, 133, 186,
195, 196, 198, 199.

P.

Palaeopithecini 216.
Passer 76, 77, 78, 79, 83.
Perameles 113, 139, 152, 162, 163, 164,
165, 167, 172, 180, 183, 189, 190,
192.

Peripatus 108.
Perissodactyla 226.
Petromyzon 93, 128.
Phascolarctos 162, 190.
Pholidota 156, 160.
Ptilidium 25, 26, 107, 112.
Platyrrhinae 179.
Podiceps 31.
Polypterus 209, 210.
Primaten 3, 46, 47, 73, 97, 101, 112, 119,
120, 123, 124, 125, 126, 131, 134,
141, 143, 146, 147, 150, 152, 159, 160,
161, 171, 176, 178, 182, 193, 200,
201, 205, 215, 216, 217, 218, 219,
221, 222, 223, 224, 225, 226, 227.
Pristiurus 90.
Proboscidea 156.
Proglires 218.
Protetrapoden 24, 26, 113, 114, 126,
141, 184, 209, 214.
Protopterus 92.
Pteropus 11, 13, 101, 104, 110, 112, 174.

R.

Rana, s. Frosch 68, 69, 70, 71, 72, 73,
74, 94, 114.
Ratte 103.
Raubtiere 154, 171, 185, 187, 188, 192.
Reptilien 1, 17, 23, 27, 31, 32, 33, 35,
36, 37, 79, 81, 83, 85, 87, 110, 116,
118, 205, 208, 212, 213, 214, 227.
Rodentia 3, 103, 104, 134, 141, 149,
150, 154, 155, 165, 171, 174, 175,
177, 182, 183, 194, 198, 200, 225,
226.

S.

Saccobranchus 210.
Salmonidae 96.
Säugetiere 1, 3, 4, 5, 7, 17, 18, 20, 22,
23, 24, 27, 28, 30, 31, 32, 35, 36,
37, 38, 39, 41, 45, 47, 48, 49, 55,
60, 65, 66, 68, 71, 73, 76, 80, 82,
83, 84, 91, 92, 95, 97, 98, 100, 101,
105, 108, 112, 113, 117, 118, 120, 121,
122, 124, 125, 126, 129, 130, 133,
134, 138, 141, 142, 153, 155, 161, 163,
166, 175, 179, 180, 182, 183, 184,
185, 186, 187, 190, 200, 202, 203.

205, 208, 213, 214, 215, 223, 224,
225, 226, 229.
Sauropsiden 23, 24, 27, 30, 35, 36,
41, 65, 76, 80, 82, 83, 84, 85, 86,
97, 100, 101, 103, 108, 112, 113,
114, 116, 118, 120, 123, 124, 126,
130, 133, 134, 138, 203, 204, 205,
206, 207, 208, 211, 212, 213.

Sauropterygia 208.

Sciurus 3, 45, 152, 177.

Schaf, s. *Ovis*.

Schildkröten 79.

Schwein, s. *Sus*.

Scomber 210.

Scomberesox Camperi 210.

— *Rondeletii* 210.

Sebastes 210.

Selachier 92, 116, 129.

Seps 36.

Siluridae 210.

Simidae 222.

Sipunculus nudus 25.

Sirenia 156.

Smilodectes 217.

Sorex 3, 6, 8, 9, 16, 20, 21, 35, 39,
40, 41, 42, 44, 45, 46, 62, 64, 71, 104,
123, 129, 144, 152, 164, 165, 171,
172, 173, 178, 192.

Sphenodon 32, 33, 34, 35, 36, 79, 109.

Squamipennes 210.

Sterna 31.

Struthio 80.

Sus 3, 9, 15, 42, 110, 112, 158, 166, 167,
180, 182, 187, 195, 196, 198, 226.

T.

Taenioides 210.

Talpa 3, 20, 45, 140, 153, 165, 172, 174,
179, 180, 188, 189.

Tapir 180, 226.

Tarsius 3, 6, 8, 9, 11, 15, 17, 19, 20,
36, 42—47, 50—61, 64, 66, 67, 68,
72, 73—75, 80, 81, 83, 85, 86, 87,
89, 91, 94, 95, 97, 111, 112, 118,
122, 124, 126—131, 132, 133, 142,
144, 147, 148, 149, 150, 151, 152,
156, 165, 171, 176, 177, 178, 179,
193, 201, 216, 219, 220, 221, 222.

Tatusia 134.

Teleostier 1, 38, 48, 92, 95, 96, 116, 117,
129, 205, 206, 207, 208, 210, 211,
212.

Tetrapoden 203, 211, 227.

Thynnus 210.

Torpedo 90, 91.

Toxodontia 156.

Tragulus 157, 158, 186.

— *meminna* 157, 197.

Trionyx japonica 31.

Trilon 70, 74, 94.

Tritylodon 213.

Tropidonotus 31.

Trutta fario 97.

Tubulidentula 160.

Tupaja 3, 4, 6, 8, 9, 10, 11, 15, 16,
36, 39, 40, 45, 80, 111, 112, 122, 129,
135, 144, 151, 152, 165, 166, 171,
172, 173, 174, 177, 178, 190.

U.

Umbrina 210.

Ungulata 3, 104, 122, 125, 141, 152,
155, 156, 158, 159, 160, 161, 164,
183, 188, 195, 196, 198, 199, 200,
201, 202, 221, 225, 226.

Urodelen 65, 73, 93, 195.

V.

Vespertilio s. Fledermaus 3, 6, 31, 33,
35, 110, 153, 165, 171, 175, 194.

Vertebraten 2, 18, 22, 23, 25, 27, 35,
37, 38, 40, 64, 65, 94, 100, 108,
115, 128, 131, 138, 204, 205, 207,
212, 214, 227, 229.

Vögel 1, 17, 23, 30, 31, 35, 36, 77, 78,
80, 81, 83, 85, 113, 116, 124, 205.

W.

Walfische 209.

Wirbellose 22, 108.

Wirbeltiere 2, 18, 23, 24, 41, 46, 48,
94, 97, 102, 108, 117, 124, 204, 214.

Wiederkäuer 158.

Würmer 2, 25, 37.

X.

Xenarthra 156.

Z.

Zoarcis 26.

Autorenregister.

A.

Assheton 3, 16, 45, 75, 114, 155, 202, 210.

B.

Balfour 17, 129, 229.

Ballowitz 87.

Barbieri, Ciro 157.

Bashford Dean 94, 115.

Bateson 228.

Bellonci 71.

Beneden, E. v. 3, 4, 5, 6, 9, 33, 35, 36, 87, 88, 100, 110, 120, 121, 174.

Beneke 3.

Boeke 95, 96, 97.

Bonnet 3, 4, 22, 39, 40, 41, 42, 45, 46, 49, 60, 62, 101, 129, 133, 151, 175, 185, 195, 196.

Bischoff 5.

Brachet 68, 69, 70, 71, 72, 73, 75, 94, 97, 129, 204.

Brauer 66, 68, 71, 73.

Braus 93.

Bryce 3, 103, 146, 169, 177, 178, 202.

C.

Caldwell 17, 27, 162, 163.

Cerfontaine 89.

Corning 70, 80, 132, 133.

D.

Davenport 79.

Dean 94, 115.

Deighton 129.

Desor 25, 107, 112.

Disse 150.

Driesch 58.

Duval 3, 5, 6, 23, 36, 110, 145, 150, 151, 166, 168, 174, 175, 178.

E.

Eternod 36.

F.

Fleischmann 3.

Flower 223, 224.

Forsyth Major 222.

Fraser 3.

Frommel 174.

Fürbringer 65, 213.

G.

Giacomini 36.

Götte 70, 72, 81, 129, 208.

Göhre 13, 104, 174.

Graham Kerr 93.

H.

Haeckel 100.

Hatschek 25, 229.

Heape 3, 17, 20, 82.

Hensen, v. 3, 22, 49, 53, 58, 66, 87.

Hertwig, O. 18, 22, 32, 34, 39, 40, 41, 46, 48, 81—83, 86, 87, 91, 101, 151, 160, 229.

Herwerden, M. v. 174, 190.

Heukelom, s. Siegenbeek van Heukelom.

Hill 17, 27, 28, 29, 36, 84, 85, 86, 87, 113, 137, 139, 140, 161, 162, 163, 164, 183, 190, 223.

His 81, 89, 90.

Hubrecht 3, 6, 8, 11, 16, 17, 19, 21—23, 33, 41, 42, 50, 54—56, 62, 64, 81, 89, 93, 109, 111, 112, 120, 124, 127, 133, 148, 153, 154, 159, 160, 164, 169, 171, 172, 173, 223, 228.

Huxley 224.

J.

Jenkinson 150.

Ch. Julin 3, 4, 174.

K.

Keibel 3, 5, 7, 20, 39, 42, 46, 60, 62, 82, 88, 110, 112, 124, 148, 159, 195, 204.

Klaatsch 209.
Kleinenberg 47.
Kölliker 9, 16, 39, 44, 82.
Kollmann 146.
Kowalevsky 229.
Kupffer 96, 97.

L.

Lee, G. 104.
Legros 18, 89.
Linnaeus 117.
Lwoff 72, 89.
Lydekker 222—224.

M.

Masius 3.
Mehnert 30—32, 34, 35, 79, 80, 81.
Miguel Fernandez 134.
Milne Edwards 23, 38.
Mitsukuri 31, 32, 34, 35, 79, 87.
Mollier 40, 82, 91, 120.
Muller, F. 150.

N.

Nolf 174, 175.

O.

Osborn 217.
Owen 161.

P.

Peters 3, 132, 143, 146, 169, 177.

R.

Rabl 40, 46.
Rauber 16, 17, 32, 104.
Ray Lankester 207.
Reichert 181.
Resink 143, 144, 169.
Robinson 3, 75.
Roux 2.
Rückert 40, 55, 81, 82, 89, 90, 91,
92, 120, 129.

S.

Salensky 115.
Saxer 120.
Schauminsland 30, 32, 33, 34, 35, 76,
77, 78, 79, 83, 87, 101.
Schlater 36.
Schoenfeld 151, 152, 164, 175, 185.
Schwink 70.
Sedgwick-Minot 23, 25, 145, 227.
Seeley 213.
Selenka 3, 4, 5, 7, 11, 13, 15, 16, 20,
21, 39, 103, 104, 112, 113, 119,
121, 135, 138, 139, 146, 147, 148,
150, 151, 158, 161, 178, 190.
Semon 17, 27, 28, 29, 37, 93, 115, 123.
Siegenbeek van Heukelom 3, 143,
146, 177.
v. Spee 3, 120, 121, 146.
Spengel 208.
Strahl 79, 132, 146, 151, 152, 154, 158,
160, 163, 164, 171, 172, 177—180,
185, 196.
Studiati 36.
Sumner 95.
Swaen 94, 97, 129.

T.

Teacher 3, 103, 146, 169, 177, 202.

V.

Vernhout 172.
Voeltzkow 80, 87.

W.

Weber 155, 159, 160.
Wenckebach 48, 83, 87, 122.
Weyssse 3, 9, 110.
Will 79, 87.
A. Willey 108.
Wilson 2, 17, 27, 28, 29, 36, 58, 84,
85, 86, 87, 94.
Woltereck 229.
Wortman 213, 216, 217—226.

Z.

Ziegler 39, 48, 74, 94, 96, 122.

