



Lecithoblast und Angioblast der Wirbelthiere: histogenetische Studien

<https://hdl.handle.net/1874/276549>

DOOS 9

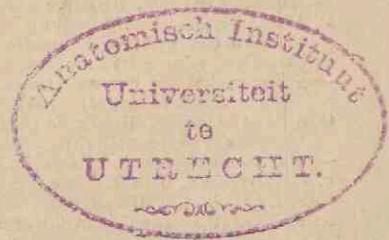
8d-21

LECITHOBLAST UND ANGIOBLAST DER WIRBELTHIERE.

HISTOGENETISCHE STUDIEN

VON

WILHELM HIS.



N. 1010.

Des XXVI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe
der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N^o IV.

MIT 102 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER

1900.



Einzelpreis: 8 Mark.

MBUMA
G 8-21

ABHANDLUNGEN

DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU LEIPZIG.

MATHEMATISCH-PHYSISCHE CLASSE.

- ERSTER BAND. (I. Bd.)* Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1852. brosch. Preis 13 M. 60 S.**
- A. F. MÖBIUS, Ueber die Grundformen der Linien der dritten Ordnung. Mit 1 Taf. 1849. 2 M. 40 S.
 P. A. HANSEN, Auflösung eines beliebigen Systems von linearischen Gleichungen. — Ueber die Entwicklung der Grösse $(1-2\alpha H + \alpha^2)^{-\frac{1}{2}}$ nach den Potenzen von α . 1849. 1 M. 20 S.
 A. SFRBECK, Ueber die Querschwingungen elastischer Stäbe. 1849. 1 M.
 C. F. NAUMANN, Ueber die cyclocentrische Conchospirale u. über das Windungsgesetz v. Planorbis Cornuus. 1849. 1 M.
 W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Widerstandsmessungen). 2. Abdruck. 1863. 3 M.
 F. REICH, Neue Versuche mit der Drehwaage. 1852. 2 M.
 M. W. DROBISCH, Zusätze zum Florentiner Problem. Mit 1 Taf. 1852. 1 M. 60 S.
 W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Diamagnetismus). Mit 1 Taf. 2. Abdruck. 1867. 2 M.
- ZWEITER BAND. (IV. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1855. brosch. Preis 20 M.**
- M. W. DROBISCH, Ueber musikalische Tonbestimmung und Temperatur. Mit 1 Taf. 1852. 3 M.
 W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. Mit 18 Taf. 1852. 4 M.
 P. A. HANSEN, Entwicklung des Products einer Potenz des Radius Vectors mit dem Sinus oder Cosinus eines Vielfachen der wahren Anomalie in Reihen, die nach den Sinussen oder Cosinussen der Vielfachen der wahren, excentrischen oder mittleren Anomalie fortschreiten. 1853. 3 M.
 — Entwicklung der negativen und ungraden Potenzen der Quadratwurzel der Function $r^2 + r'^2 - 2rr'(\cos U \cos U + \sin U \sin U \cos J)$. 1854. 3 M.
 O. SCHLÖMILCH, Ueber die Bestimmung der Massen und der Trägheitsmomente symmetrischer Rotationskörper von ungleichförmiger Dichtigkeit. 1854. 80 S.
 — Ueber einige allgemeine Reihenentwicklungen und deren Anwendung auf die ellipt. Functionen. 1854. 1 M. 60 S.
 P. A. HANSEN, Die Theorie des Aquatorcals. 1855. 2 M. 40 S.
 C. F. NAUMANN, Ueber die Rationalität der Tangenten-Verhältnisse tautozonaler Krystallflächen. 1855. 1 M.
 A. F. MÖBIUS, Die Theorie der Kreisverwandtschaft in rein geometrischer Darstellung. 1855. 2 M.
- DRITTER BAND. (V. Bd.) Mit 15 Tafeln. hoch 4. 1857. brosch. Preis 19 M. 20 S.**
- M. W. DROBISCH, Nachträge zur Theorie der musikalischen Tonverhältnisse. 1855. 1 M. 20 S.
 P. A. HANSEN, Auseinanderset. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 1. Abhdlg. 1856. 5 M.
 R. KOHLRAUSCH und W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere Zurückführung der Stromintensitäts-Messungen auf mechanisches Maass. 2. Abdruck. 1859. 1 M. 60 S.
 H. DARREST, Resultate aus Beobachtungen der Nebelflecken und Sternhaufen. Erste Reihe. 1856. 2 M. 40 S.
 W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 1. Abhdlg.: Ueb. d. Mess. d. atmosph. Electricität nach absol. Maasse. M. 2 Taf. 1856. 6 M.
 W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. II. Mit 13 Taf. 1857. 4 M.
- VIERTER BAND. (VI. Bd.) Mit 29 Tafeln. hoch 4. 1859. brosch. Preis 22 M. 50 S.**
- P. A. HANSEN, Auseinanderset. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol. Störungen d. klein. Planeten. 2. Abhdlg. 1857. 4 M.
 W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 2. Abhdlg.: Ueber die thermo-elekt. Eigensch. des Boracites. 1857. 2 M. 40 S.
 — Elektr. Untersuch. 3. Abhdlg.: Ueber Electricitätserregung zwischen Metallen und erhitzten Salzen. 1858. 1 M. 60 S.
 P. A. HANSEN, Theorie der Sonnenfinsternisse und verwandten Erscheinungen. Mit 2 Taf. 1858. 5 M.
 G. T. FECHNER, Ueber ein wicht. psychophys. Grundgesetz u. dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrössen. 1858. 2 M.
 W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellentheilung wachsendem Endosperm. Mit 27 Taf. 1859. 8 M.
- FÜNFTER BAND. (VII. Bd.) Mit 30 Tafeln. hoch 4. 1861. brosch. Preis 24 M.**
- W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 4. Abhdlg.: Ueber das Verhalten d. Weingeistflamme in elektr. Beziehung. 1859. 2 M.
 P. A. HANSEN, Auseinanderset. e. zweckm. Meth. z. Berechn. d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 3. Abhdlg. 1859. 7 M. 20 S.
 G. T. FECHNER, Ueber einige Verhältnisse des binoculars Schens. 1860. 5 M. 60 S.
 G. METTENIUS, 2 Abhdlgen.: I. Beitr. z. Anatomie d. Cycadeen. Mit 5 Taf. II. Ueber Seitenknospen bei Farnen. 1860. 3 M.
 W. HOFMEISTER, Neue Beitr. z. Kenntn. d. Embryobildung d. Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Mit 25 Taf. 1861. 8 M.
- SECHSTER BAND. (IX. Bd.) Mit 10 Tafeln. hoch 4. 1864. brosch. Preis 19 M. 20 S.**
- W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 5. Abhdlg.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 1. Theil. 1861. 1 M. 60 S.
 — Messungen über die Absorption der chemischen Strahlen des Sonnenlichtes. 1862. 1 M. 20 S.
 P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 1. Abhdl. 1862. 9 M.
 G. METTENIUS, Ueber den Bau von Angiopteris. Mit 10 Taf. 1863. 4 M. 40 S.
 W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere über elektrische Schwingungen. 1864. 3 M.
- SIEBENTER BAND. (XI. Bd.) Mit 5 Tafeln. hoch 4. 1865. brosch. Preis 17 M.**
- P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 2. Abhdl. 1864. 9 M.
 G. METTENIUS, Ueber die Hymenophyllaceae. Mit 5 Taf. 1864. 3 M. 60 S.
 P. A. HANSEN, Relationen einestheils zw. Summen u. Differenzen u. andertheils zw. Integralen u. Differentialen. 1865. 2 M.
 W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 6. Abhdlg.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 2. Theil. 1865. 2 M. 80 S.
- ACHTER BAND. (XIII. Bd.) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1869. brosch. Preis 24 M.**
- P. A. HANSEN, Geodätische Untersuchungen. 1865. 5 M. 60 S.
 — Bestimmung des Längenunterschiedes zwischen den Sternwarten zu Gotha und Leipzig, unter seiner Mitwirkung ausgeführt von Dr. Auwers und Prof. Bruhns im April des Jahres 1865. Mit 1 Figurentafel. 1866. 2 M. 80 S.
 W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 7. Abhdlg.: Ueber die thermoelekt. Eigensch. d. Bergkrystalles. M. 2 Taf. 1866. 2 M. 40 S.
 P. A. HANSEN, Tafeln der Egeria mit Zugrundelegung der in den Abhandlungen der K. S. Ges. d. Wiss. in Leipzig veröffentlichten Störungen dieses Planeten berechnet und mit einleitenden Aufsätzen versehen. 1867. 6 M. 80 S.
 — Von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1867. 6 M.
- NEUNTER BAND. (XIV. Bd.) Mit 6 Tafeln. hoch 4. 1871. brosch. Preis 18 M.**
- P. A. HANSEN, Fortgesetzte geodätische Untersuchungen, bestehend in zehn Supplementen zur Abhandlung von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1868. 5 M. 40 S.
 — Entwicklung eines neuen veränderten Verfahrens zur Ausgleichung eines Dreiecksnetzes mit besonderer Betrachtung des Falles, in welchem gewisse Winkel vorausbestimmte Werthe bekommen sollen. 1869. 3 M.
 — Supplem. z. d. geodät. Untersuch. benannten Abhdlg., die Reduction d. Winkel eines sphäroid. Dreiecks betr. 1869. 2 M.
 W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 8. Abhdlg.: Ueber die thermoelekt. Eigensch. des Topases. Mit 4 Taf. 1870. 2 M. 40 S.
 P. A. HANSEN, Bestimmung der Sonnenparallaxe durch Venusübergänge vor der Sonnenscheibe mit besonderer Berücksichtigung des im Jahre 1874 eintreffenden Vorüberganges. Mit 2 Planigloben. 1870. 3 M.
 G. T. FECHNER, Zur experimentalen Aesthetik. 1. Theil. 1871. 2 M.

*) Die eingeklammerten römischen Ziffern geben die Zahl des Bandes in der Reihenfolge der Abhandlungen beider Classen an.

g. d. - 21

D 8
30

embryogene

LECITHOBLAST UND ANGIOBLAST
DER WIRBELTHIERE.

HISTOGENETISCHE STUDIEN

VON

WILHELM HIS.

Des XXVI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe
der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N^o IV.

MIT 102 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1900.

Vorgetragen für die Abhandlungen am 2. Juli 1900.
Das Manuscript eingereicht am 21. Juli 1900.
Den letzten Bogen druckfertig erklärt am 17. November 1900.

LECITHOBLAST UND ANGIOBLAST
DER WIRBELTHIERE.

HISTOGENETISCHE STUDIEN

VON

WILHELM HIS.

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

PHYSICS DEPARTMENT

PHYSICS 311

PHYSICS 311

Unter obigem Titel fasse ich eine Anzahl von Studien zusammen, zu denen ich seit Jahren Material zu sammeln bestrebt gewesen bin. Wäre ich jünger, so hätte ich wohl noch eine fernere Anzahl von Jahren verstreichen lassen, ehe ich mich zur Herausgabe der vorliegenden Arbeit entschlossen hätte. So aber möchte ich mich davon, als von einer Art von histologischem Testament frei machen. Leicht hätte ich ja dankbarere Themata finden können, als das hier bearbeitete, und wäre ich dem Rath wissenschaftlicher Freunde gefolgt, so hätte ich keine Zeit mehr an eine Aufgabe verwendet, deren Bearbeitung mir im besten Fall nur Enttäuschungen bringen konnte. Da mich indessen das Problem von dem gesetzmässigen Zusammenhang zwischen der Natur der sich entwickelnden Gewebe und den Bedingungen ihrer Entstehung seit Beginn meiner wissenschaftlichen Thätigkeit erfasst hat, so musste ich noch einmal den Versuch wagen, festzustellen, inwieweit es überhaupt zur Zeit Aussichten auf Lösung darbierte.

Wenn ich mich zurückzuerinnern suche, so ist mir das Problem der spezifischen Gewebsscheidung zuerst in den Entwicklungsgeschichtlichen Vorlesungen entgegen getreten, die ich im Sommer 1851 bei ROBERT REMAK gehört habe. Damals theilte uns REMAK aus seinen noch unpublicirten Beobachtungen die grundlegende Thatsache mit von der doppelten Anlage der Drüsen aus einem der epithelialen Gränzblätter und aus dem gefässführenden mittleren Keimblatt. Eine Arbeit über die Bildung des Eierstockes hat mich dann 1865 zum ersten Male selbstthätig in das Gebiet der Entwicklungsgeschichte hineingeführt und mir, in eigener Anschauung, den Gegensatz im Verhalten epithelialer und gefässführender Theile vor Augen gestellt. Noch im gleichen Jahr 1865 habe ich in einer Gelegenheitsschrift, dem Baslerprogramm „über die Häute und Höhlen des Körpers“ die in REMAK's Darstellung zurückgebliebenen Widersprüche zu heben gesucht, die sich einer einheitlichen Ableitung der Gefässe aus dem mittleren Keimblatte entgegenzustellen schienen. Ich habe dort gezeigt, dass die Blut-

gefäße des dem Ectoderm entstammenden Gehirns und Rückenmarkes vom mittleren Keimblatt her in diese Organe hereinwachsen und bin gleichzeitig mit V. HENSEN für eine Ableitung der Ganglien und Nerven aus dem oberen Keimblatt eingetreten. Meine Stellung zu den gegebenen histogenetischen Aufgaben habe ich am Schlusse jenes Programms also formulirt: „Vor unseren Augen sehen wir die Gewebe sich aufbauen und zwar Alle aus demselben elementaren Baustein der Zelle. Die Zelle aber obwohl mit reichen inneren Kräften ausgestattet, entwickelt sich nur in innigster Abhängigkeit von äusseren Lebensbedingungen, und auf vorübergehende äussere Einwirkung reagirt sie alsbald, sei es durch Abänderung ihrer Vegetation, sei es durch anderweitige Abänderungen ihrer Lebenserscheinungen. Im Allgemeinen zeigt sich, dass ein auf die Zelle wirkender Reiz diese zum Wachsthum und zur Vermehrung bestimmt. . . . Wenn nun dieselbe Zelle einmal zur Muskelfaser, ein anderes Mal zum Blutkörper, ein drittes Mal zum Gefässbestandtheil wird, wenn sie ferner einmal Glutin, ein anderes Mal Chondrin, ein drittes Mal elastische Substanz ausscheidet, so liegt darin die Aufforderung zu untersuchen, warum denn eigentlich hier das eine, dort das andere Gewebe entsteht, und es erwächst für die Physiologie geradezu die Aufgabe, einerseits die Gesetze der Abhängigkeit des Zellenlebens von den äusseren Lebensbedingungen genau zu präcisiren, andererseits aber jenes System gegenseitig sich auslösender Reize zu ermitteln, das beim Aufbau der einzelnen Gewebe, sowie bei dem des Körpers überhaupt in Kraft tritt. Diese Aufgabe die durch die Beobachtung vom getrennten Verhalten der drei Keimblätter noch bedeutend complicirt wird, ist zwar sehr schwierig, aber unangreifbar ist sie sicherlich nicht. Es wird dabei die Forschung von den constanten Begleiterscheinungen auszugehen haben, mit denen das Auftreten jedes einzelnen Gewebsbestandtheiles sich verknüpft. Diese Erscheinungen werden einerseits durch die pathologisch-anatomische und experimentelle, andererseits durch die embryologische Beobachtung zugänglich, und besonders die auf letzterem Boden erhältlichen Resultate lassen einer durchgreifenden Induction noch einen weiten Spielraum offen.“

In diesen Sätzen ist die histologische Sonderung der Zellen, einestheils zu den auf sie wirkenden Reizen in Beziehung gesetzt worden, anderentheils zu ihren äusseren Lebensbedingungen. Für

beides konnte ich mich damals an gemachte Erfahrungen anlehnen. Die Bedeutung von Reizen hatte ich bei einer experimentellen Arbeit über die Hornhautentzündung (1856) kennen gelernt, die Rolle äusserer Einflüsse bei der Verfolgung der Bindegewebsentwicklung. Hier hatte ich (1865) die Abhängigkeit des sich bildenden Gefüges von den auf die Gewebsanlage wirkenden Druck- und Zugwirkungen klar zu stellen vermocht.

Fortgesetzte Studien über Hühnchenentwicklung haben mich weiterhin zur Aufstellung der vielgeschmähten Parablastlehre geführt. In ihr glaubte ich für den histologischen Gegensatz zwischen den Bindesubstanzen und dem Blut einerseits und den spezifischen Geweben andererseits ein durchgreifendes entwicklungsgeschichtliches Motiv aufgefunden zu haben. Meine damalige Lehre basirte auf einem breiten Untergrund von neuen Beobachtungen, die sich nur schwer einer einheitlichen Deutung hatten fügen wollen. Einestheils hatte ich die peripherische Entstehung der ersten Gefässanlagen und deren Hereinwachsen in den Embryo entdeckt, andernteils war ich auf die merkwürdigen Beziehungen gekommen, die sich im Bereich der Area opaca zwischen den Hypoblastzellen des Keimes und dem weissen Dotter entwickeln. Es hatte sich u. A. herausgestellt, dass das durch Dotteraufnahme in die Keimzellen entstehende Gewebe des Keimwalles zum Ausgangspunkt der Blut- und Gefässbildung wird, indem sich von seiner Oberfläche eine zwischen den übrigen Blastodermis-schichten selbständig sich ausbreitende Gewebsschicht, das sogenannte Gefässblatt ablöst. Des ferneren hatte ich, was in der Folge wenig geschehen ist, meine Untersuchungen auch auf frisches Keimwallgewebe ausgedehnt und war dabei auf Bilder gestossen, die mir ein Hervorgehen von Zellen aus weissen Dotterkugeln zu beweisen schienen. Nachdem wir aber im Verlauf der 70er Jahre durch die Arbeiten von FLEMMING, STRASSBURGER u. A. über die Organisation echter Zellenkerne und über die Vorgänge bei deren Vermehrung endgültig belehrt worden sind, bin auch ich zur Einsicht gekommen, dass die Zellennatur der weissen Dotterkugeln unhaltbar sei. Die örtliche Trennung der Blut- und Gefässanlagen vom Embryo und deren secundäres Hineinwachsen in den letzteren blieben mir unanfechtbar, und so auch ihre Beziehungen zum Keimwall. Das war der Standpunkt, den ich in meinem 1881 erschienenen Aufsatz über den Bindesubstanzkeim festgehalten habe. Die Zerlegung

des REMAK'schen Mesoderms in zwei verschiedene Bildungen war zu jener Zeit auch von den Gebrüdern HERTWIG gelehrt worden. Bindesubstanzen und Gefäße hielt ich, wie dies auch heute noch vielfach geschieht, für durchaus zusammengehörige Anlagen.

Seitdem sind wieder beinahe 2 Jahrzehnte verflossen, und die entwicklungsgeschichtliche Litteratur ist mittlerweile in's Ungemessene angewachsen. Das Urtheil über die Herkunft der Gefäße und des Bindegewebes ist aber noch weit davon entfernt, übereinstimmend zu lauten. Die peripherische Entstehung der ersten Blutanlagen und das Hercinwachsen der Gefäße in den Embryo sind zwar von bedeutenden Forschern und bei verschiedenen Wirbelthierklassen wieder gefunden worden. Noch haben wir aber Angaben, wie die von H. E. ZIEGLER, welcher bei Knochenfischen die Blutanlagen in den Körper verlegt und die von RÜCKERT, welcher accessorische Gefäßkeime in der Splanchnopleura und im Endoderm auftreten lässt. Andererseits wird die Rolle des Zwischenorgans zwischen Keim und Dotter, des Keimwalles oder Lecithoblasten noch jetzt von verschiedenen Forschern sehr verschieden beurtheilt, und auch HANS VIRCHOW's mühsame Arbeiten über das Dotterorgan der Wirbelthiere haben die gewünschte Klarheit nicht gebracht. Vollends aber bedürfen wir einer entscheidenden Begriffssonderung, seitdem RABL, den bisherigen Bann brechend, die Zusammengehörigkeit der Gefäß- und der Bindesubstanzenanlagen scharf in Abrede gestellt hat.

Ueber diese verschiedenen Fragen zunächst persönliche Klarheit zu gewinnen, war das Ziel vorliegender Arbeit. Opfer an Zeit und an älteren, lieb gewordenen Vorstellungen habe ich nicht gescheut. Hoffentlich trägt der Aufsatz zur Klärung bei. Die im Jahr 1865 gestellten Aufgaben lassen sich allerdings auch im Jahr 1900 nur sehr bruchstückweise lösen.

Ueber den Dotter der meroblastischen Eier und dessen Umbildung.

Die älteren Embryologen haben die sämtlichen Bestandtheile der Eierstockseier als Dotter bezeichnet und nach REICHERT's Vorgang das Material des Keimes als „Bildungsdotter“ vom „Nahrungsdotter“, oder, wie ich selber mich ausdrückte, als „Hauptdotter“ vom Nebendotter unterschieden. In seiner grossen Abhandlung

über das thierische Ei hat dann VAN BENEDEN (1868) den Begriff des „Deutoplasmas“ eingeführt, das er als accessorischen, der Nahrung dienenden Eibestandtheil dem lebenden und entwickelungsfähigen Protoplasma gegenüber gestellt hat.¹⁾ Seitdem hat man sich wohl stillschweigend dahin geeinigt das Wort „Dotter“ nur noch im Sinn von VAN BENEDEN's Deutoplasma zu gebrauchen und die Bezeichnung eines Bildungsdotters ganz fallen zu lassen. Es hat dies gegenüber den früheren Begriffsbestimmungen den Vorzug, dass auch die vom Protoplasma aufgenommenen, aber noch unverdaut gebliebenen Dotterbestandtheile, die Dotterplättchen, Dotterkörner u. s. w. in ihre richtige Stellung gebracht werden können. Ich werde also auch meinerseits unter „Dotter“ oder Deutoplasma den unverdauten Eiinhalt verstehen, gleichgültig ob er in Form von kleinen Körnern dem Keimprotoplasma eingelagert, oder ob er in einer oder der andern Form zu grösseren Vorräthen aufgespeichert ist.

Die Formen, in denen der Dotter bei den verschiedenen Abtheilungen des Thierreiches auftritt, wechseln bekanntlich nicht unerheblich. Bei den Vögeln treffen wir zartwandige leicht zerstörbare Blasen, die weissen und die gelben Dotterkugeln. Erstere enthalten in einer durch Wasserzusatz sich trübenden Flüssigkeit stark lichtbrechende, nach Zahl und Grösse wechselnde Inhaltskörper, letztere eine Unzahl ausnehmend feiner Körner. Das Reptilienei umschliesst gleichfalls Blasen mit Inhaltskörpern, ähnlich den weissen Dotterkugeln der Vögel, aber von etwas schwächerer Lichtbrechung. Im Amphibienei treten die so viel besprochenen krystalloiden Dotterplättchen auf. Solche Plättchen bilden auch einen Hauptbestandtheil des Selachiereies, und wir begegnen ihnen auf früheren Entwicklungsphasen in gewissen Knochenfischeiern (Cyprinoiden), wogegen der Hauptinhalt des reifen Knochenfischeies aus einer klaren, sehr concentrirten Flüssigkeit besteht. Dieser flüssige Dotter wird von einer dünnen protoplasmatischen Rindenschicht umfasst, in der gefärbte Fetttropfen und blasse, von mir früher als Kerne gedeutete Kugeln eingesprengt sind. Durch die, allerdings nur fragmentarisch publicirten Forschungen

1) E. VAN BENEDEN 1868. Recherches sur la composition et la signification de l'œuf Mém. cour. de l'Acad. de Belgique VI. XXXIV, S. 221. „le deutoplasma comprend outre le vitellus de nutrition de REICHERT les éléments nutritifs en suspension dans le protoplasma de la cicatricule.“

von F. MIESCHER¹⁾ wissen wir, dass die verschiedenen Dotterformen in ihrem chemischen Verhalten eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung zeigen. Die isolirten Dotterplättchen von Amphibien (Bombinator) sind in Kochsalzlösung löslich. Wird die Lösung mit Wasser vermengt, so fällt ein Stoff aus, der als Vitellin bezeichnet wird. Das Vitellin giebt Eiweisreactionen, es giebt an heissen Alkohol Lecithin ab, und durch Pepsinverdauung ist daraus ein nucleinähnlicher, phosphorreicher Körper zu gewinnen. Dieselben Eigenschaften, wie sie die Salzlösung von Dotterplättchen darbietet, kommen auch der klaren Dotterflüssigkeit des Lachseies zu, diese ist einer Salzlösung von Dotterplättchen gleich zu setzen. Ebenso lassen sich Eiweiskörper, Lecithin und nucleinartige Substanzen aus dem Dotter des Hühnereies darstellen. Diese Substanz und ein Theil des Fettes sind im Vitellin der verschiedenen Wirbelthiereier miteinander chemisch verbunden. Sie sind es, die nebst den unorganischen Salzen das Material für das Wachsthum der sich entwickelnden Zellen von Keim und Embryo liefern. Es finden dabei eine Zerlegung des Vitellins, sowie anderweitige chemische Umsetzungen statt, und die vital active Substanz, die diese Vorgänge bewirkt, ist das Protoplasma des Eies. Ihm kommt zur Zeit der Eibildung das Vermögen zu, die dem Blut entstammenden Vorstufen der Dottersubstanz in sich aufzunehmen, sie zu condensiren, sie im Verlauf der Embryonalentwicklung wieder zu

1) FR. MIESCHER, Histochemische und physiologische Arbeiten Leipzig 1897. Bd. II. S. 108 u. S. 304. Das „Eiernuclein“, von dem im obigen Text die Rede ist, darf mit dem Nuclein aus Zellkernen nicht identificirt werden. Es hat die Bedeutung einer gepaarten Albuminphosphorsäure. Nach MIESCHER's Auffassung enthält der Dotter den phosphorhaltigen Hauptbestandtheil der Zellkerne nicht vorgebildet. Dieser entsteht erst im Laufe der weiteren Entwicklung aus der Albuminphosphorsäure oder aus dem Lecithin. — Von Interesse sind auch für uns Histologen die von MIESCHER festgestellten Löslichkeitsverhältnisse des Vitellins und seiner Constituenten. Vitellin ist in Kochsalzlösung löslich, Lecithin unlöslich; Vitellin in verdünnter Salzsäure löslich, Eiernuclein unlöslich. Fett findet sich im Dotter in grossen Mengen gelöst, obwohl es in verdünnter Salzlösung unlöslich ist. Die Anwesenheit des Lecithins im Vitellin scheint die Bedingung für die Bindung des Fettes zu sein. Wie MIESCHER gefunden hat, so enthält beim Lachs zur Zeit des Eierstockwachsthums das Blutserum erhebliche Mengen von Lecithin und von Fett, die an Eiweis gebunden und dadurch in Lösung erhalten sind, daneben enthält das Blutserum auch unverhältnissmässig grosse Mengen von Globulin. Globulin, Lecithin und Fett sind somit die vom Blut an den Eierstock abgegebenen und von diesem als Dotter verkuppelten und aufgespeicherten Materialien.

zerspalten und sie als assimilationsfähiges Nahrungsmaterial zu verwerthen.

Bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse ist zuzugestehen, dass den körperlichen Dotterbestandtheilen eine morphologische Bedeutung im Sinn der Histologie nicht zukommt. Ihre Stellung ist am ehesten vergleichbar derjenigen der pflanzlichen Aleuronkörner oder der Stärkekörner, die ja auch einen mehr oder minder charakteristischen Bau besitzen, obwohl sie nicht als lebende Substanz, sondern als histologisch unorganisirtes Reservematerial der Zellen zu betrachten sind. Gleichwohl dürfen die Formen der körperlichen Dotterbestandtheile nicht vernachlässigt werden. Schon der Umstand, dass sie unter Umständen zu Verwechselungen mit lebenden Zellengebilden Anlass geben können, fordert zu deren genauem Studium auf. Dazu kommt, dass die im Dotter ablaufenden Umsetzungen vor- und rückschreitender Art auch im Verhalten der körperlichen Bestandtheile ihren bestimmten Ausdruck finden. Besonders auffallend sind die so weit verbreiteten Incinanderschachtelungen von Körpern ungleicher Consistenz und Lichtbrechung, die Umlagerung von stark lichtbrechenden Festgebilden durch eine schwach lichtbrechende Hülle, die entweder aus einer mit Flüssigkeit gefüllten Blase, oder aus einem weichen gallertartigen Substanzmantel besteht. Das Prototyp solcher Bildungen sind die weissen Dotterkugeln des Hühnereies. Aehnliche Bildungen finden sich nicht nur im Reptilienei sondern auch im Ei der Selachier und auf frühern Entwicklungsstufen in dem der Knochenfische.

Bei vergleichenden Beschreibungen des Dotters besteht das Bedürfniss nach kurzen Ausdrücken für die sich entsprechenden Formgebilde des Dotters. Bei Fisch- und Amphibieneiern sind die Bezeichnungen Dotterplättchen und Dotterkörner für die stark lichtbrechenden compacten Einlagerungen allgemein gebräuchlich und nicht misszuverstehen. Beim Vogelei pflegt man von weissen und von gelben Dotterkugeln zu sprechen und in den ersteren kommen bekanntlich kuglig gestaltete stark lichtbrechende Inhaltskörper vor. Diese Innenkörper sind zwar mit den Dotterplättchen der Fisch- und der Amphibieneier chemisch nicht als identisch, aber doch jedenfalls als verwandt zu bezeichnen, und es ist daher am angemessensten, wenn man das Wort Dotterkugel auf sie beschränkt und für die in so weiter

Verbreitung vorkommenden Hüllengebilde, für die sog. weissen Dotterkugeln des Vogeleies, für die ähnliche Bildungen des Reptileneies und für die im Knochenfischei und im Selachierei, sei es während der Ovarialperiode, sei es später auftretenden hellen Kugeln einen besonderen Namen sucht.¹⁾ Ich möchte hierfür den Namen „Dottercytoid“ vorschlagen, in Erinnerung daran, dass solche Gebilde von älteren Forschern (SCHWANN, REICHERT, COSTE) und von mir selber einmal für Zellen gehalten worden sind.²⁾ Dem in's Morphologische hinüber spielenden Namen lässt sich vielleicht später ein sachgemässer chemischer substituieren. Im weiteren Sinne möchte ich alle im Eidotter auftretenden blassen Kugeln Dottercytoide nennen, mögen sie körperliche Einschlüsse haben, oder nicht. Leeren Cytoiden begegnen wir im Laufe der

1) Das Bedürfniss besonderer Namen für die als Dottercytoide bezeichneten Gebilde fällt für diejenigen Beobachter weg, die sich der Mühe entzogen haben, frisches Material eingehender und unter den nöthigen Vorsichtsmaassregeln zu studiren. In zahlreichen Arbeiten wird der Dotter des Vogel- und des Reptileneies nur als körnige Masse vorgeführt, weil zu dessen Untersuchung nur Schnittpräparate von fixirtem Material gedient haben. Ich habe schon vor längerer Zeit (1875 der Keimwall des Hühnereies HIS u. BRAUNE Zeitschrift für An. u. Entwg. Bd. 1 S. 281) diesen methodischen Mangel gerügt und gezeigt, wie wichtige, aber allerdings auch schwer deutbare Beobachtungen an frischem Material zu machen sind. Die Kunst frischen Dotter, oder frisches Keimwallmaterial zu untersuchen, haben die älteren Beobachter mit ihrer einfachen Technik schon seit VON BAER geübt. Fast scheint es aber, als sei über unserer complicirten Technik diese Kunst verloren gegangen. So beschränkt sich HANS VIRCHOW in seiner sonst so ausführlichen Arbeit über den Dottersack des Hühnchens (1891. S. 239) auf die kurze Bemerkung: „Wenn wir Dotter ohne jeden Zusatz unter das Deckglas bringen, so erhalten wir durch den Druck des Deckglases einen Brei, an dem wir gar nichts über die morphologischen Verhältnisse lernen können.“ Der Satz ist wahr, aber es giebt bekanntlich auch Mittel, den Druck des Deckglases zu vermeiden.

2) Uebrigens treten auch neuere Autoren wieder für die zellenbildende Natur der weissen und sogar der gelben Dottercytoide ein. Es sind dies LAVDOWSKY und TISCHUTKIN 1899 Biolog. Centralblatt XIX 411 „Von den Beziehungen der Dotterelemente zu den Keimblattzellen“. Die genannten Autoren bezeichnen die Elemente des weissen Dotters als „Dottercyten“, ihre Inhaltskörper als „Dotterkugeln“, die gelben Dotterbestandtheile als „Dottersegmente“. Die Zellen der Keimhaut sollen aus den „Dottercyten“, diese aus „Dottersegmenten“ hervorgehen. Die Dottercyten sind noch keine richtigen Zellen. Ein Hauptgewicht wird auf den Nucleingehalt der Dottercyten gelegt. „Der Satz *cellula e cellula* hat in den frühesten Stadien keine morphologische sondern eine rein chemische Urquelle.“ In der grossen Mehrzahl der Dottercyten finden sich „während der Bebrütung massenhaft“ Anfänge von Karyomitose. Für das Detail verweise ich auf das Original, sowie auf den im Druck befindlichen ausführlichen Aufsatz.

Entwicklung bei Vögeln, Reptilien und Fischen sehr häufig. Im Ovarium treten sie sogar ausserhalb des Eies zwischen den Zellen der *M. granulosa* auf. Liegen sie inmitten trüber Dottermassen, so bieten sie den Anschein heller Vacuolen. Bevor eingehende histochemische oder doch mikrochemische Untersuchungen vorliegen, ist kaum zu sagen, inwieweit die verschiedenen, als Cytoide sich darstellenden Bildungen in Natur und Herkunft übereinstimmen. Im Allgemeinen kann man ja annehmen, dass sie aus gelöstem Vitellin bestehen, oder dass sie die Vorstufen zu solchen enthalten, dass sie somit zu den von ihnen umschlossenen Vitellinkörpern in genetischer Beziehung stehen, sei es in progressivem oder in regressivem Sinn.

Die im Innern von Dottercytoiden liegenden Kugeln oder Dotterplättchen zerfallen im Laufe der Entwicklung vielfach in kleinere Körner (Dotterkörner). Lösen sich dann weiterhin auch die Hüllen, so werden die Dotterkörner frei und können von den Zellen des Keimes aufgenommen werden. Ein mit Dotterkörnern erfülltes Cytoid und eine dotterkörnerreiche Keimzelle können sich sehr ähnlich sehen. An frischem Material sind Unterschiede des Glanzes bez. der Lichtbrechung als Unterscheidungsmerkmale zu brauchen.¹⁾ An Schnittpräparaten ist auf das Vorhandensein oder Fehlen eines Kernes zu achten, ein Auskunftsmittel, das allerdings bei sehr körnerreichen Kugeln versagen kann. Uebrigens nehmen die Keimzellen in früheren Entwicklungsstufen nicht nur Zerfallsproducte sondern auch unverletzte Dottercytoide auf. Auf der Aufnahme solcher unverletzter Cytoide beruhen gewisse von den Eigenthümlichkeiten des Keimwalles von Vogeleiern.

Auch bei Selachierkeimen findet man Cytoide von einzelnen Zellen, noch häufiger aber von Zellengruppen eingefasst. Ich verweise auf die umstehenden Figuren 1a—c, in denen verschiedene Umschliessungsformen dargestellt sind. Von den umschlossenen Cytoiden enthalten einige Anhäufungen von kleineren Dotterkörnern, andere dagegen (Fig. 1c) Dotterplättchen, die in scheibenförmigem Zerfall begriffen sind.

In Betreff der Dottercytoide des Vogeleies verweise ich auf

1) M. vergl. His 1868. Hühnchenentw. S. 5 und F. MIESCHER'S Arbeiten 1898 Bd. II S. 24ff.

die Beschreibungen von älteren Autoren und von mir selber.¹⁾ Einige von den Eigenschaften der weissen Dotterkugeln bedürfen indessen einer nochmaligen Hervorhebung. Bekanntlich stellen sich diese in frischem Zustande als zartwandige Blasen dar mit dünnflüssigem Inhalt. Ihre Innenkörper dagegen, soweit es sich nicht um kleinere Körner handelt, sind solid, von strahligem Bruch und sie enthalten kleine Innengebilde oder Vacuolen, die

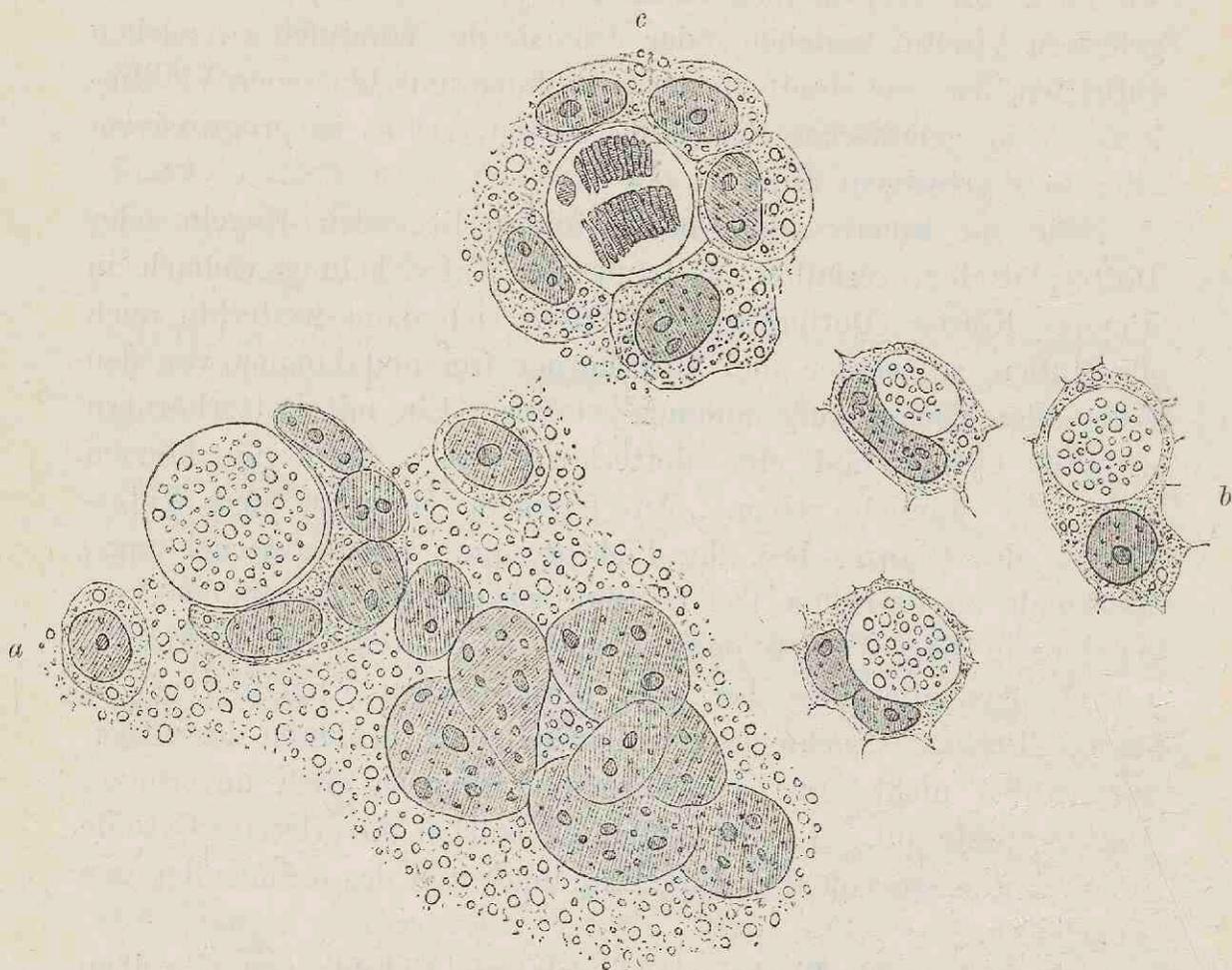


Fig. 1 a c. Torpedo ocell. Flachschnitte durch den Periblast mit eingeschlossenen Dottercytoiden.
Fig. 1 c ein Cytoid mit zerfallenden Plättchen (Immersion). Vergr. ca. 1000fach.

ich s. Z. für Kernkörperchen gehalten hatte. Salzsäure (1 per mille) löst die Hüllen, während die Inhaltkörper erblassen und

1) Für mikroskopische Versuche über das Verhalten des Dotters zu Reagentien erweisen sich die FOL'schen feuchten Kammern als besonders zweckmässig, da sie erlauben, das Deckglas in beliebigen Abständen vom Objectträger festzustellen. Man bringt die zu untersuchende Dottersubstanz an die untere Fläche des Deckglases, das Reagens auf den Objectträger und untersucht zunächst die erstere allein, dann kann man, je nach Bedarf, die Berührung der beiden Flüssigkeiten mehr oder minder ausgiebig eintreten lassen.

stark aufquellen. Ueber die Einwirkung von Chromsäure und von chromsauren Salzen habe ich in meinen älteren Arbeiten berichtet. Die Mehrzahl der Cytoide zerfällt und ihr flüssiger Inhalt wird zu einem körnigen Gerinscl.

Die gelben Dotterkugeln sind gegen Reagenzeinwirkung durchweg viel empfindlicher als die weissen. Durch Wasser zerfallen sie in dichte Körnermassen; schwache Kochsalzlösungen unter 1% trüben gleichfalls noch und zerstören die gelben Kugeln, stärkere Lösungen hellen zwar auf, die Kugeln lösen sich aber zugleich mit ihrem körnigen Inhalt. Mittelst stärkerer Kochsalzlösungen ist man im Stande, den weissen vom gelben Dotter reinlich zu trennen. Rührt man nämlich Eidotter mit einer 5% Kochsalzlösung an, so zerfallen die gelben Dotterkugeln und ihr Inhalt löst sich zu einer gelben opalisirenden Flüssigkeit. Die weissen Cytoide schrumpfen zusammen und senken sich zu Boden. Durch wiederholtes Auswaschen mit Kochsalzlösung lässt sich der Bodensatz reinigen. Er besteht aus stark lichtbrechenden, glasig aussehenden Körpern von eckig geschrumpften Formen. Sie zeigen keine Differenzirung von Hülle und Innenkörper. Bei Zusatz von Wasser quellen sie wieder kuglig auf, erscheinen nun bis zum Rande körnig und manche derselben platzen und entleeren ihren körnigen Inhalt. Lässt man die Quellung der geschrumpften Körper anstatt in Wasser, in verdünnter Kochsalzlösung (0,75%) vor sich gehen, so bleiben zwar noch manche der Kugeln körnig, andere dagegen nehmen wieder die durchsichtige Beschaffenheit unveränderter weisser Cytoide an.

Ueber die bis dahin wenig beachteten Cytoide¹⁾ des Selachiercies lasse ich einige ältere aus den Jahren 1876 und 1886 stammende Aufzeichnungen folgen:

I. April 1876. Der Eierstock von *Mustelus* enthält reife Follikel von etwa 12 mm Durchmesser von gelber Färbung, daneben zahlreiche kleinere blasse Eianlagen. Die reifenden Follikel

1) FR. LEYDIG gibt in seinen Beiträgen zur mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch. der Rochen u. Haie (Leipzig 1852 S. 94) an, dass die Dotterplättchen (Stearintafeln, wie er sie nennt) von einer zähflüssigen hellen eiweissartigen Substanz umgeben sind, „so dass sie sich wie Zellen ausnehmen“. Er hält diese Bildungen zwar nicht für Zellen, meint aber, man dürfe sie Furchungskugeln nennen. Auch RÜCKERT bespricht in seinem grossen Werke (S. 585 ff.) die Hüllen der Dotterplättchen, deutet sie aber in sehr abweichender Art als untere, minder stark lichtbrechende Abschnitte von Dotterplättchen.

sind von hyalinen Kugeln erfüllt, deren jede ein oder mehrere eckige Dotterplättchen enthält. Letztere haben einen Stich in's Gelbliche, sehen homogen aus, ohne Andeutung von Schichtung oder Zerklüftung. Bei Zusatz von destillirtem Wasser quellen die hyalinen Hüllensubstanzen auf, zum Theil fliessen benachbarte Kugeln zusammen und breiten sich in myelinähnlichen Formen aus. Es ist dies ein Verhalten, das von demjenigen weisser Dotterkugeln des Vogeleies völlig verschieden ist.

II. März 1876. *Pristiurusei* mit sehr kleinem Embryo. Die Dotterplättchen liegen einzeln oder mehrere zugleich in kugligen Hüllen einer durchsichtigen Substanz. Die Plättchen sind, wie immer, stark lichtbrechend, nur ausnahmsweise mit Andeutung von Schichtung. Zusatz von sehr verdünnter, eben sauer schmeckender Salzsäure: Die Substanz der Hüllen zerfliesst nach Art eines zähen Tropfens und löst sich schliesslich auf. Weiterhin löst sich auch die Substanz der Plättchen, von den Rändern her beginnend, auf. Der stark lichtbrechende Körper wird rasch kleiner und er zeigt sich nunmehr von einer durchsichtigen Hülle umgeben. Nach vollendeter Lösung des stark lichtbrechenden Innenkörpers bleibt die umgebende Hülle als selbstständige, gelegentlich faltig werdende Blase zurück, die nach und nach an Umfang zuzunehmen pflegt, ohne dabei ihre frühere eckige Form aufzugeben. Die Dotterplättchen sind sonach von einer doppelten Hülle umgeben, einer inneren knapp umschliessenden, die nach Auflösung der Plättchensubstanz als Blase zurückbleibt und einer äusseren von einer hyalinen Substanz gebildeten. Die äussere Hülle löst sich gleich den Dotterplättchen in verdünnter Salzsäure, erstere dagegen widersteht dieser.

Zusatz von Meerwasser zu frischen Dotterkugeln löst die äusseren Hüllen gleichfalls auf. Zuerst fliesst die Substanz in längeren Fäden auseinander. Die Dotterplättchen erblassen und lassen nunmehr eine Schichtung erkennen. Schliesslich wandeln sie sich zu blassen quergestreiften Körpern um, und auch bei dieser Behandlung lässt sich eine innere in Falten sich legende Hülle der Dotterplättchen erkennen.

Zusatz von destillirtem Wasser zerstört die äusseren Hüllen der Plättchen und trübt die letzteren.

III. März 1886. *Scyllium catulus*, blasser Embryo mit sichtbaren Kiemenspalten (Länge des Embryo 17 mm). Im Bereiche

des Gefässhofes sind röthliche Flecken vorhanden. Ausgeschnitten und ohne Zusatz untersucht, zeigen diese Stellen zahlreiche innere Hüllen mit zerfallenden Dotterplättchen. Letztere haben röthliche Färbung. Auch leere Hüllen und solche mit nur wenigen blassen Inhaltskörnern finden sich vor (Fig. 2 A). Ordnet man diese Gebilde nach der wahrscheinlichen Reihenfolge ihrer Entstehung, so beginnt der Prozess mit einem scheibenförmigen Zerfall der Dotterplättchen. Die Scheiben lösen sich in kleinen Fragmenten auf, diese schmelzen allmählig ein, Anfangs noch blasse Körner, zuletzt nur noch die Hüllen zurücklassend, und bei ihrem Zerfall in

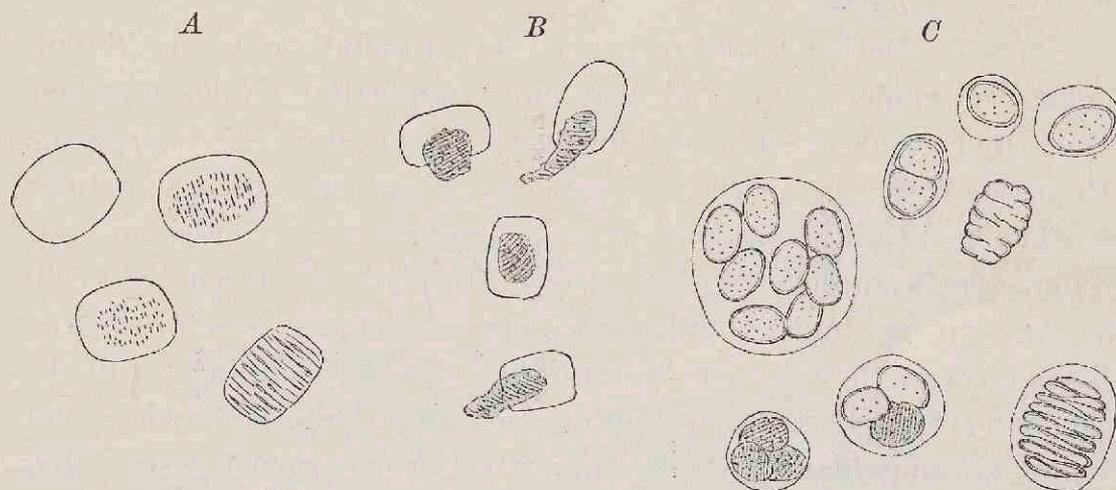


Fig. 2 A. Aus dem Gefässhof eines *Scyllium*embryos von 17 mm. Innenhüllen von Dotterplättchen theils leer, theils mit Körnerreihen. Verschiedene Lösungsstadien. B. Aus dem Gefässhof eines *Pristiurusembryos* von 10½ mm L. unter Zusatz von 1% Kochsalzlösung. Die körnigen in den Plättchenhüllen enthaltenen Massen zeigten eine röthliche Färbung. C. Aus dem Dottersack von *Scyllium catulus*. Hüllen mit ein- und mehrfachen Dotterplättchen. Ein Theil der Plättchen zeigt scheibenförmigen Zerfall, andere sind feinkörnig geworden und röthlich gefärbt. Die Figur rechts unten ist mit S IX, die übrigen sind mit S VII Hartnack gezeichnet.

Scheiben und Körner nimmt die Plättchensubstanz eine gelbröthliche Färbung an.

IV. März 1886. Dotterelemente aus dem Gefässhof eines *Pristiuruseies*, dessen Embryo 10 mm lang war. Im Innern von Plättchenhüllen finden sich röthlichgelb gefärbte körnige Massen, die zu rundlichen, von der Wand abstehenden Haufen zusammengeballt sind. Auch finde ich solche Körnerhaufen im Austritt aus den inneren Plättchenhüllen begriffen (Fig. 2 B).

V. März 1876. *Scyllium catulus*, grösserer Embryo mit ringsherum geschlossenem Dottersack. Letzterer enthält eine schmutziggelbliche Flüssigkeit, als deren Hauptbestandtheil grosse hyaline Kugeln erscheinen mit einzelnen oder mit je mehreren Dotterplättchen. Letztere zeigen sich vielfach von kleinen Körnern

(oder Vacuolen) durchsetzt. Bei einem Theil der Plättchen ist Zerklüftung eingetreten. — In der Wand des Dottersackes finden sich helle Kugeln, in denen neben Dotterplättchen körnige Klumpen von röthlicher Färbung eingeschlossen sind. Auch das Hervorgehen der röthlichen Körnermassen aus zerfallender Plättchen-substanz und das Vorhandensein besonderer Plättchenhüllen sind an dem Präparate festzustellen (Fig. 2 C).

Meine Aufzeichnungen aus jener Zeit erwähnen auch das Auftreten rundlicher Vacuolen im Innern von Dotterplättchen. Im Uebrigen ergibt sich aus obigen, wenn auch lückenhaften Notizen, folgendes:

1) Die Dotterplättchen liegen dem Eiinhalt nicht nackt eingelagert, sondern sie sind von einer doppelten Hülle umgeben, einer inneren dicht anliegenden, gegen Lösungsmittel resistenteren Haut und einem äusseren hyalinen Substanzmantel. Letzterer wird von destillirtem Wasser, von Salzlösungen und von verdünnter Salzsäure verflüssigt. Die Dotterplättchen lösen sich vollständig in verdünnter Salzsäure, etwas weniger rasch in Salzlösung (Meerwasser). Sie verhalten sich darin ähnlich, wie die dunkeln Dotterkugeln des Hühnereies, die beim Behandeln mit Salmiaklösung blasse, etwas granulirte Gerüste zurücklassen. Der äussere Substanzmantel der Dotterplättchen von Selachiern bietet im Verhalten zu seinem Inhalt eine gewisse Aehnlichkeit mit den weissen Dotterkugeln des Vogeleies. Indessen besteht ein nicht unerheblicher Unterschied darin, dass bei den letztern der Gegensatz zwischen einer zarten membranösen Hülle und einem dünnflüssigen Inhalt scharf hervortritt. Die im Rindenplasma des Lachseies vorkommenden, in Grösse und Form an Kerne erinnernden blassen Körper sind damit nicht zu vergleichen. Sie sind, wie MIESCHER angiebt, in Salzlösung unlöslich und man hat sie für eine Vorstufe des Vitellins für sog. Vitellogen zu halten.¹⁾

2) Der Zerfall der Dotterplättchen kann sich, gemäss den oben geschilderten Beobachtungen in verschiedener Weise einleiten. Wir beobachten einen Zerfall in Scheiben, einen Zerfall durch innere Vacuolenbildung und einen körnigen Zerfall. Dabei kann ein gelbröthlicher Farbstoff auftreten. Dasselbe ist für zerfallende Vitellinkugeln constatirt, und es liegt nahe, hierbei an Prozesse

1) F. MIESCHER l. c. S. 312.

zu denken, die mit der Bildung von Blutfarbstoff zu thun haben. BUNGE, der in den Dotterkörpern des Hühnereies Eisen nachgewiesen hat, bezeichnet deren eisenhaltige Substanz geradezu als „Hämatogen“, ob mit Recht, erlaube ich mir nicht zu beurtheilen.¹⁾

Das Verhalten des Eiplasmas zum Dotter. Die Begriffe von Periblast, Lecithoblast, Dotterorgan u. s. w.

In den dotterarmen Eiern der Säugethiere geht nach Ablauf der Furchung der gesammte Eiinhalt in der Bildung von Keimzellen auf. Anfangs zeigen die Blastomeren gewisse Unterschiede der Grösse und des Deutoplasmagehaltes, indessen kommt es nicht zur Bildung besonderer Dotteransammlungen. In Eiern mit reichlicherem Dotter sind die Vorgänge complicirter: Entweder greift die Furchung trotz des Dotterreichthums durch den gesammten Eiinhalt durch, oder es vollzieht sich eine räumliche Scheidung zwischen dem Keimplasma und dem unorganisirten Dotter.

Die durchgreifende Furchung dotterreicher Eier kennen wir bei Amphibien, Ganoiden und Cyklostomen. Sie vollzieht sich in den verschiedenen Abschnitten der Eier ungleich rasch, in der oberen Hälfte rascher als in der unteren. Letztere, in der vom Anfang ab die Dotterplättchen reichlicher angehäuft sind, besteht noch aus grösseren Blastomeren, wenn die in der oberen Hälfte entstandenen kleinen Zellen sich bereits anschicken, Keimblätter zu bilden und in zunehmender Flächenausdehnung die untere Hälfte zu umwachsen. Die umwachsene Blastomerenmasse theiligt sich nicht an der Keimblattbildung, sie erhält sich als ein mehr oder minder compacter, mit dem Hypoblast in Verbindung bleibender Klumpen, der zunächst eine Dotterreserve bildet. — Bei den genannten Eiformen ist übrigens von Anfang ab die Scheidung von Plasma und Dotter eine unvollkommene. Daher sind die Keimblatt- und die Organzellen noch während geraumer Zeit mit grösseren oder kleineren Dotterplättchen beladen.

Zu einer räumlichen Scheidung von Keimplasma und unorganisirtem Dotter kommt es bei den sog. meroblastischen Eiern der Knochenfische, Selachier, Reptilien und Vögel. Am rein-

1) BUNGE 1884. Ueber die Assimilation des Eisens. Zeitschrift für physiol. Chemie Bd. IX, 1.

lichsten vollzieht sie sich bei denen der Knochenfische, deren Blastomeren frühzeitig von körperlichen Dotterbestandtheilen frei erscheinen. Bei allen meroblastischen Eiern bildet sich an der Gränze des in Zellen gegliederten Keimes und des unorganisirten Dotters eine eigenartige Zwischenschicht, der Keimwall oder Periblast. Die Entstehungs- und Rückbildungsweise dieser Schicht wechselt in ihren Einzelheiten bei den verschiedenen Thiergruppen, das Wesentliche bleibt sich aber gleich. Stets bildet sich der Periblast dadurch, dass Bestandtheile des unorganisirten Dotters von Gebilden des plasmatischen Keimes umschlossen werden. Er gehört demnach als organisirte Substanz mit zum Keim, ist aber vom Blastoderm oder Blätterkeim zu unterscheiden.

Als Endergebniss einer umfassenden Discussion der Keimverhältnisse von Wirbelthieren und Wirbellosen sprechen P. u. F. SARASIN den Satz aus¹⁾: „Es muss in der Entwicklungsgeschichte der Thiere noch ein weiterer Keim unterschieden werden, welcher dem Blastoderm als Ganzes gleichwerthig ist, der Lecithoblast.“ Zu den einzelnen Ausführungen der genannten Forscher und speziell auch zu ihrer Makro- und Mikromerenlehre brauche ich hier nicht Stellung zu nehmen. Dem obigen allgemeinen Satz dagegen stimme ich bei, und ich bin der Ueberzeugung, dass durch die consequente Durchführung des Lecithoblastbegriffes manche der bestehenden Verwirrungen gelöst werden können. Zum Lecithoblast gehört, so wie ich die Sache auffasse, dasjenige organisirte, entweder in Zellen gegliederte oder syncytial angeordnete Keimmaterial, das mit Dotter beladen, am Aufbau der Keimblätter und der embryonalen Primitivorgane keinen unmittelbaren Antheil nimmt. Unter den Begriff des Lecithoblast fallen, ausser dem Periblast der Knochenfische und der Selachier, der Keimwall der Vögel- und der Reptilieneier, der zellige Inhalt des Dottersackes der letzteren und der sog. Dotterkern der Amphibien-eier.²⁾ Morphologisch genommen bildet der Lecithoblast einen Theil

1) P. u. F. SARASIN, Ergebnisse wissenschaftl. Forschungen auf Ceylon 1889. Bd. II Heft 3. S. 138. Hier muss auch auf die früheren SARASIN'schen Arbeiten (P. SARASIN 1882 Entw. der *Bithynia tentaculata* S. 64 und F. SARASIN 1883 Reifung und Furchung des Reptiliencies S. 52 ff.) hingewiesen werden.

2) Der vom Blätterkeim umwachsene Zellenklumpen des Amphibieneis hat bis jetzt keinen anerkannten Namen. C. VOGT 1842 (Entw. der Geburtshelferkröte S. 27) bezeichnet ihn als „Dotterkern“, REMAK (Entw. d. Wirbelthiere 1855. S. 145) als „Drüsenkeim“. Letzterer Beobachter sagt: Die Embryologen, welche

des Hypoblast, früher oder später kann er an das Blastoderm Bestandtheile abgeben, oder an der Bildung von Keimblättern Theil nehmen. So geht u. A. das Dottersackepithel aus ihm hervor. Gleichwohl ist es nicht zweckmässig, die Bezeichnungen Hypoblast und Lecithoblast zu vermengen, denn sie decken sich morphologisch nur theilweise, und überdies hat die letztere Bezeichnung einen physiologischen Sinn.

Die vom Plasma des Lecithoblasten umschlossenen Dotterplättchen, Dotterkugeln und Dotterkörner werden früher oder später verdaut und assimiliert, sie liefern das Material für die Vermehrung des Plasmas und der Kernsubstanzen. Besonders auffällig tritt im Lecithoblast bestimmter Eiformen, wie in dem der Knochenfisch- und der Selachiereier, die Anhäufung von Kernmaterial hervor. P. u. F. SARASIN haben daher Recht, wenn sie den Lecithoblast als ein Organ des Keimes bezeichnen. Sie characterisiren ihn weiterhin als „drüsenartiges Organ“. Dies ist mit dem ausdrücklichen Vorbehalt zuzugeben, dass sich die Leistungen des Lecithoblast nicht auf Absonderung, sondern auf die Aufnahme und weitere Verarbeitung von Stoffen beziehen.

HANS VIRCHOW hat die Bezeichnung „Organ“ von den SARASIN übernommen und das „Dotterorgan“, worunter er den Dottersack und die verwandten Bildungen versteht, in verschiedenen Aufsätzen besprochen. H. VIRCHOW hat mehr als die meisten anderen Beobachter die späteren Stufen der Dottersackentwicklung bei Vögeln und Reptilien studirt, ja er verlangt geradezu, dass die Deutung der früheren Stufen von der Kenntniss der späteren abgeleitet werde. Für ihn ist das Dottersackepithel das Fundamen-

sich nicht entschliessen können, die Voraussetzung eines Gegensatzes von Keim und Dotter beim Batrachierei aufzugeben, pflegen jene weisse Zellenmasse als „centralen Dotter“ oder als „Dotterkern“ zu bezeichnen. Man sieht aber sowohl am Kopfe als am Schwanzende des Eis diesen Dotterkern sich verdünnen und ohne Unterbrechung in das durch eine einzige Zellschicht gebildete innere Blatt der Rückenwand übergehen Wir können demnach nur sagen, dass diese erwähnte Zellenmasse in ihren ferneren Schicksalen dem Darmdrüsenblatt der höheren Wirbelthiere entspricht.“ Neuere Autoren sprechen von einer „Dotterzellenmasse“ (GOETTE 1875 Entwgesch. d. Unke S. 123) oder kurzweg von einer „Dottermasse“ (O. HERTWIG). Ziemlich einstimmig wird der vom RUSCONI'schen After umfasste Theil der betr. Masse als „Dotterpfropf“ bezeichnet. Die Namenlosigkeit des „aus Makromeren entstehenden und zur Dotterdrüse sich ausbildenden“ Gewebes hat P. u. F. SARASIN (l. c. 111) veranlasst den Namen „Lecithoblast“ aufzustellen.

talgewebe, auf das die Entwicklung hinzielt, der organisirte Keimwall ist nur als geschichtetes Epithel zu verstehen, und auch der SARASIN'sche Lecithoblast scheint bei ihm keine Gnade zu finden.¹⁾

Die Bezeichnungen „Dotterorgan“ und „Lecithoblast“ decken sich nicht ohne Weiteres. H. VIRCHOW geht, wie oben erwähnt, bei seiner Namengebung und bei seinen Beschreibungen vom ausgebildeten Dottersack aus, während die SARASIN'sche Bezeichnung gerade an die frühen Entwicklungsstufen bis zur Furchung hinauf anknüpft. Mir scheint die Bezeichnung Dotterorgan zwar unverfänglich aber entbehrlich. Das Wort „Dotterentoblast“, das H. VIRCHOW für die im Dotter zerstreut liegenden Zellen gebraucht, vermeide ich in diesem Sinne, da es nur zu Missverständnissen führen kann. Dagegen werde ich bei Besprechung des Selachierkeimes das Wort Dotterentoblast im Sinne von RÜCKERT brauchen. Die Bezeichnung „Lecithocyten“ für die gesonderten Elemente des Lecithoblasten und den Ausdruck „Lecithoderm“ bin ich nicht in die Lage gekommen, zu gebrauchen. RÜCKERT's Merocyten und Merocytenkerne haben vielfachen Anklang gefunden, und sie haben den Vorzug, dass Jeder weiss, was gemeint ist. Periblastkern und Merocytenkern sind synonyme Ausdrücke. Den Gebrauch des Wortes Parablast habe ich diesmal, gleich wie in einigen früheren Aufsätzen, deshalb unterlassen, weil ich eine sachliche Verständigung auch mit solchen Beobachtern anstrebe, die an dem Worte Aergerniss genommen haben.

Ueber den Sinn, in dem die einfache Bezeichnung „Dotter“ zu brauchen ist, habe ich mich im vorigen Abschnitte geäussert. Hiernach ist unter Dotter oder Deutoplasma stets unorganisirtes Material zu verstehen, sei es, dass es ausserhalb des Keimes angehäuft oder in Plasmagebilden des letztern eingeschlossen ist. Eine gewisse sprachliche Schwierigkeit liegt ja darin, dass nach allgemeinem Herkommen das Wort „Dotter“ als makroskopisch anatomische Bezeichnung gebraucht wird, dass wir z. B. kurzweg vom Dotter des Vogeleies sprechen und damit die gesammte vom Eiweiss umgebene Kugel meinen. Aus solchem Sprachgebrauch ist

1) H. VIRCHOW 1891. Der Dottersack des Huhnes in der Festschrift für RUD. VIRCHOW I S. 296. Eine genauere Definition der von ihm gebrauchten Ausdrücke giebt H. VIRCHOW in einem Aufsatz über „Das Dotterorgan der Wirbelthiere“ vom Jahre 1892. (Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. LIII Suppl. S. 169.)

es zu verstehen, wenn H. VIRCHOW von einem „Zerfall des Dotters in Zellen“ spricht, eine Ausdrucksform, die ich von meinem Standpunkt aus für verwirrend ansehe. An meroblastischen, in Entwicklung begriffenen Eiern sind auseinanderzuhalten:

die organisirte Substanz, der Keim, bestehend aus:
 dem Blastoderm und
 dem Lecithoblast,
 das unorganisirte Material: der Dotter.

Bestandtheile des letzteren können von früh ab vom Plasma des Keimes aufgenommen werden, entweder schon von den ersten Blastomeren in Form kleinerer Körner, oder in grösseren Mengen vom Lecithoblast. Die Entwicklung des Lecithoblasten, auf deren Einzelheiten wir später zurückkommen müssen, kann sich auf verschiedene Weisen einleiten und auch zeitlich verschieden ablaufen. Bei den Selachiern entsteht der Periblast nach meiner Auffassung durch Verschmelzung von zuvor getrennten, mit Dotter sich vollmästenden Zellen. Bei Salmoniden finde ich, gleich HENNEGUY, dass er sich als Rest eines Syncytiums erhält, das während früherer Furchungsstufen die gesammte Keimbasis eingenommen hat, und von dem sich successive Keimzellen abgelöst haben. Für andere Fischformen lauten die Angaben der Beobachter so, dass man an eine Periblastbildung ähnlich der der Selachier denken darf.¹⁾ Wieder andere Verhältnisse finden sich bei Vögeln und Reptilien, bei denen die Lecithoblastbildung verhältnissmässig spät vor sich geht. Bei den Reptilien schliesst die Lecithoblastbildung nicht mit der eines einfachen Keimwalles ab, denn allmählig wird der gesammte im Dottersack aufgespeicherte Dotter in's Innere von Zellen aufgenommen, während bei den Vögeln der gegen Ende der Bebrütungszeit in den Leib aufgenommene Dottersack noch einen grossen Theil unresorbirten Materiales enthält.

Der Begriff des Lecithoblasten ist in erster Linie ein physiologischer. Laut obiger Darlegung verstehen wir darunter einen

1) Die Bildung des Knochenfischperiblastes durch Verschmelzung von Randblastomeren wird von einer Reihe von neueren Beobachtern WENKEBACH, SOBOTTA, ZIEGLER, REINHARD als einzig vorkommender Modus angenommen. Meine vor zwei Jahren publicirten Beobachtungen an Forellenkeimen hatten mich veranlasst, im Anschluss an HENNEGUY und an KOWALEWSKI den Periblast aus Resten ungefurchten Eiplasmas hervorgehen zu lassen. Mir scheint, dass die eine Bildungsweise die andere nicht ausschliesst.

mehr oder minder ungegliederten Theil des protoplasmatischen Keimes, dem als besondere Leistung die Aufbewahrung und Verarbeitung von Dotter zufällt. In den holoblastischen Eiern enthält ein Theil der Blastomeren von vornherein einen grösseren Vorrath von Dotter. Bei den meroblastischen Eiern muss der Dotter vom Plasma des Lecithoblasten erst aufgenommen werden. Dazu ist unmittelbarer Contact erforderlich; es können daher nur die Blastomeren oder Syncytien Dotter aufnehmen, die mit solchem in Berührung stehen. Solange die Blastomeren noch nicht zur Bildung fester Keimblätter zusammengetreten sind, ist es möglich, dass dotterbeladene Elemente aus den tieferen Schichten des Keimes in höhere übertreten. Diese Möglichkeit hört aber bald auf, und nun gliedert sich die tiefstgelegene, dem Dotter zugekehrte Schicht des Keimes als Lecithoblast ab. Wird in der Folge der Contact des Keimes mit dem Dotter durch Bildung trennender Gränzsichten oder durch Flüssigkeitsansammlungen unterbrochen, so hört auch für den Lecithoblast die Möglichkeit fernerer Dotteraufnahme auf. Seine Eigenschaften können sich nun erheblich ändern, die Aenderungen sind für die einzelnen Eiformen gesondert zu betrachten.

Lecithoblast und Trophoblast. Als physiologisches Organ der Nahrungsaufnahme kann der Lecithoblast durch Thiere von anderer morphologischer Stellung ersetzt werden, das zeigt uns die Entwicklung des Säugethierkeimes. Der dotterarme Säugethierkeim hat, auch nachdem er zur Keimblase sich ausgeweitet hat, kein aufgespeichertes inneres Material zur Verfügung; er ist in seiner Ernährung auf seine äussere Umgebung angewiesen, und nun sind es Zellen der äussersten Schicht, die die Rolle der Materialaufnahme übernehmen und als sog. Trophoblast zur Bildung der Placentarcinrichtungen führen. Die Bezeichnung „Trophoblast“ ist von HUBRECHT für die placentabildenden Zellen des Säugethierkeimes eingeführt worden¹⁾ und sie ist gleich der

1) A. W. HUBRECHT hat die Bezeichnung „Trophoblast“ für die äussere Wand der Keimblase eingeführt, soweit sie sich nicht an der Embryobildung theiligt (Anat. Anzeiger 1888 III S. 511 und „die Phylogense des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes“ 1895. Amsterdam, Vers. d. Kon. Akad. V. Vetewsch. II Sectie D IV. 5). Der Name ist mit Rücksicht darauf gewählt, dass die Rolle der betreffenden Zellenlage in erster Linie bei der Nahrungszufuhr zum Embryo sich abspielt. Von neueren Bearbeitern der Placentabildung beim

Bezeichnung Lecithoblast eine physiologische.¹⁾ Lecithoblast und Trophoblast sind Organe von übereinstimmender Bedeutung, und sie entwickeln sich unter übereinstimmenden Bedingungen. Beide entwickeln sich unter üppigen Ernährungsbedingungen dadurch, dass Plasmagebilde Nahrungsvorräthe in sich aufspeichern und zu Gunsten des sich entwickelnden Embryos verarbeiten. Beide zeigen rapides Wachstum und, wie im Lecithoblast der Knochenfische und Selachier, so kommt es auch im Trophoblast der Säugethiere zur Syncytium- und zur Riesenkernbildung.

Lecithophor und Lecithoblast. Einen eigenthümlichen neuen Begriff hat VAN BENEDEN unter der Bezeichnung „Lecithophor“ festzustellen gesucht. Dieser Forscher geht von der Voraussetzung aus, dass der gelbe Dotter des Sauropsideneies nach erfolgter Furchung von Kernen durchsetzt sei, dass demnach das gesammte Deutoplasma als Inhalt unsichtbarer, bez. unabgegränzter Zellen angesehen werden dürfe. Auch der flüssige Dotter und speciell die in der Subgerminalhöhle befindliche Flüssigkeit seien ursprünglich intracellulär entstanden. Unter dieser Voraussetzung fasst VAN BENEDEN die gesammte Masse des flüssigen und körperlichen Dotters als Inhalt einer angeblich aus Zellen bestehenden Formation zusammen; dazu rechnet er ferner die Zellen, die den Boden der Keimhöhle bilden (das Paraderm von KUPFFER) und er bezeichnet das Ganze als „Lecithophor“. Eine im Innern des Lecithophor auftretende Höhlung ist als „Lecithocoelom“ (lécithocèle) zu benennen, und unter diese Bezeichnung fallen sowohl die Keimhöhle des Sauropsideneies als der Binnenraum der Säugethierkeimblase.

VAN BENEDEN'S Lecithophor ist eine eminent morphologische Conception und daher mit dem Lecithoblastbegriff nicht zur

Menschen ist diese Bezeichnung angenommen worden, so besonders von SIEGENBEEK VAN HECKELOM (His Archiv 1898 S. 31 ff.) u. von PETERS (Ueber die Einbettung d. menschl. Eies. Leipzig-Wien 1899 S. 47 ff.). HUBRECHT'S Trophoblast umfasst ausser der RAUBER'Schen Deckschicht, bez. dem „Träger“ von SELENKA u. a.) die jenseits vom Embryonalbezirke gelegene ectodermale Keimblasenwand. Von neuen Autoren hat VAN DER STRICHT für dieselbe Bildung den Namen „Placentarectoblast“ vorgeschlagen (Vers. der anat. Ges. in Tübingen 1899 S. 76) und VAN BENEDEN, der an Fledermauseiern eine Spaltung der Haut in zwei Lagen, eine plasmodiale und eine zellige verfolgt hat, bezeichnet diese Lagen als „Plasmodioblast“ und „Cytoblast“ (Vers. d. a. G. in Tübingen 1899 S. 322 ff.).

1) Man vergl. hierzu auch den interessanten Artikel von BONNET „Ueber Embryotrophe“ in der d. medic. Wochenschr. 1899 No. 45.

Deckung zu bringen. Inwieweit sich der Begriff in der Anwendung als nützlich erweisen wird, muss die Folge zeigen. Bedenklich ist zunächst die Unsicherheit seiner thatsächlichen Unterlage. Weder im Gelben des Vogeleies, noch im Dotter der Knochenfisch- und der Selachiereier sind unbestreitbar Kerne nachgewiesen. Aber selbst wenn das Vorhandensein zerstreut liegender Kerne nachgewiesen wäre, so besteht doch für diese Eier ein tiefer physiologischer Gegensatz zwischen den Begriffen von Lecithophor und Lecithoblast. Im Vogelei und im Ei der Knochenfische und Selachier bildet die Dottermasse eine unorganisirte Anhäufung von Nährmaterial; sie ist durchweg unbelebte Substanz. Der Lecithoblast aber ist lebendes, von Nährmaterial mehr oder minder reichlich durchsetztes Gewebe. Das in der Dottermasse jener Eiformen aufgehäufte Material wird erst von der Zeit ab assimilationsfähig, da es von lebendem Plasma, von Zellen des Keimes, von syncytialem Periblast oder späterhin von Epithelzellen des Dottersackes aufgenommen worden ist. Nach VAN BENEDEN'S Darstellung fällt zwar der Lecithoblast mit unter den Begriff seines Lecithophors, aber er verschwindet darin als völlig unbeachtetes Theilstück, und seine Rolle als morphologisch gesondertes, physiologisch bedeutungsvolles Organ des Keimes findet dabei keine Berücksichtigung.

Als Haupttypen der Lecithoblastbildung bei Wirbeltieren können wir unter Beiseitelassung der noch unvollkommen studirten Zwischenformen aufstellen:

- den Batrachiertypus,
- den Vogeltypus und im Anschluss daran
- den Reptilientypus,
- den Typus der Knochenfische,
- den Typus der Selachier.

Auf den Lecithoblast der Batrachier werde ich hier nicht eintreten. Die übrigen Haupttypen zerfallen naturgemäss in zwei Gruppen. Bei den Vögeln kommt es zur Bildung eines in der seitlichen Verlängerung des Endoblastes liegenden Keimwalles. Dagegen entsteht bei den Knochenfischen und bei den Selachiern unter dem Blastoderm ein syncytialer Lecithoblast, der sogenannte Periblast. Die Reptilien schliessen sich hinsichtlich der Keimwallbildung den Vögeln an, allein auch sie entwickeln einen unter dem Blastoderm befindlichen Lecithoblast, Anfangs mehr syncytialen später mehr zelligen Gefüges.

Die Keimwallbildung im Ei des Hühnchens.

Seitdem ich im Jahre 1866 auf Grund von Beobachtungen am bebrüteten Hühnerei das Wort „Keimwall“ zuerst gebraucht¹⁾ und zwischen einem unorganisirten und einem organisirten Keimwall unterschieden habe, hat sich eine reiche Litteratur über den betreffenden Keimbezirk entwickelt, die hier zu discutiren mir indessen kaum von Interesse zu sein scheint. Immerhin darf ich nicht verschweigen, dass mir noch bis in die neueste Zeit hinein HANS VIRCHOW das Recht, von einem organisirten Keimwall zu sprechen bestreitet, da das Organ, das ich so bezeichnet habe, ganz und gar unter den Begriff des Dottersackepithels falle.

Wenn man dem Keimwall den Namen eines Dottersackepithels ertheilen will, so kann dies nur unter einer ungewöhnlichen Ausweitung des Epithelbegriffes geschehen, denn er besitzt Eigenschaften, die von denen anderer Epithelien wesentlich abweichen. Schon deshalb kann man nicht vermeiden, ihm einen eigenen Namen zu geben. Im Uebrigen scheint mir der Name das Nebensächliche und ich komme daher sofort auf die sachliche Betrachtung zurück.

Meine älteren Beobachtungen aus den Jahren 1866—1868 hatten mich zur Erkenntniss geführt, dass der weisse Dotter, auf dem der Rand der Keimscheibe aufruht, schon im Verlauf des ersten Bebrütungstages von Zellen des Keimes durchwachsen wird, und dass sich dabei ein eigenthümliches Gewebe bildet, das aus einem Protoplasmagerüst und aus eingelagerten weissen Dotterkugeln besteht. Dies Gewebe bezeichnete ich als „Keimwallgewebe“ oder als „organisirten Keimwall“. Anfangs haftet das Keimwallgewebe noch am Epiblast, später löst es sich von diesem ab, und gleichzeitig erscheint zwischen beiden von einander getrennten Lagen eine neue selbstständige Schicht, die ich als Gefässblatt vom übrigen Mesoderm unterschieden habe. Die Bildung von Keimwallgewebe, dessen Ablösung vom Epiblast und die Ausdehnung des Gefässblattes schreiten peripheriewärts vor. Jenseits vom Umkreis, in dem die Lösung schon erfolgt ist, dem Gefässhof der älteren Embryologen, bleibt stets ein Ring, in dem der Keimwall am

1) Ueber die erste Anlage des Wirbelthierleibes 1866. Verhandl. der naturf. Ges. in Basel Bd. IV S. 493 ff. und Unters. über die erste Entw. des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868, S. 75 und Taf. VI Fig. VIII.

Epiblast anhaftet, der sogenannte Dotterhof. Der alleräusserste Saum der Keimscheibe besitzt noch keinen organisirten Keimwall. Meine erste Darstellung von der Umschliessung weissen Dotters durch zellige, vom Keim ausgehende Fortsätze beschränkte sich noch auf Feststellung des allgemeinen Befundes. Eine spätere Untersuchung an lebendem Material (1875) erlaubte mir, direct zu verfolgen, wie tiefliegende Zellen des Keimes vermöge ihrer sehr ausgesprochenen amöboiden Beweglichkeit die ihnen benachbarten Dotterkörner und Dotterkugeln in sich aufnehmen.¹⁾ Auch unverletzte weisse Dotterkugeln werden von ihnen umschlossen, und als Uebergangsformen trifft man grössere Kugeln mit kappenartiger

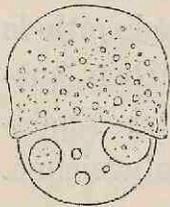


Fig. 3. Weisse Dotterkugel zur Hälfte von einer Keimzelle umwachsen. Isolationspräparat, frisch, nach 38-stündiger Bebrütung. Durch Fuchsin färbte sich die obere blasse Hälfte des Gebildes, die untere blieb ungefärbt (Copie einer 1875 publicirten Figur)

Umhüllung (Fig. 3). Aus der Verschmelzung dottererfüllter Zellenleiber ist das Protoplasmanetz des ausgebildeten Keimwalles abzuleiten, wie ich dies in einem späteren Aufsatz (1877) ausdrücklich nachgewiesen und durch Zeichnungen belegt habe.²⁾

An dünnen Schnittpräparaten nach neuerer Technik sind die Vorgänge noch etwas mehr in's Einzelne zu verfolgen. Am unbebrüteten Keim sind die Zellen der unteren Keimschicht von denen der oberen nicht allzusehr verschieden. In dem Randtheil eines unbebrüteten Hühnerkeimes gehen obere und untere Keimschicht in einander über, und sie sind nahezu gleich dick. Die untere, lockerer gefügt, als die obere, ist eher etwas schwächer. Die Durchmesser der Zellen betragen zwischen 18 und 20 μ . Dotterkörner finden sich auch in Zellen der obern Schicht, obwohl nicht sehr reichlich. In der untern Schicht liegen sie mehr einzelt, und ihre maximalen Durchmesser betragen nicht über 5 μ .

Schon wenige Stunden nach Beginn der Bebrütung hat sich der Character des Scheibenrandes verändert, der Zusammenhang der Hypoblastzellen ist gelockert, die Zellen selbst sind von reichlichen Dotterkörnern durchsetzt und nunmehr erheblich grösser, als die Epiblastzellen. Die verschiedenen Hypoblastzellen wechseln in ihren Dimensionen; neben solchen von 16 μ finden sich andere

1) HIS, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen 1875. Zeitschrift für An. u. Entwgesch. Bd. I S. 274 ff.

2) HIS. Neue Untersuchung über die Bildung des Hühnerembryo. HIS u. BRAUNE, Archiv f. 1877. S. 136 ff. u. Taf. V Fig. 9—10.

von 30 μ und darüber (Fig. 4). Etwas später finden sich sogar einzelne bis zu 40 μ . Dabei nimmt nicht nur die Menge sondern auch die Grösse der umschlossenen Dotterkörner zu. Indessen werden während der ersten Bebrütungsstunden nur freie Dotterkörner von den Keimzellen aufgenommen. Erst von der dritten und vierten Entwicklungsstufe an erscheinen in dem sich bildenden Keimwall auch unverletzte weisse Dotterkugeln mit Innenkörpern bis zu 10—16 μ . (sog. Keimwallkugeln.)¹⁾

Die dotterfressenden Hypoblastzellen bleiben Anfangs vom Epiblast und von einander durch mehr oder minder breite Zwischenräume getrennt. Dann aber legen sie sich wieder an

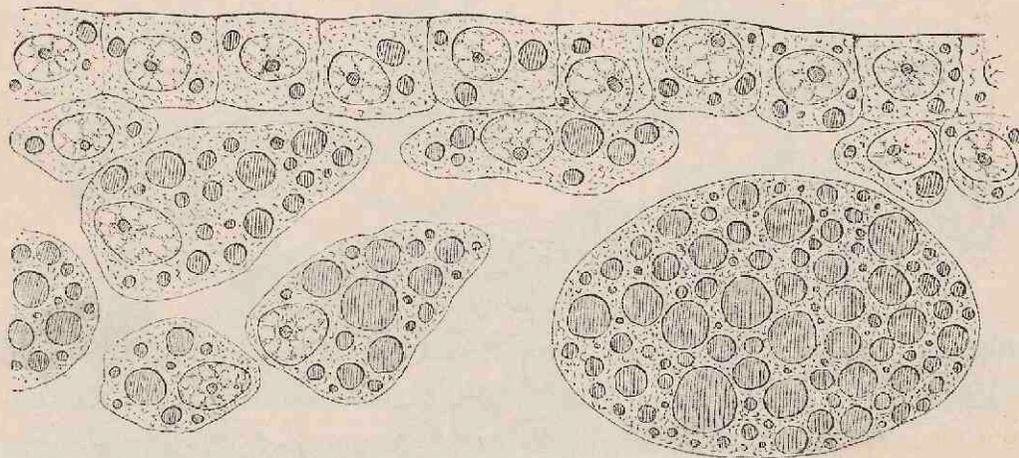


Fig. 4. Rand eines Hühnerkeimes auf früher Entwicklungsstufe. Vergr. 1000fach. Der Epiblast erscheint als geschlossene Haut. Die Zellen des Hypoblast liegen noch grossentheils vereinzelt und sind meistens von Dotterkörnern reich erfüllt. Bei dieser und verschiedenen anderen Figuren habe ich die Dotterkugeln und -körner durch dunkle Schraffirung bezeichnet.

einander an und verbinden sich mit ihren Oberflächen. Zuerst treten die Zellen der tiefsten Lage zusammen und sie bilden nunmehr eine gegen den Dotter sich abschliessende Platte (Fig. 5). Die darüber liegenden Zellen können vorübergehend noch ihre Selbstständigkeit wahren und offene Spalträume frei lassen. Dann

- 1) Die Stufenbezeichnungen sind die in meinen älteren Arbeiten benutzten:
- II. erstes Auftreten des Primitivstreifens.
 - III. Scharfe Ausprägung der Primitivrinne.
 - IV. Schluss der vorderen Hälfte der Primitivrinne. Abgliederung der Medullarplatte. Auftreten von 1 oder 2 Urvirbeln.
 - V. Beginnender Medullarschluss, Erscheinen des noch gestreckten Herzens.
 - VI. Schärfere Abgliederung der Augenblasen, Auftreten der Gehörgrube und der Kopfganglien. Bildung der Amnionkappe des Kopfes.
 - VII. Beginnende Seitwärtslegung des Kopfendes des Embryo.
 - VIII. Auftreten der ersten 3 Kiemenspalten.

aber legen auch sie sich an einander an und verlöthen sich mit einander und mit den unterliegenden Zellen zu einer lückenfreien, bis an den Epiblast reichenden Masse, dem organisirten Keimwall. Ist diese Stufe erreicht, so schreitet der Prozess der Dotterdurchwachsung nach der Tiefe nicht weiter fort, wohl aber nach der Fläche und zwar in eben dem Maasse, als die Keimscheibe an Umfang zunimmt. Die jüngsten Keimwallstufen liegen daher an der Peripherie, in kurzer Entfernung vom Rand, die ältesten an der Grenze der Area pellucida. Der alleräusserste Rand der Scheibe pflegt nicht den Character des Keimwalles zu haben.

Die in den Keimwall aufgenommenen Dotterbestandtheile werden allmählig aufgelöst. Die Erscheinungen, unter denen dies

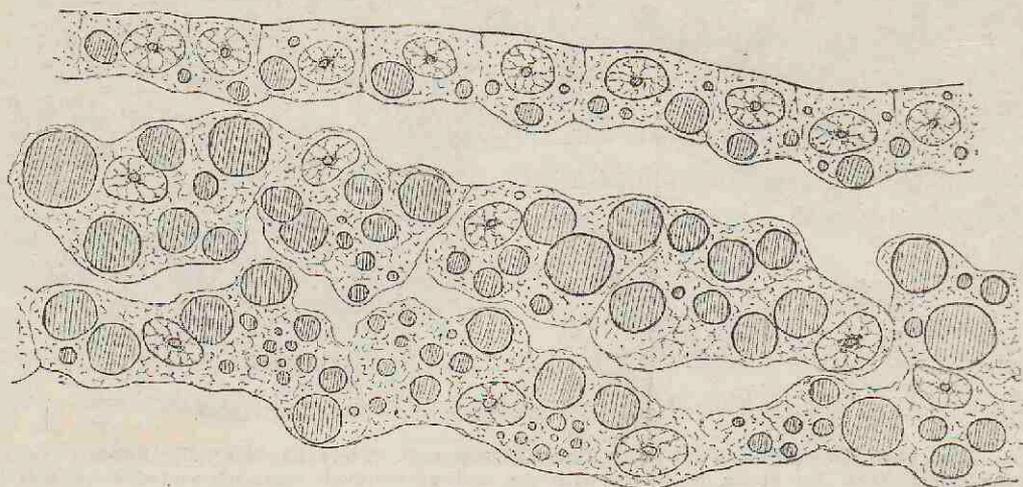


Fig. 5. Keimwallbildung des Hühnerkeimes, Stufe II. Vergr. 1000fach. Die dem Dotter zugekehrten Zellen haben sich bereits zu einer zusammenhängenden Lage verbunden. Darüber liegen grosse dotterhaltige Zellen zum Theil durch Spalträume von einander und von der tieferen Lage geschieden.

geschieht, wechseln mit den Entwicklungsstufen der Keime. Die von den innersten Keimwallstrecken aufgenommenen kleinen Körner verschwinden, zum Theil ohne Spuren zu hinterlassen. Etwas grössere Kugeln zerfallen, bevor sie sich auflösen, in Haufen von groben Körnern (Fig. 6).

Vom Beginn des zweiten Tages (V. Stufe) ab, erfahren die Innenkörper der Keimwallkugeln am jeweiligen Rande der Area vasculosa und jenseits davon in der Area vitellina eine eigenthümliche Metamorphose, deren Ergebniss die Bildung von gelbröthlich gefärbten, körnigen Substanzballen ist. Diese Ballen enthalten theils gröbere, theils sehr feine Körner in einer blassen Grundsubstanz eingelagert. Das Vorhandensein der letzteren bedingt eine scharf gezeichnete Umgränzung der Ballen. Bald enthält eine Keimwall-

kugel einen einzigen grösseren, bald auch mehrere kleinere Substanzballen, auch kann ein Ballen aus mehreren kleineren Abtheilungen bestehen. Diese Gebilde sind sowohl an frischem Material, als an Schnittpräparaten zu sehen. Vielfach findet man einen

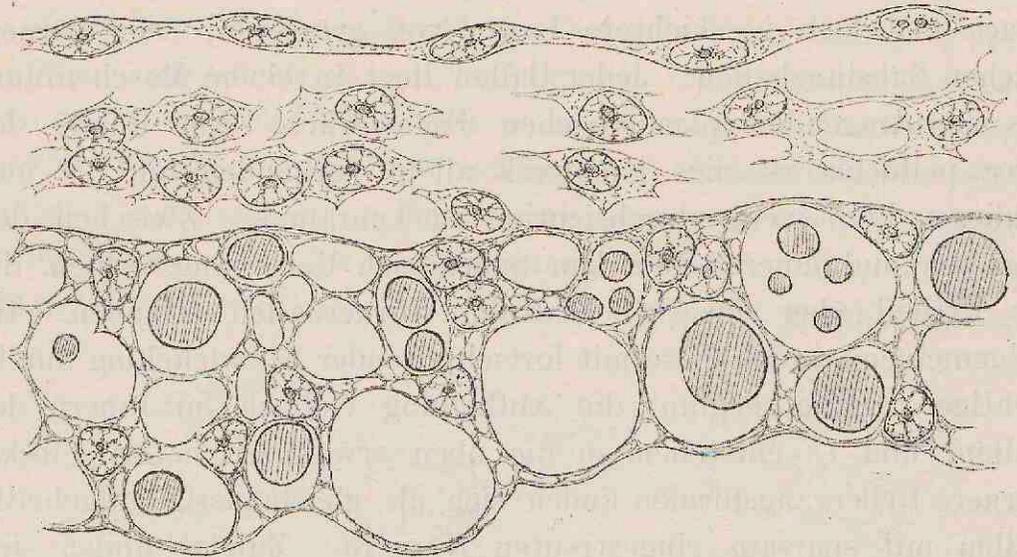


Fig. 6. Keimwall des Hühnchens, Stufe III. Plasmagerüst mit Kernen, darüber Protenchymzellen. Die Maschen des Plasmagerüstes enthalten noch einzelne Dotterkugeln. Vergr. 1000fach.

Theil der Ballen, oder auf gewisse Strecken hin Alle, mit einen oder mit mehreren inneren hellen Flecken versehen. Bei mässigen Vergrösserungen bekommt man dann den Eindruck von körnerreichen, kernhaltigen Zellen (Fig. 7). In meinen älteren Arbeiten

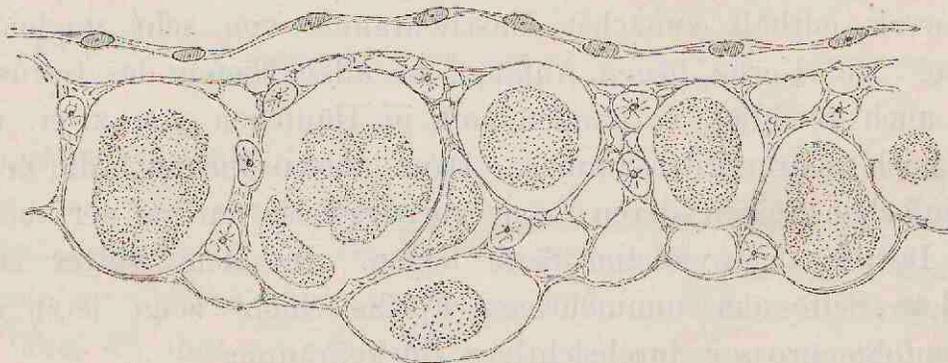


Fig. 7. Aeusserer Keimwall des Hühnchens, Stufe VI. Vergr. 500fach. Innerhalb der Räume des Keimwalles liegen feinkörnige Substanzballen mit hellen Flecken.

von 1868 und 1875 habe ich die fraglichen Gebilde in der That für Zellen angesehen und demnach geglaubt, die Entstehung ächter Zellen im Innern von weissen Dotterkugeln beobachtet zu haben.

Meines Wissens hat sich kein anderer Beobachter die Mühe genommen, diese merkwürdigen Gebilde nachzuuntersuchen und

zu einer verständlichen Deutung derselben zu gelangen. Jetzt, wo wir die Eigenschaften des Keimwalles an sehr viel dünneren Schnitten studiren können, als vor 30 Jahren, ist es möglich, der Geschichte der Körnerballen etwas mehr nachzugehen. Schnitte der VI. bis VIII. Stufe zeigen im äusseren Keimwall der Area opaca mehrfach geschichtete Lagen von grösseren, sehr körnerreichen Substanzballen. Jeder Ballen liegt in einem Maschenraum des kerntragenden plasmatischen Fachwerkes. Am Rande der Area pellucida ist dies Fachwerk allein vorhanden und es umschliesst hier weite durchsichtige Lückenräume. Zwischen den äusseren und inneren Bezirken finden sich Uebergangsformen, die ein Urtheil über das Schicksal der Körnerballen erlauben. Im Allgemeinen werden diese mit fortschreitender Entwicklung durchsichtiger. Dabei beginnt die Aufhellung vielfach im Innern der Ballen, und es entstehen so die oben erwähnten hellen Flecke. Fernere Uebergangsformen finden sich als gleichmässig aufgehellte Ballen mit sparsam eingestreuten Körnern. Zuletzt finden sich nur noch kleine und vom Rand her angefressene Reste solcher Gebilde. Aus der Gesammtheit der Bilder ist aber zu erschliessen, dass die aus den Dotterkugeln hervorgegangenen Körnerballen eine allmähliche Auflösung erfahren. Der im Keimwall peripheriewärts fortschreitenden Einschmelzung der umschlossenen Dotterbestandtheile entspricht die zunehmende Aufhellung des Gefässhofes.

Das plasmatische, nach Lösung des Dotters zurückbleibende Fachwerk enthält zunächst Maschenräume von sehr ungleicher Weite. Die Kerne liegen Anfangs in allen Tiefen des Gerüsts, sind auch reichlich vorhanden, oft in Häufchen von zwei, drei oder noch mehreren beisammen. Dann aber ordnen sich die Zellen zu einfachen Reihen, deren Kerne vorzugsweise nur auf der oberen, dem Dotter abgewendeten Seite liegen. Die dem Dotter zugewendete Seite der nunmehrigen Epithelschicht zeigt jetzt eine Reihenfolge grosser durchsichtiger Lückenräume.

Der Lecithoblast des Reptilieneies.

Mein Material über Reptilienentwicklung umfasst keine geschlossene Reihe. Ich habe Gelegenheit gehabt, Eidechseneier aus späteren Furchungsstufen, aus dem KUPFFER'schen Einstülpungsstadium und aus der Zeit der bereits begonnenen Embryobildung

zu untersuchen. Die Präparate für die jüngeren und jüngsten Stufen hat mir Herr Prof. KAESTNER gütigst zur Verfügung gestellt. Meine thatsächlichen Befunde reihen sich indessen den von anderen Forschern (KUPFFER, STRAHL, H. VIRCHOW, MEHNERT u. A.)¹⁾ gegebenen Schilderungen zwanglos ein, und so glaube ich doch, ein brauchbares Uebersichtsbild der betreffenden Vorgänge geben zu können. Hinsichtlich der Deutung der thatsächlichen Befunde gehen auch die oben citirten Beobachter ziemlich weit auseinander.

Die jüngsten von mir untersuchten Eidechsenkeime sind Scheiben von ca. $2\frac{1}{2}$ mm Durchmesser gewesen. An solchen Scheiben ist eine dünne, ein- bis zweischichtige Mittelscheibe von einem 3 bis 4 Zellen hohen Randwulst zu unterscheiden. Der Keim liegt

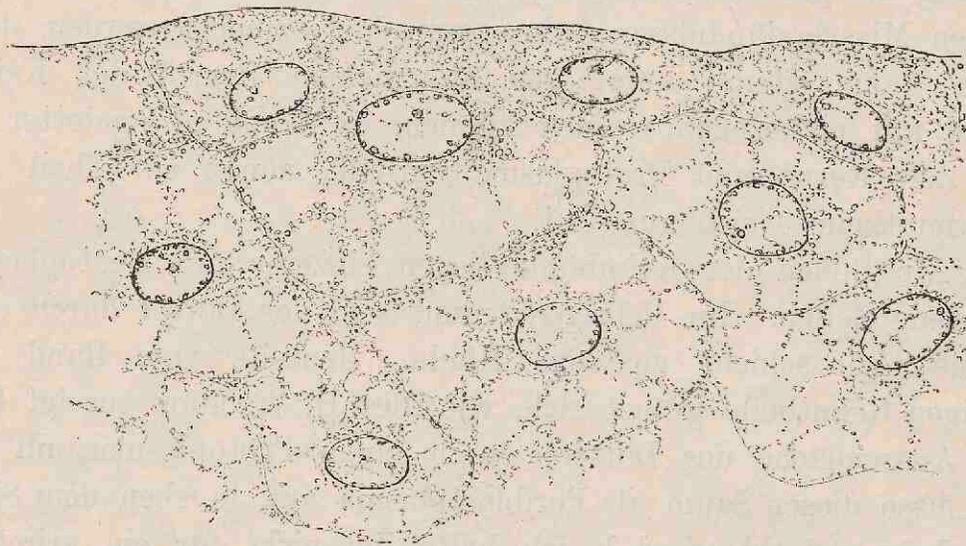


Fig. 3. Senkrechter Durchschnitt durch den Randwulst eines Eidechsenkeimes von $2\frac{1}{2}$ mm Durchmesser. Vergr. 1000fach. Präparat von Herrn Prof. KAESTNER.

dem Dotter noch allenthalben dicht an. Die unteren Zellen des Randwulstes sind umfangreich ($25-40\ \mu$), sie sind von einem grobkörnigen morphoplasmatischen Gerüst durchsetzt, das sich an der Peripherie der Zellen als Gränzschrift ausbreitet. Stellenweise fehlt an den den Dotter berührenden Zellen eine Gränzschrift. Die Zwischenräume des Zellengerüsts sind frei von Einlagerungen. In den Zellen der oberflächlichsten Keimschicht ist

1) C. KUPFFER 1882. Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere. HIS u. BRAUNE'S Archiv 1882. — H. STRAHL 1887. Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechsen. Ztschr. f. wissensch. Zool. XLV. S. 282 ff. — H. VIRCHOW 1892 l. c. — E. MEHNERT 1891. Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria Taurica*.

das Plasmagerüst erheblich dichter, diese Zellen sind auch weniger umfangreich als die tiefgelegenen (25—30 μ breit, 13—17 μ hoch). An ihrer freien Seite sind sie von einer gemeinsamen Gränzlinie eingefasst, nach einwärts ist dagegen der epitheliale Abschluss noch nicht erfolgt (Fig. 8).

Die nächste Stufe (Fig. 9), über die mir Präparate vorliegen, zeigt eine Embryonalanlage mit KUPFFER'scher Grube; der Durchmesser der Scheibe beträgt ca. 6 mm. Die Mittelscheibe des Keimes ist durch einen, etwa ein halbes Millimeter tiefen Zwischenraum vom Dotter getrennt. Seitwärts nach dem Randwulst hin verlängert sich der Raum in eine enge Spalte. HANS VIRCHOW bezeichnet den Mittelraum als subgerminale Höhle, dessen Fortsetzung als perilecithalen Spalt. Die Bezeichnungen bieten zu keinen Missverständnissen Anlass, nur darf bemerkt werden, dass diese Raumsysteme unter den allgemeinen Begriff der Keimhöhle mit einbezogen werden können, da der Reptiliendotter zu der Zeit Kerne und Protoplasma enthält, somit als Theil des Gesamtkeimes sich ausweist.

Am Boden der Keimhöhle liegen einzelne mit Deutoplasma beladene Zellen. Im Uebrigen trennt sich der Dotter durch eine dünne Gränzschicht von der Höhle. Jenseits vom Rand der zelligen Keimtheile gränzt sich, wie dies H. VIRCHOW gezeigt hat, die Aussenfläche des Dotters durch einen Protoplasmasaum ab. Ich fasse diesen Saum als Periblastplasma auf, in eben dem Sinn, wie beim Selachierei, d. h. ich halte ihn nicht für ein primäres Attribut des Dotters, sondern für ein Product von Randzellen, die nach Auflösung ihrer Gränzschicht im Dotter sich ausgebreitet haben. Unter dem Randwulst des Keimes finden sich, im Dotter zerstreut, Protoplasmainseln mit Gruppen von Kernen. Auch diese Bildungen können als Abkömmlinge von Keimzellen verstanden werden, die sich in den Dotter eingefressen und ihre selbstständige Umgränzung verloren haben.¹⁾

1) STRAHL 1887 l. c. S. 289 nennt die im Dotter gelegenen Zellen „Parablast“ und bemerkt dazu: „man könnte wohl auch sagen, dass es sich bei allen von Autoren als Parablastzellen beschriebenen Zellen um Entoblastzellen handelt. Es lässt sich ein solcher Standpunkt ja rechtfertigen, wenn man, vom späteren Entwicklungszustand ausgehend, Alles als Entoblast bezeichnet, was dotterwärts vom mittleren Keimblatt liegt.“ STRAHL hat indessen practische Gründe die im Dotter liegenden Zellen nicht Entoblast zu nennen.

Das Ectoderm des Randwulstes ist nunmehr eine scharf abgesetzte einschichtige Zellenlage. Die daran anstossenden Elemente zeigen noch die Eigenthümlichkeiten von Zellen früherer Stufen, ein weitmaschiges Morphoplasmagerüst von körnigem Aussehen und weite hyaline Zwischenräume. In den oberen Schichten sind die Zellen kleiner (16 bis 20 μ) und sie liegen hier ziemlich dicht beisammen. Die dem Dotter näher liegenden Zellen stehen dagegen unter einander in losem Verband oder sie liegen völlig vereinzelt, durch Zwischenräume von einander getrennt. Diese dem Dotter zunächst liegenden Zellen erreichen von 30 bis zu 50 μ Dm., ihr

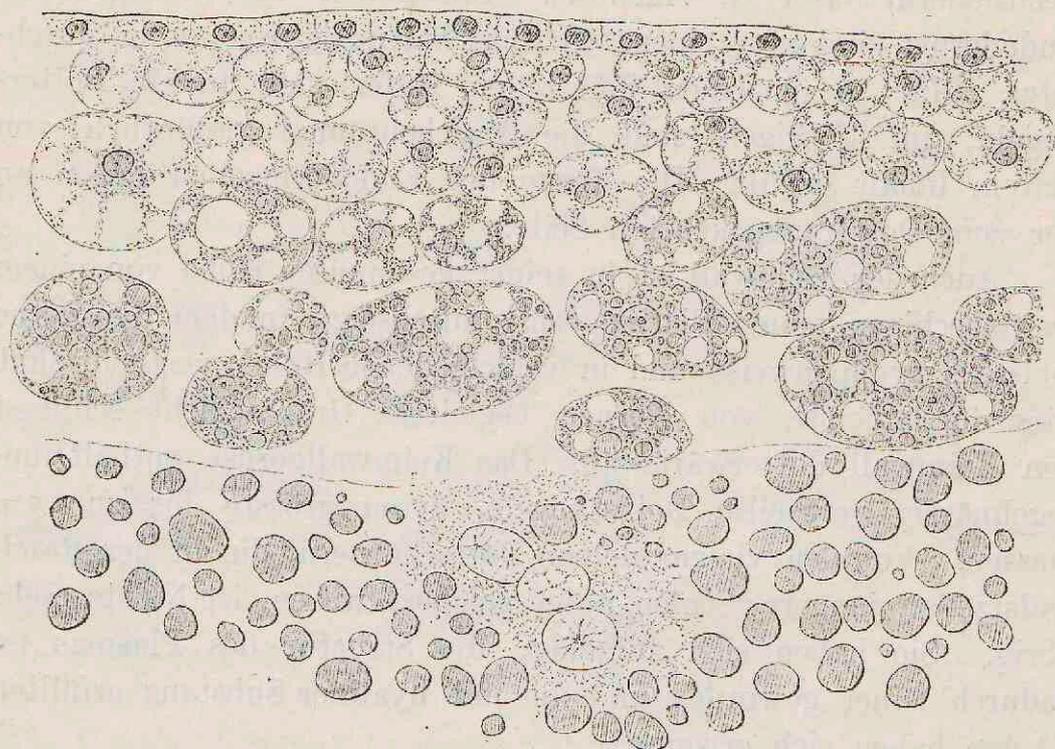


Fig. 9. Durchschnitt durch den Randwulst eines Eidechsenkeimes von 6 mm Durchmesser. Vergr. 500fach
Präparat von Herrn Prof. KAESTNER.

Plasmagerüst besteht aus breiten, von Dotterkörnern durchsetzten Balken. Dem entsprechend sind die hellen Binnenräume dieser Zellen verhältnissmässig eng, oft von geringerem Durchmesser als die Plasmabalken, und das Gesamtgefüge der Zellen bekommt dadurch den Character des Wabenartigen (Fig. 9). Dieses Bild des Randwulstes mit seinen zerstreut liegenden Zellen erinnert zu der Zeit an dasjenige, das wir für den Hühnchenkeim in einer etwas früheren Entwicklungsphase kennen gelernt haben (s. o. S. 197 Fig. 4 u. 5). Mit dem Unterschied allerdings, dass das in die Zellen aufgenommene Deutoplasma durchweg aus verhältniss-

mässig kleinen Körnern besteht. Spätere Stufen zeigen auch im Eidechsenkeim einen compacten Keimwall mit inneliegenden grossen Dotterkugeln.

Meine nächsten Präparate stammen von Keimen mit Embryonen von 3—4 mm. Zu der Zeit ist das Gefässblatt vorhanden und es besteht aus weiten, am Rand des Gefässhofes mit einem Sinus terminalis abschliessenden Röhren. Ein einschichtiges Endoderm (das Dottersackendoderm der Autoren) erstreckt sich bis an die Gränze des Gefässhofes und geht hier in den dicken Keimwall über (den „Randwulst“ von H. STRAHL, oder „Randwulst des Lecithoderm“ von H. VIRCHOW). Die Zellen des einschichtigen Endoderms sind von einem weitmaschigen Cytospongium durchsetzt. Nur in einzelnen Randzellen finden sich dunkle Dotterkugeln, im Uebrigen sind die Maschenräume sämtlich von klarem Inhalt erfüllt. Die Kerne der Endodermzellen liegen an der vom Dotter abgekehrten Seite.

Auch der Keimwall ist in seiner gesammten Höhe von einem weitmaschigen feinen Plasmagerüst durchsetzt, in dem die Kerne meistens gruppenweise und in verschiedenen Höhen vertheilt sind. Eine fortlaufende, von Kernen begleitete Gränzschicht schliesst den Keimwall dotterwärts ab. Das Keimwallgerüst enthält unregelmässig vertheilte Dotterkugeln, deren grösste bis zu 15 μ messen. Von den vielen kleinen Dotterkörnern, die in den Randwulstzellen jüngerer Stufen aufgespeichert waren, ist Nichts mehr übrig. Sie haben sich aufgelöst, die Structur des Plasmas ist dadurch feiner geworden und die mit hyaliner Substanz erfüllten Räume haben sich erweitert.

Die im inneren Bereiche des Keimwalls so scharf ausgeprägte Plasmaschicht mit ihrem Besatz von Kernen hat an meinen Präparaten nur eine Breite von 0,5 bis 0,7 mm. Sie läuft peripheriewärts in ein ringförmig ausgebreitetes Lager von dotterfreien oder doch dotterarmen Zellen aus, die in mehreren Schichten dicht über einander liegen (Fig. 10). Jenseits von diesem Zellenlager hört die scharfe Abgränzung des Keimwalles auf. Schon unter dem Zellenlager und selbst centralwärts davon erscheinen grosse mit Dotterkugeln beladene Zellen, sie nehmen peripheriewärts an Menge zu und vermitteln den Anschluss zwischen Keimwall und Dotter.

Das obengeschilderte Verhalten ist für die gesammte nach-

folgende Entwicklung bedeutungsvoll. Je loser der Verband der Zellen unter einander ist, um so günstiger sind für sie die Bedingungen der Dotteraufnahme. Beim Hühnerkeim schliesst sich der Keimwall frühzeitig gegen den Dotter hin ab. Dagegen entsendet der Keim der Eidechse über das Keimwallgebiet hinaus Schaaren von lecithophagen Zellen. Aus dem Vorkommen unabgegränzter kernhaltiger Plasmainseln im Dotter selber ergibt sich überdies, dass ein Theil der vom Keim abgegebenen Zellen, ähnlich wie bei der Periblastbildung der Selachier die selbstständige Umgränzung verliert und nun diffus sich auszubreiten vermag.

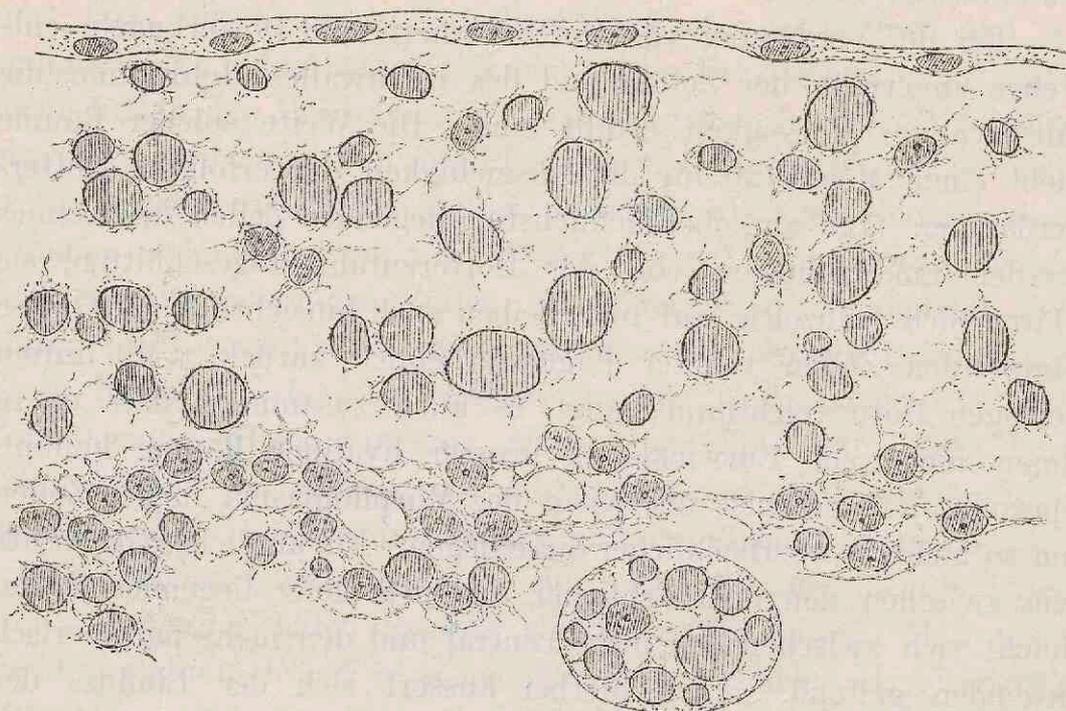


Fig. 10. Zellenlager an der unteren Gränzfäche des Keimwalles. Vergr. 600fach.

Das Endergebniss ist eine Einbeziehung des gesammten Dottersackinhaltes in den Lecithoblast. Während der Dottersack des Hühnchens zur Zeit seiner Aufnahme in den Bauch noch grosse Mengen unresobirten Dotters umschliesst, besteht, wie wir durch STRAHL wissen, der Dottersackinhalt der Eidechse von einem gewissen Zeitpunkt ab ausschliesslich aus dotterhaltigen Zellen.

Der Zerfall der Dotterbestandtheile geht ähnlich, wie beim Hühnchen, in verschiedenen Entwicklungszeiten etwas verschieden vor sich. Schon sehr frühzeitig sammelt sich in der Umgebung des Keimes feinkörniger Dotter an, und dieser wird von den Blastomeren und ersten Keimzellen zunächst aufgenommen. Ein

Zerfall grösserer Körner in kleinere und eine vom Rand her erfolgende Einschmelzung der Körner und Kugeln sind Vorgänge, die gleichfalls schon früh Platz greifen. Bei etwas vorgerückteren Stufen findet eine Auflösung der grösseren Kugeln von innen her statt, wobei die Kugeln von zahlreichen kleinen Vacuolen durchsetzt werden und mehr oder minder unregelmässige Formen annehmen. Die Aufnahme etwas gröberer Körner von 2—4 μ Seitens der Keimzellen erfolgt später als die des feinkörnigen Materials. Sind aber auch die gröberen Körner aufgebraucht, so kommen Dotterkugeln an die Reihe, schliesslich solche, die 10—15 μ Durchmesser haben.

Bei der Verdauung von Dotterkörnern und Dotterkugeln entstehen innerhalb der Zellen und des Keimwalles Hohlräume, die mit hyaliner Flüssigkeit erfüllt sind. Die Weite solcher Räume giebt einen Maassstab für die Ausgiebigkeit der erfolgten Dotterverdauung. Die am oberflächlichsten liegenden Zellen des Keimes werden am frühesten von der Dotterzufuhr abgeschnitten, sie klären sich frühzeitig auf und bleiben auch hinsichtlich der Grösse hinter den Zellen tieferer Lagen erheblich zurück. Mit ihrem geringen Dotterreichthum hängt es auch zusammen, dass es in ihnen nicht zur Entwicklung grosser hyaliner Räume kommt. Speziell im Randwulst überwiegt das Morphoplasma in den Zellen um so mehr, je oberflächlicher diese liegen. Ein ähnlicher Gegensatz wie zwischen den oberflächlicher und den tiefer liegenden Zellen macht sich zwischen den mehr central und den mehr peripherisch liegenden geltend. Auch hierbei äussert sich der Einfluss der Zeit. Innerhalb der Area pellucida verbinden sich die dem Dotter zugekehrten Zellen zuerst zu einer geschlossenen Epithelschicht, und damit hört die Einfuhr körperlicher Dotterbestandtheile auf. Die Zellen dieser Schicht, des nunmehrigen Endoderms, haben die aufgenommenen Dotterkörner längst verdaut, wenn in peripherischen Bezirken die Aufnahme mächtiger Dotterkugeln noch im vollsten Gang ist.

Die Bildung des Keimwalles vollzieht sich im Eidechsenei offenbar, wie im Hühnerei, dadurch, dass die durch Dotteraufnahme stark vergrösserten Zellen des Randwulstes sich aneinander anlegen und zu einer zusammenhängenden Platte verbinden. Das Gewebe des Keimwalles lässt streckenweise (besonders an der Peripherie) noch unverkennbar die Zusammensetzung aus grossen,

längs ihren Gränzflächen zusammenstossenden Zellen erkennen. HANS VIRCHOW, der den Keimwall als ein geschichtetes Epithel definirt, hält dies für die Regel, aber er giebt dafür nur indirecte Wahrscheinlichkeitsgründe an, die Begränzung der inneren Fläche durch eine scharfe Linie und die unzweifelhaft zellige Gliederung des Lecithodermrandes. Im vollentwickelten Keimwallgewebe haben sich indessen die Spuren zelligen Aufbaues verwischt und nach dem Verhalten des Plasmagerüsts zu schliessen, scheinen die zonae limitantes der aneinandergedrängten Zellen eingeschmolzen oder durchbrochen zu sein (Fig. 10).

Das Plasmagerüst des ausgebildeten Keimwalles ist sparsam und zart, die hyalinen Zwischenräume aber sind weit und sie communiciren allenthalben mit einander. Die Dotterkugeln liegen nicht frei in den Hohlräumen, sondern sie sind den Gerüstbälkchen eingefügt. Je mehr sich das Plasmagerüst ausweitet, um so mehr treten die kernführenden Stellen desselben als anscheinend selbstständige Gebilde hervor. Ihrer verzweigten Form halber hat sie STRAHL mit amöboiden Zellen verglichen und sie zugleich den Merocyten RÜCKERT's zur Seite gestellt. Die letztere Bezeichnung passt insoweit, als jene Gebilde in der That Theilstücke von Zellen sind. HANS VIRCHOW macht den Vorschlag, das Wort „merocytisch“ als Adjectiv zu gebrauchen und als Hauptcharacter merocytischer Gebilde das Fehlen einer zelligen Abgränzung anzusehen, indessen anerkennt er nur unterhalb des Lecithoderms und des perilecithalen Spaltes wirkliche Merocyten. Man muss bei Anwendung des Wortes genauer unterscheiden: H. VIRCHOW's Definition passt auf die vollen Theilstücke von Syncytien, d. h. auf die von mir sog. „Plasmochoren“. Diese haben aber den Werth von vollständigen Zellen; die im Dotter auftretenden kernhaltigen Plasmainseln sind dagegen nur Theile von solchen, d. h. Merocyten im ursprünglichen Sinne von RÜCKERT. Stellt es sich heraus, dass im voll entwickelten Keimwall der Reptilien die Zellenwandungen wirklich einschmelzen und die Gesamtplatte zu einem Syncytium wird, so repräsentiren dessen kernhaltige Plasmasterne nicht vollständige Plasmochoren, sondern bloss Merocyten.

Der Periblast der Selachier.

Die Bildung des Periblastes leitet sich bei Selachiern nach meiner Auffassung dadurch ein, dass die dem Dotter zunächst liegenden Blastomeren reichliche Dottermengen in sich aufnehmen und dass sie unter Auflösung ihrer Gränzsichten mit einander verschmelzen. Das also entstandene Syncytium besteht nunmehr aus kernhaltigen Inseln dichteren Plasmas, die durch helle, von einem lockeren Gerüst durchsetzte Zwischenstrassen (oder Diasteme) von einander getrennt bleiben. Gegen obige, in einer früheren Arbeit entwickelte Auffassung der Periblastbildung sind von RÜCKERT in seiner grossen Monographie über die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier Einwendungen erhoben worden, die einer eingehenden Besprechung bedürfen.

RÜCKERT's Monographie enthält eine solche Fülle von sorgfältig gesammeltem und verarbeitetem Beobachtungsmaterial, dass man ihr nur mit der grössten Achtung gegenüber treten kann. Auch hat m. E. RÜCKERT die Ableitung von Merocytenkernen aus überzähligen Spermatozoen in so überzeugender Weise begründet, dass ich nicht einsehe, wie man zur Zeit dagegen aufkommen kann. Noch sind die Consequenzen von RÜCKERT's Befunden für die allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre kaum zu übersehen, und da RÜCKERT selber sich in der Hinsicht Zurückhaltung auferlegt hat, so kann auch ich es unterlassen, hier darauf einzugehen. Ich wende mich dafür zur speziellen Frage der Periblastbildung. Die Beweise für meine Auffassung des Herganges schienen mir s. Z. folgende zu sein: die anfängliche Abwesenheit eines plasmatischen Periblastes, dessen Auftreten in einen ganz bestimmten Zeitpunkt der Furchung fällt. Sodann die zu dieser Zeit zu Tage tretende einseitige Vergrösserung der dem Dotter zugekehrten Blastomeren, die gleichmässige Dicke des neugebildeten Periblasts und seine glatte Abgränzung nach Seiten der Keimhöhle hin.

Hiergegen wendet nun RÜCKERT ein¹⁾, es könnten die von mir beschriebenen Verhältnisse ebenso wohl auf einen Vorgang entgegengesetzter Art, d. h. auf einen Austritt von Zellen aus dem Dotter bezogen werden. Nach RÜCKERT's Zählung stimmt die Zahl der im Keim vorhandenen Kerne bis zur 7. synchron

1) RÜCKERT l. c. S. 674.

erfolgenden Theilung (128 Kerne) mit der zu erwartenden Zahl. Daraus ist zu erschliessen, dass bis dahin keine Kerne bez. keine Blastomeren aus dem Keim ausgetreten, und dass die ausserhalb des Keimes befindlichen Kerne keine Abkömmlinge der Furchungskerne sein können. Der Schluss scheint mir zwingend zu sein. Meine eigenen Beobachtungen gehen nicht auf so frühe Zeit zurück, sie setzen in der Periode ein, die der Bildung der Keimhöhle kurz vorausgeht, sie stimmen aber in ihrem thatsächlichen Inhalt mit denen von RÜCKERT überein. Das Auftreten und die Ausweitung der Keimhöhle am hinteren Keimrand, das länger dauernde Festhaften des vorderen Randes am Dotter und das Vorhandensein von knospenähnlich dem Keimlager anhaftenden Zellen, sind Befunde, zu denen auch ich gelangt bin, und die Abbildungen Fig. 45, 50, 51 u. 52 von RÜCKERT lassen sich meinen im Periblastaufsatz enthaltenen Figuren 9, 10, 11 u. 12 unmittelbar zur Seite stellen. Nur sind letztere bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet und geben hinsichtlich der Gebietsgränzen im Periblast Einzelheiten, die bei RÜCKERT fehlen. Mit sehr anerkennenswerther Unparteilichkeit führt übrigens RÜCKERT auch solche Befunde an, die zu Gunsten der von mir vertretenen Deutung sprechen. Es findet, wie er bemerkt, zur Zeit der auftretenden Keimhöhle eine auffällige Vermehrung der im Dotter gelegenen Kerne statt, und viele dieser Kerne, im Allgemeinen diejenigen, die der Keimscheibe näher liegen, sind von feinkörnigen Höfen umgeben, im Gegensatz zu den Merocytenkernen früherer Stufen. Hierzu darf ich aussprechen, dass ich meinerseits der von RÜCKERT gegebenen Deutung keine principiellen Bedenken entgegenzustellen habe. Sie setzt eine Bildungsweise des Periblast voraus, wie ich sie beim Forellenkeim glaube nachgewiesen zu haben. Einen Zellenaustritt aus dem Periblast nehme auch ich während späterer Phasen als weitverbreiteten Vorgang an.

Wenn ich gleichwohl an meiner früher ausgesprochenen Deutung festhalte, so bestimmen mich dazu nicht nur die entsprechenden Vorgänge in Eiern anderer meroblastischer Wirbelthiere, sondern auch das Verhalten der das Gränzgebiet bildenden Zellen. Von knospenartig sich abschnürenden Zellen erwartet man, dass sie sich an den Trennungsflächen verjüngen. Dem gegenüber finde ich starke Verbreiterungen der betreffenden Zellenabschnitte. Auch finde ich am Boden der Keimhöhle Ketten von

Blastomeren, die der Quere nach zusammenhängen, die aber gegen den Dotter hin von einem Gränzsaum eingefasst sind, ein Verhalten, das mit meiner, aber nicht mit RÜCKERT's Deutung vereinbar erscheint.

Was, wie mir scheint, der Klarheit von RÜCKERT's Darstellung Eintrag thut, das ist seine Uebertragung der Dotterbezeichnung auf die das Keimlager bildende Substanz. Es hängt dies offenbar mit RÜCKERT's Methode zusammen, die mit Boraxcarmin gefärbten Präparate bis zur reinen Kernfärbung auszuwaschen. Hierbei müssen alle Plasmastructuren sehr unscheinbar werden. RÜCKERT kennt übrigens die zwischen Keim und unorganisirtem Dotter liegende Substanz sehr wohl, er bezeichnet sie als feinkörnigen Dotter und bemerkt ausdrücklich, dass sie hinsichtlich ihrer Structur und ihrer Betheiligung an den Entwicklungsvorgängen dem Keim näher steht, als dem Dotter. Sie ist nach ihm (l. c. S. 588) das eigentliche Verbreitungsgebiet der Merocytenkerne. Auch schildert er, wie die Spermatozoonköpfe im grobkörnigen Dotter zu Grunde gehen, während sie sich im feinkörnigen weiter entwickeln, wie daher deren Weiterbildung nur erfolgt, wenn der umgebende Dotter eine der Keimscheibe verwandte Structur hat. Wenn demnach RÜCKERT die besonderen Eigenschaften der von ihm als feinkörniger Dotter bezeichneten Substanz keineswegs übersehen hat, so bringt es doch die Bezeichnung dieser Substanz als Dotter mit sich, dass deren Würdigung als lebende Substanz und die Betonung ihrer Verschiedenheit vom unorganisirten Dotter entschieden zu kurz kommen. In der ersten Arbeit vom Jahre 1885 hatte RÜCKERT das Merocytenprotoplasma ausdrücklich besprochen und theilweise abgebildet.

Bei Torpedo tritt ein syncytialer Periblast auf, wenn die Blastomeren etwa 70—80 μ Durchmesser haben, und er erreicht einen vorläufigen Abschluss, wenn deren Durchmesser auf 30—40 μ herabgegangen ist. Von da ab erscheint der syncytiale Periblast als eine flache, unter dem Blastoderm sich hinziehende und dieses um eine schmale Strecke überragende Scheibe. Vom Blastoderm ist der Periblast durch die Keimhöhle getrennt, nach der hin er sich durch eine Zona limitans glatt absetzt. Nach dem Dotter zu entbehrt er einer scharfen Einfassung, er greift mit feinen Plasmafäden in ihn über.

Nur in der allerersten Zeit der Periblastbildung bewahren

die Kerne die Grösse und die sonstigen Eigenschaften der Blastomerenkerne. Dann aber nimmt ihre Grösse und Zahl zu. Zunächst trifft man sie noch zu 2 oder 3 in je einem Plasmafeld beisammenliegend. Weiterhin begegnet man aber grösseren Kerngruppen und riesenkernartigen Bildungen.¹⁾

Die Vertheilung der Kerngruppen in scheibenförmigen Keimen untersucht man am besten an Flachschnitten, oder am

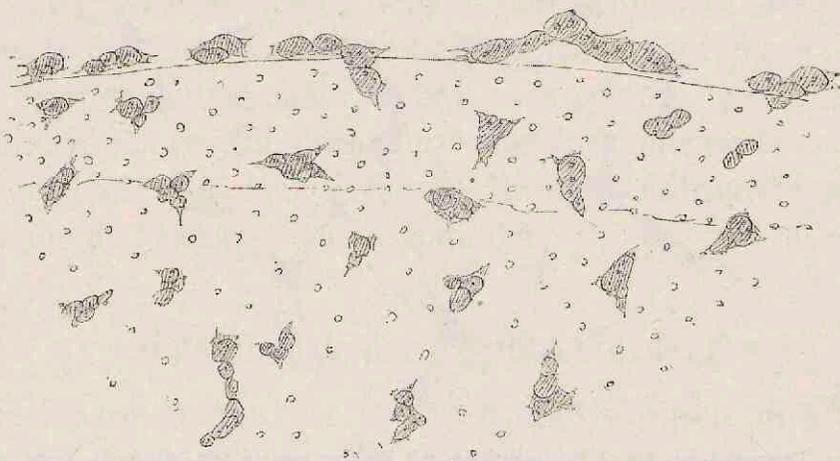


Fig. 11. Brutnester aus einem unzerschnittenen *Pristiurus*keim im Flächenbild, Stufe B. Vergr. 150fach.

Flächenbild unzerschnittener gefärbter Keime. Von Stufe A ab erscheinen die Kerngruppen oder Brutnester, wie ich sie nenne

1) BALFOUR, Monograph on the development of Elasmobranch Fishes London 1878, giebt zahlreiche Abbildungen von Periblastkernen und theilt auch wichtige Beobachtungen darüber mit. In früheren Stufen bilden sie eine flach ausgebreitete Lage unterhalb der Keimhöhle und des Keimes (Tafel III Fig. 2—3). Sie liegen gruppenweise beisammen, oder sie sind durch netzförmige Linien in eine Anzahl von Feldern (Areae) getheilt. BALFOUR lässt es unentschieden, ob diese Linien wirkliche Theilungswände oder blosser Protoplasmafäden sind (l. c. S. 39). Die Kerne sind grösser als die Blastodermkerne, in ihrer Umgebung liegt nur feinkörniger Dotter und weiterhin findet man in ihrer Umgebung ein zartes Protoplasmanetz (Taf. V Fig. 11—12), von dem BALFOUR annimmt, dass es sich durch den gesammten Dotter ausbreitet (S. 52). Auch die Einlagerung feiner Körner in den Netzfäden wird hervorgehoben. Auf der Stufe B entstehen im Periblast (Dotter-) Zellen, die weiterhin in den Keim eintreten. Der Boden der Keimhöhle (Furchungshöhle nach B.) wird eine Zeit lang nur vom Dotter gebildet, dann aber bildet sich eine zellige Bekleidung, theils durch Zellen, die vom Rand des Blastoderms stammen, theils durch Zellen, die sich um die Periblastkerne herum angelegt haben. Die den Dotter (bez. den Periblast) nach oben hin begränzende Schicht hält B. für geronnenes Eiweiss und nicht für eine besondere Membran. Für Stufe H bildet er in seinem Werke (Tafel IX Fig. 8) verzweigte, spitz auslaufende Brutnester ab. Er bezeichnet sie als „Netzwerk von Kernen im Dotter“. Es scheint, als ob die von ihm gesehenen Stränge zahlreiche Mitosen enthalten hätten, die Zeichnung zeigt nämlich zahlreiche dunkle Streifen und Fäden.

werde, meistens als rundlichovale Flecken von 12—25 μ , sie sind durch das gesammte unter dem Blastoderm liegende Gebiet ziemlich gleichmässig zerstreut (bei *Pristiurus*keimen in gegen-

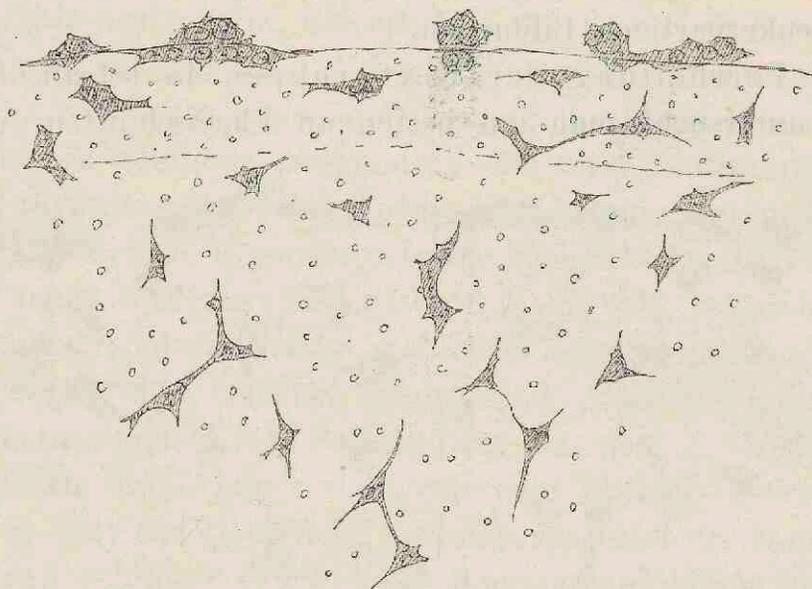


Fig. 12. Brutnester aus einem *Pristiurus*keim mit Embryo von 0,7 mm, Stufe C. Vergr. 150fach.

seitigen Abständen von 25—50 μ). An der Peripherie treten sie zu einem Kranze zusammen, der den Rand des Blastoderms während der früheren Stufen (A—C) um wenig überträgt (Fig. 11).

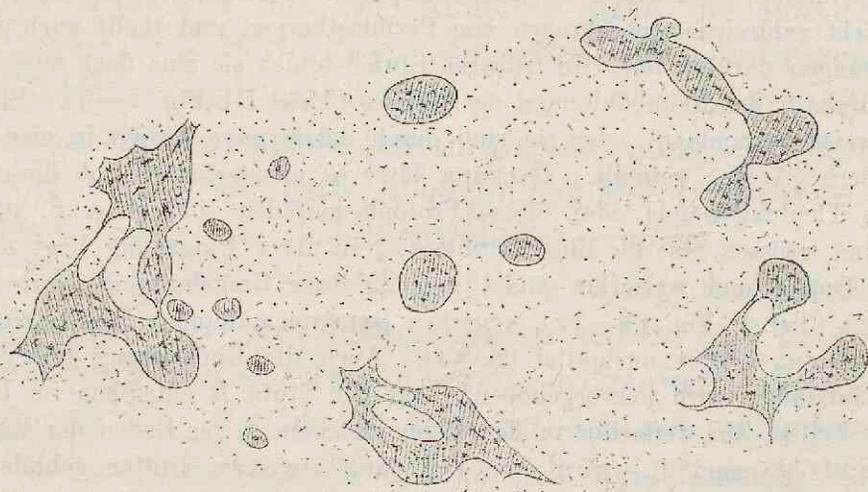


Fig. 13. Riesenkerne mit netzförmiger Verbindung. Flachschnitt von *Torpedo*. Stufe B. Vergr. 340fach.

Schon von Stufe B ab beginnen zwischen den rundlichen auch zackige Formen von Brutinseln aufzutreten, und während der nachfolgenden Stufen C, D u. ff. nehmen diese zackigen Formen immer mehr überhand (Fig. 12). Man findet nun zahlreiche Nester

mit auseinanderweichenden zugespitzten Fortsätzen; diese endigen frei oder sie stellen Verbindungen her zwischen benachbarten Nestern oder zwischen den verschiedenen Theilstücken eines gemeinsamen, mehr oder minder complicirt zerklüfteten Nestgebietes (Fig. 13).

Rundlich umgränzte Brutnester finden sich auch bei weiter fortgeschrittenen Keimen, vermengt mit zackigen Formen. Letztere werden zum Theil erheblich länger und schmaler. Bogenförmig angeordnete Streifen umsäumen die Peripherie des Keimes (Fig. 12). Andere Streifen laufen mehr radiär oder schräg, und in späteren Stufen finden sich geschlossene, durch das Zusammentreffen mehrerer Stücke gebildete Maschen. Manche Brutnester erinnern in ihrem Habitus an die Anlagen von Capillaren.

Innerer Bau der Periblastkerne.¹⁾

Der innere Aufbau der Periblastkerne wechselt in beachtenswerther Weise: es ändern sich einerseits das Verhältniss zwischen Kernplasma und Chromatin und andererseits die Vertheilung des Chromatins. Auf einige hierauf bezügliche Verhältnisse habe ich schon in meinem Aufsatz vom Jahre 1897 hingewiesen, seitdem haben sich zwar meine Erfahrungen erweitert, immerhin bedarf es noch fortgesetzter Forschung, um den vollen Einblick in die bei der Kernentwicklung ineinander greifenden Vorgänge zu gewinnen.

Die gleich zu Beginn der Periblastbildung stark anwachsenden Kerne sind auffallend durchsichtig. Ihre Chromosomen sind als kurze Stäbchen einem an der Kernperipherie sich ausbreitenden Gerüst eingelagert. An den grossen Kernen erscheint dies Gerüst sehr fein und im Verhältniss zum durchsichtigen Kernplasma sparsam (Fig. 14), wogegen es bei kleineren Kernen relativ massig ist und aus breiteren Bälkchen sich aufbaut. Dies weist darauf hin, dass das Kernwachsthum während der früheren Phasen der Periblastentwicklung

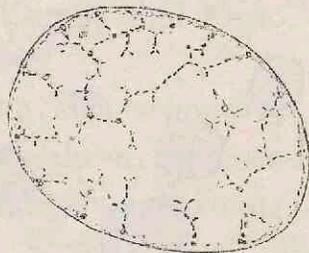


Fig. 14. Periblastkern, frühe Stufe von Torpedo. Thioninpräparat. Vergr. 1700fach.

1) Ueber einen Theil der nachfolgend besprochenen Verhältnisse habe ich am Anatomencongress in Pavia eine kurze Mittheilung gemacht und bezügliche Präparate demonstriert.

zunächst durch eine Zunahme oder Quellung des durchsichtigen Kernplasmas erfolgt, wobei die chromatinführenden Gerüste ausgedehnt und verfeinert werden.

Die Zunahme der Chromatinbestandtheile geht etwas langsamer vor sich, aber sie erfolgt durch alle weiteren Entwicklungsphasen hindurch stetig. In auffälliger Weise nehmen schon gegen das Ende der Furchungsperiode hin Zahl und Umfang der Kernkörper zu, und der Gesamtvorrath an diesen Substanzen wird von da ab immer grösser. Hand in Hand mit der Zunahme der Chromatinsubstanzen geht aber ein Wechsel in deren Vertheilung,

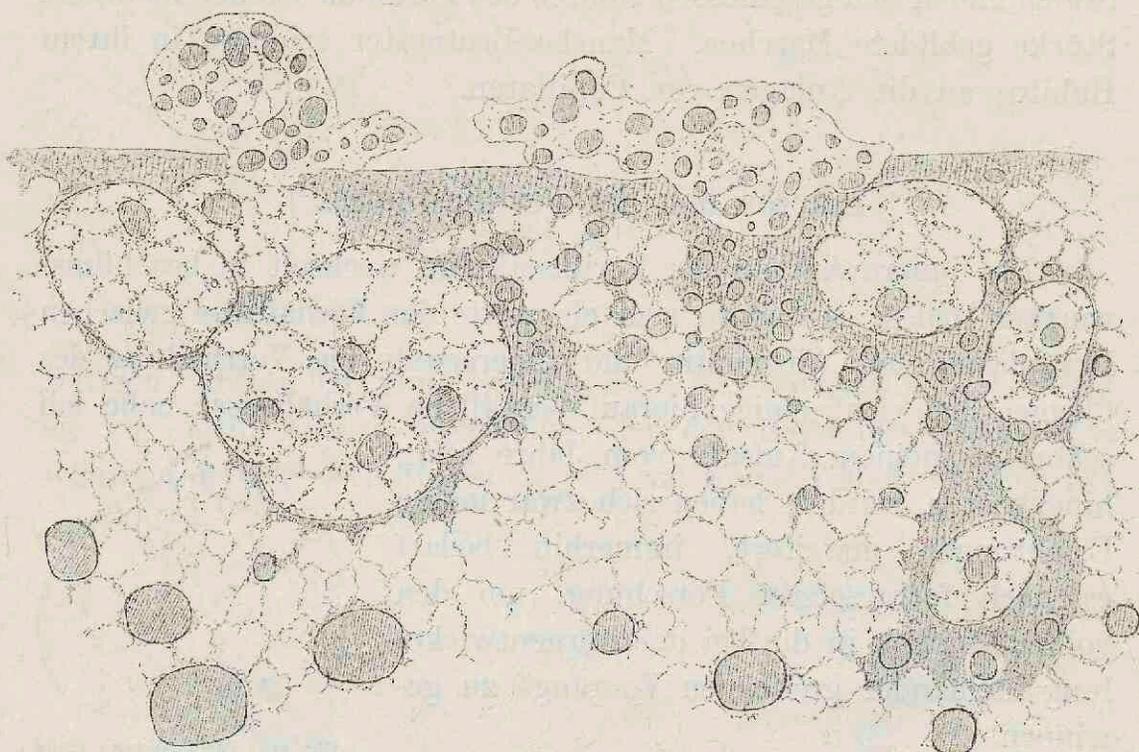


Fig. 15. Geschlossene Gruppen oder Kernconglomerate von Periblastkernen. *Pristiurus*, Stufe A.
Vergr. 1000fach.

daher die Kerne in verschiedenen Entwicklungsphasen ein völlig verschiedenes Ansehen besitzen. Es lassen sich in der Hinsicht zwei durch Uebergangsformen vermittelte Haupttypen unterscheiden:

- I. die Kerne mit centrirt angeordnetem,
- II. die mit feinkörnig dissociirtem Chromatin.

Typus I. Kerne mit ausgeprägt centrirtter Anordnung des chromatinführenden Gerüsts finden sich schon auf frühen Stufen der Periblastentwicklung. Zu der Zeit enthalten die meisten Kerne mehrere kleine Körner, nach denen hin die Bälkchen des

Kerngerüsten strahlig zusammenlaufen. In der Folge wachsen die Körner zu grösseren Kernkörpern an. Betrag der Durchmesser von jenen Anfangs meistens noch unter 1μ , so begegnet man schon gegen Ende der Furchungsperiode, bei einem mittleren Durchmesser der Blastomeren von $25-30 \mu$ in den Periblastkernen Kernkörpern von $3-4 \mu$, die theils in der Einzahl, theils in der Mehrzahl (bis zu 6) in einem Kern vorhanden sein können, und die auch hier wieder in den Mittelpunkten der verschiedenen Gerüststrahlungen gelegen sind. Auch in späteren Entwicklungsphasen finden sich polycentrische Periblastkerne, und als solche erscheinen manche von den einfacher oder complicirter geformten Riesenkernen. An die polycentrischen Riesenkernkerne sind die im Periblast sehr weit verbreiteten Kerngruppen anzuschliessen. Kerngruppen von 2 oder 3 Stück innerhalb derselben Plasmochore finden sich bald nach Beginn der Periblastbildung. So lange die zu einer Gruppe gehörigen Kerne von einander getrennt liegen, dürfen wir von offenen Kerngruppen sprechen, von geschlossenen Kerngruppen oder von Kernconglomeraten aber dann, wenn eine Anzahl von Kernen, dicht zusammengedrängt, einen Klumpen bildet (Fig. 15). Auf die genetischen Beziehungen zwischen polycentrischen Kernen und Kernconglomeraten habe ich nachher zurückzukommen.

Typus II. Die Kerne dieses Typus zeichnen sich schon bei Beobachtung mit mässigen Vergrösserungen durch ihren geringen Grad von Durchsichtigkeit und ihre mehr gleichmässige Färbung aus. Bei Beobachtung mit starken Systemen erscheinen die Kerne mit feinen Chromatinkörnchen allseitig bestäubt. Je feiner und je dichter die Körnchen sind, um so undurchsichtiger sind die Kerne und um so gleichmässiger ist ihre Färbung. Die Körnchen sind, wie sich an günstigen Stellen erkennen lässt, einem sehr zarten und engmaschigen Fadengerüst eingelagert, dessen Anordnung einer ausgeprägten Strahlung entbehrt (Fig. 16). Meistens finden sich zwischen den staubförmig vertheilten feinen Chromatinkörnchen etwas gröbere Körner oder unregelmässig umgränzte Bröckelchen, Bildungen, die man bis auf weiteres der etwas ge-

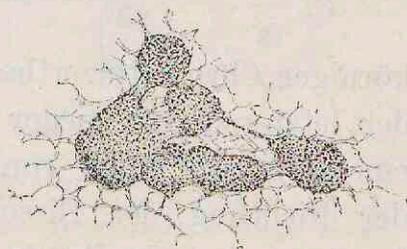


Fig. 16. Gruppe von Kernen mit dissociertem, staubförmig vertheiltem Chromatin. Torpedo, Stufe D. Vergr. 1000fach. Die einzelnen Kernballen sind im Beginn der Trennung.

mischten Gesellschaft der Kernkörperchen zuweisen muss. Am meisten treten die Kernkörper in den sehr dunkel gefärbten Kernen zurück, einzelne der letzteren enthalten davon nur geringe Spuren. Das chromatinführende Fadengerüst liegt auch bei Kernen des Typus II dicht unter der Oberfläche.

Uebergangsformen zwischen den Kernen der Typen I und II finden sich in mancherlei Varianten. Ich habe solche Formen schon in meinem früheren Aufsatz beschrieben und gesucht, die verschiedenen beobachteten Formen in genetischen Zusammenhang zu einander zu bringen. Die ersten Periblastkerne zeigen eine strahlige Gerüstanordnung, später erscheinen Kerne mit fein-

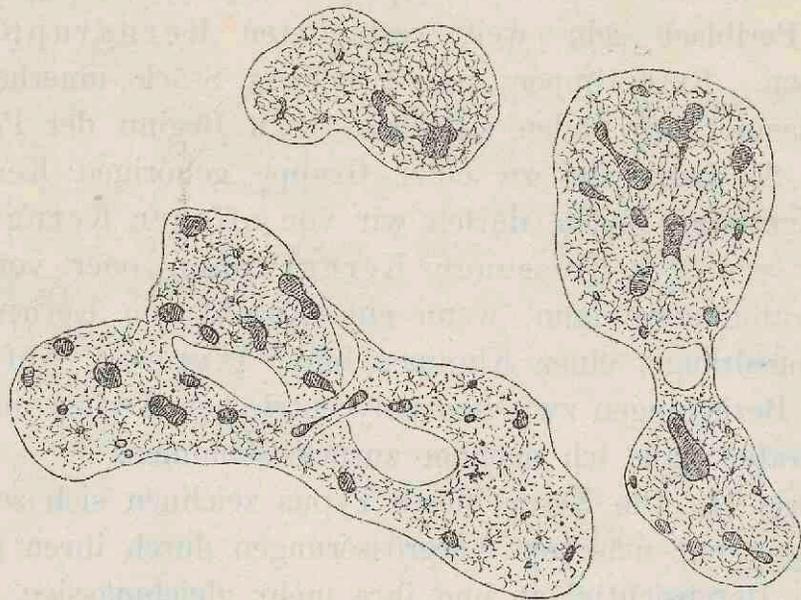


Fig. 17. Riesenkerne mit beginnender Chromatindissociation und mit zahlreichen unregelmässig gestalteten Kernkörpern. Torpedo, Stufe A. Vergr. 10fach.

körniger Chromatinzertheilung, dann aber bilden sich aus Kernen der letzteren Art wieder solche mit Strahlengerüst. Es ist somit eine doppelte Reihe von Uebergangsformen zu erwarten, eine in der Richtung der Dissociation und eine in der Richtung der Synthese fortschreitende Reihe. Die Dissociation der Kerngerüste leitet sich ein durch eine erhebliche Zunahme der Kernkörperchen und durch ein Verschwinden deutlicher Chromatinstäbchen. An Stelle von letzteren treten mehr oder minder feine Chromatinkörnchen. Als Dissociationsformen sehe ich alle jene Kerne an, in denen neben mehr oder minder fein zerstäubten Chromatinkörnern unregelmässig gestaltete Kernkörper vorhanden sind. Solche Formen kommen in sehr mannigfachen Varianten

vor. Wir treffen, neben den rundlichen oder etwas eckigen Formen verschiedener Grösse, vielfach eingeschnürte Kernkörper, entweder biscuitförmige mit seichter Ringfurche, oder solche mit längerem fadenförmigen Zwischenstück. Daneben finden sich aber auch mehrtheilige und sogar kranzförmige Kernkörper d. h. es kehren im Kleinen die mancherlei Gestaltungen wieder, denen wir bei den Riesenkernen begegnen (Fig. 17 u. 18). In Riesenkernen mit Einschnürungen und mit längeren Zwischenstücken pflegen die Kernkörper des Zwischenstückes gestreckt, oft auch spindelförmig gestaltet zu sein.

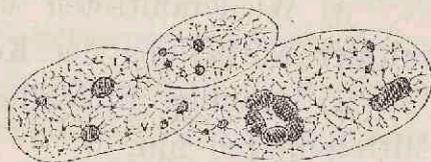


Fig. 18. Desgl. mit ringförmigen Kernkörperchen.

Mit fortschreitender Chromatindissociation ändert sich auch die Umgränzung der Periblastkerne. Solange noch stäbchenförmige Chromosomen vorhanden sind, sind sie dem Plasmagerüst eingereiht, das die Peripherie des Kernes umfasst. In der Flächenansicht heben sie sich als dunkle Striche vom durchsichtigen Innenfeld ab. Bei der kettenartigen Aneinanderreihung der Stäbchen zeigt aber der Randsaum der Kerne kein gleichmässiges Ansehen, er ist abwechselnd dunkel und breit, oder blass und schmal. Dieser Character des Randsaumes kehrt auch bei den in Regeneration begriffenen Riesenkernen wieder, ebenso treffen wir ihn bei den Kernen von Blastomeren und bei denen von jungen Protenchymzellen (Fig. 19).

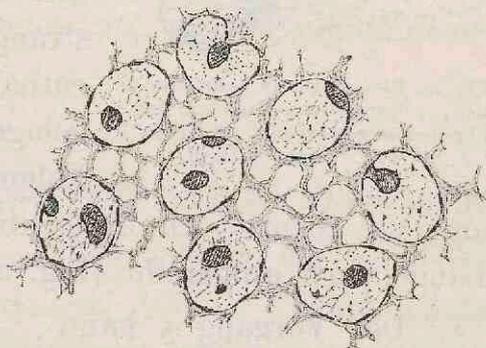


Fig. 19. Kerne von primären Protenchymzellen mit randständigen Chromosomenketten; auch die Kernkörper liegen randständig, und bei der einen Zelle zeigt sich eine bis zum Kernkörper reichende Einziehung. Torpedo, Stufe D. Vergr. 1000fach.

Wenn es zu einer feinkörnigen Dissociation des Chromatins gekommen ist, so tritt die Umsäumung der Kerne nur noch als eine feine blasse Linie hervor, die da und dort durch eingelagerte Körnchen verdickt erscheint. Die Linie bezeichnet den Saum des an und für sich blassen Kernplasmas, dessen Umgränzung um so unschärfer wird, je weiter die Chromatinzerstäubung fortschreitet.

Für die reconstructiven Formen von Periblastkernen von Selachiern habe ich in meinem früheren Aufsatz vom Jahre 1897

Beschreibungen und Abbildungen geliefert.¹⁾ Ich bin damals dahin gekommen, die nach erfolgter Dissociation des Chromatins eintretenden Veränderungen in folgender Weise zusammen zu ordnen:

- 1) Sonderung des chromatinführenden Plasmakörpers in eine Anzahl von kleineren Ballen,
- 2) Auseinanderrücken der einzelnen Ballen, wobei verbindende, von Längsstreifen durchzogene Zwischenbrücken übrig bleiben,
- 3) Wiederauftreten von Chromosomenstäbchen unter gleichzeitiger Aufhellung der Kerngebiete,
- 4) strahlige Einstellung der Chromosomen nach getrennten Mittelpunkten hin,
- 5) Bildung von geschlossenen Kernen, wobei im Convergenczpunkt der Chromosomen Kernkörper sich anlegen, während die Kernwand von Ketten hintereinander aufgereihter Stäbchen umsäumt wird.

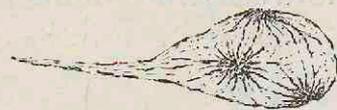
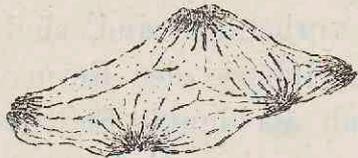


Fig. 20. Riesenkerne in Reconstruction, polycentrische Ordnung der Chromosomenstäbchen. Torpedo, Stufe D. Vergr. 1000fach.

auf, so zeigen sich diese an den vorhandenen Plasmafäden der Länge nach aufgereiht (Fig. 20).

Der Vorgang 5 kann

zur Bildung einfacher Kerne führen oder
zu der von Riesenkernen.

Ob das Eine oder das Andere eintritt, hängt von dem Zeitpunkt ab, in dem die Wandbildung vor sich geht. Tritt diese ein, nachdem sich die Ballen des Kernplasmas von einander völlig geschieden haben, so werden auch die entstehenden Kerne von einander isolirt sein. Erfolgt dagegen die Wandbildung, bevor die Trennung der einzelnen Plasmacomplexe vollzogen ist, so

1) Ueber den Keimhof der Selachier. HIS und BRAUNE, Archiv 1897 S. 48 ff. Fig. 23—30.

werden die zusammenhängenden Massen in einen gemeinsamen Complex einbezogen, es entsteht ein polycentrischer Riesenkern (Fig. 20).

Mit der Bildung eines polycentrischen Riesenkernes braucht aber der Prozess nicht abzuschliessen. Indem die Umlagerung der Chromosomen weiter fortschreitet, können die einzelnen Gebiete des Kernes sich von einander sondern, und aus dem einfachen Riesenkern eine Kerngruppe hervorgehen. Wir können den Vorgang mit der Umbildung eines Syncytiums in einen Zellenhaufen in Parallele stellen. In beiden Fällen kommt es zur nachträglichen Entwicklung von Scheidewänden zwischen Bezirken, die Anfangs nur unvollkommen von einander getrennt waren. Es handelt sich beide Male um eine Art von Nachfurchung. Vollzieht sich dieser Prozess zwischen zwei oder mehreren durch Einschnürungen von einander gesonderten Kerngebieten, so ist das Endergebniss eine offene Kerngruppe. Allein es scheint, dass secundäre Scheidewandbildungen auch innerhalb ungegliederter Riesenkernkerne erfolgen können, wobei polycentrische Riesenkernkerne zu Kerncomplexen werden. Diese Voraussetzung macht es verständlich, dass wir nicht selten Kernbildungen begegnen, bei denen es zweifelhaft ist, ob in ihnen Gruppen von dicht sich berührenden Kernen vorliegen, oder polycentrische Riesenkernkerne mit unvollkommener Scheidewandbildung (Fig. 15).

Ueber die angeblich amitotische Theilung der Periblastkerne.

Nach Entdeckung und genauerer Erforschung der bipolaren Mitose hat man bekanntlich bald erkannt, dass es Kernbildungen giebt, die sich den neugewonnenen Principien nicht ohne weiteres einordnen, die sich dagegen anscheinend dem ursprünglichen REMAK'schen Schema anpassen lassen. FLEMMING hat daher bei seinen grundlegenden Arbeiten über Kern- und Zellentheilung einen zweifachen Modus von Kernvermehrung angenommen, die indirecte und die directe Kerntheilung, oder mit einer später eingeführten Bezeichnung die Mitose und die Amitose.¹⁾ FLEMMING's Merkmale

1) Nach FLEMMING's Definition ist „die Amitose diejenige Form der Zellen- und Kerntheilung, bei der eine Spindelbildung, eine Bildung von regelmässig geformten Chromosomen und eine Umlagerung dieser letzteren in bestimmter Form- und Reihenfolge fehlt (Referat am Anatomencongress in München vom Jahre

der Amitose sind negativer Art, das Fehlen von Spindelbildung, von regelmässig geformten Chromosomen und von deren Umlagerung in bestimmter Reihenfolge. Als positives Merkmal directer Kerntheilung sehen wohl die meisten Autoren das Vorhandensein von Einschnürungen an. In dem Sinne gelten als amitotisch sich theilende Kerne die Biscuit- und Kleeblattformen, die complicirten Formen von Riesenkernen, sowie alle die Kerne, die stellenweise zu dünnen Fäden ausgezogen sind. Dahin werden somit auch die im Periblast von Selachiern und von Knochenfischen auftretenden polymorphen Kernformen gerechnet.

Völlig unvermittelt und als ein Stein des Anstosses liegt das Capitel von der Amitose mitten im wohlgeordneten Bau der modernen Zellenlehre, und wir stehen vor der Alternative: entweder die Riesekerne und verwandten Formen als Abnormitäten und als regressive Formen zu deuten, oder anzunehmen, dass zwischen den auf Amitose bezogenen Vorgängen und der regulären Mitose kein principieller Gegensatz besteht. Ein so fundamentaler Vorgang, wie die Kern- und Zellenbildung kann unmöglich nach anderen als einheitlichen Gesetzen verlaufen.

Vermuthungsweise hat FLEMMING schon in den Jahren 1891 und 1893 ausgesprochen¹⁾, die Amitose möchte wohl nicht zur Neubildung normaler lebensfähiger Zellen führen, und die Riesen-

1891). In seinem Buche vom Jahre 1882 (Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung, S. 343 ff.) hatte FLEMMING als directe Kerntheilung eine „Kernzertheilung durch Einschnürung verstanden, welche zur Bildung von 2 bis mehreren Kernen in einer Zelle führt“. O. HERTWIG, der dem Ausdruck „Kernzerschnürung“ den Vorzug giebt, spricht sich also aus: „Im Gegensatz zu den complicirten, mit Segmentirung verbundenen Vorgängen kann sich die Kerntheilung bei einigen wenigen Zellenarten in einer scheinbar sehr einfachen Weise vollziehen, die man als Fragmentirung oder Kernzerschnürung bezeichnete. Hier kommt es nicht zur Entstehung von Spindelfasern, Kernsegmenten und Protoplasmastrahlungen. Vielmehr verläuft die Kernzerschnürung mehr in der von älteren Histologen schematisch dargestellten Weise.“ (O. HERTWIG, Die Zelle, Bd. 1, 1893, S. 166. Die Ueberschrift des Abschnittes lautet: „Die Kernzerschnürung [directe Kernvermehrung, Fragmentirung, Amitose, amitotische Theilung].“) Die Litteratur über Amitose bis zum Jahre 1892 findet sich eingehend besprochen in dem Bericht von FLEMMING in MERKEL u. BONNET's Ergebnissen für 1893. Ferner ist hier auf die von zahlreichen Abbildungen begleitete Darstellung von HENNEGUY hinzuweisen, in dessen vortrefflichem Buche „La Cellule“, Paris 1896, S. 388 ff.

1) FLEMMING im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. S. 288 ff., im oben citirten Berichte, S. 71 u. S. 58. Aehnliche Aussprüche von PFITZER (1886) und von KLEBS (1889) sind a. a. O. besprochen.

kerne (Riesenzellen) dürften Bildungsanomalien sein. Diese vorsichtig ausgesprochene Vermuthung haben dann H. E. ZIEGLER und sein Schüler VOM RATH zur festen Behauptung umgebildet¹⁾, und letzterer ist sogar soweit gegangen zu behaupten, durch den Eintritt der Amitose sei jedem Kern sein Todesurtheil gesprochen. Andererseits haben vor allem belgische Forscher schon seit Jahren das Vorkommen einer Amitose bezweifelt, bez. die dafür angeführten Beobachtungen anders gedeutet (CARNOY, DEMARBAIX, VAN BAMBEKE und VAN DER STRICHT²⁾), ohne bis jetzt damit allgemein durchgedrungen zu sein. Seitdem haben sich die Beobachtungen in Thier- und Pflanzenreich gemehrt, welche zeigen, dass Mitose und Amitose sich gegenseitig ablösen können, ja eine neuere in PFEFFER'S Laboratorium entstandene Arbeit von AL. NATHANSON

1) H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen directen Kerntheilung im Thierreich 1891 *biol. Centralblatt* Bd. XI S. 372. H. E. ZIEGLER u. O. VOM RATH ebendas. H. E. ZIEGLER, Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere 1894. *Berichte der naturf. Ges. in Freiburg i. B.* Bd. VIII u. a. a. O.

2) CARNOY, La Cytodièrèse chez les Arthropodes in „la Cellule“ 1885 Bd. I S. 395 ff. DEMARBAIX, Division et dégénérescence des cellules géantes etc. 1889 ebenda. Bd. V S. 25. VAN BAMBEKE und VAN DER STRICHT, Caryomitose et division directe des cellules à noyau bourgeonnant Gand 1891. u. VAN DER STRICHT et WALTEN 1895, Origine et division des noyaux bourgeonnants des cellules géantes sarcomateuses *Comptes rendus* vom 25. März 1895. O. v. D. STRICHT 1895, Étude anatomopathologique de la moelle osseuse dans l'anémie pernicieuse progressive. Nach meiner am Anatomentag in Pavia gemachten Mittheilung hatte Herr VAN DER STRICHT, auf seine Beobachtungen am Knochenmark sich stützend, ausgesprochen, dass die polycentrischen Rieskerne durch eine Verschmelzung einzelner Kerne entstehen und nachträglich wieder in getrennte Kerne sich auflösen. Bei der persönlichen Besichtigung vorgelegter Präparate stellte es sich heraus, dass VAN DER STRICHT im Grunde derselben Ansicht war wie ich, und dass wir nur in der Ausdrucksweise von einander abwichen. Nach meiner Anschauung bilden sich im Selachierperiblast Rieskerne nach vorangegangener pluripolarer Mitose dadurch, dass eine Anzahl getrennter Chromosomengruppen (chromatischer Kernanlagen) anstatt gesonderter Umgrenzungen eine einzige gemeinsame bekommen. Die Theilstücke eines so gebildeten Rieskernes können sich durch eine Art von Nachfurchung nachträglich von einander sondern. Die Bildungen, die ich als Chromosomengruppen oder als chromatische Kernanlagen bezeichne, nennt VAN DER STRICHT kurzweg „Kerne“, und so lässt er Rieskerne durch eine Verschmelzung getrennter Kerne entstehen. Auch er nimmt die Möglichkeit der Nachfurchung von Rieskernen an. In ihrem gemeinsamen Aufsätze sprechen VAN BAMBEKE und VAN DER STRICHT den Satz aus: „En résumé la division directe des mégacaryocytes constitue le complément de la caryomitose,“ und in Betreff der pluripolaren Mitose sagen sie: „La caryomitose multiple a pour but final la formation d'un noyau bourgeonnant mère, apte à se multiplier.“

hat sogar dargethan, dass es bei *Spirogyra* gelingt, unter bestimmten Culturbedingungen experimentell die mitotische Kerntheilung durch amitotische zu verdrängen und umgekehrt, ohne dass dadurch das normale Wachsthum der Zellen gestört wird.¹⁾ Beide Theilungsweisen können sich physiologisch vertreten. Ich selber habe schon in meiner Arbeit über den Keimhof der Selachier und in der über Zellen und Syncytienbildung²⁾ Anlass gehabt, auf diese Fragen einzugehen und die Beziehungen der sog. Amitose zur pluripolaren Mitose, zur Riesenkernbildung und zur Syncytienbildung zu besprechen. Dies sind, wie ich hervorhob, zusammengehörige Vorgänge, für deren Beurtheilung das zeitliche Ineinandergreifen der einzelnen Phasen von entscheidender Bedeutung ist. Eine Amitose im gewöhnlichen Sinne, d. h. eine Vermehrung von Kernen durch einfache Zerschnürung ohne vorangegangene Umlagerung ihrer Bestandtheile, kommt im Selachierperiblast nicht vor. Die Bildung von eingeschnürten oder von complicirt gestalteten Riesenkernen ist auf verzögert ablaufende pluripolare Mitosen zurückzuführen. Neuerdings ist auch RÜCKERT in seinem grossen Werk über die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier hinsichtlich der gegen Ende der Furchungszeit auftretenden „Kerncomplexe“ für die Auffassung eingetreten, dass sie zeitlich gestörten Mitosen ihre Entstehung verdanken.³⁾

Das Wort „Amitose“ trägt zur Verkennung des richtigen Sachverhaltes nicht wenig bei, und früher oder später wird man es durch einen zweckmässigeren Ausdruck zu ersetzen haben. Für die Bildung von Riesenkernen habe ich das nach Analogie des Wortes „Syncytium“ gebildete Wort „Syncaryose“ vorgeschlagen.

Der Schwerpunkt der auf Amitose bezogenen Vorgänge fällt in die Prozesse der Chromatindissociation und der Chromosomenre-

1) Berichte der math.-phys. Classe der Kgl. sächs. Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig, Sitzung vom 3. Juli 1899.

2) Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897 S. 1 ff. u. Abhandl. d. math.-phys. Classe d. Kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. Leipzig 1898 Bd. 24 S. 401 ff. Im erstgenannten Aufsatz sind auch die Arbeiten früherer Forscher, ARNOLD, DENYS, DEMARBAIX, KROMPECHNER u. A., besprochen.

3) Jena 1899 S. 653 u. f. RÜCKERT leitet „Kerncomplexe“ aus einer „Abart der bipolaren Mitose“ ab, bei welcher wahrscheinlich in Folge einer Funktionsstörung des motorischen Theilungsapparates die Kernhälften nicht rechtzeitig von einander getrennt und nicht in die gehörige Entfernung von einander gebracht worden sind. „Ebenso wie bipolare können auch pluripolare Mitosen Kerncomplexe herbeiführen.“

generation. Während bei der bipolaren Mitose jedes Chromosom der Länge nach in zwei Theile zerspalten wird, deren jeder einem der Theilkerne zugeführt wird, kommt es in den polycentrischen Periblastkernen zu einer sehr viel weiter gehenden Zerklüftung der Chromosomen. Die Stäbchen schwinden während gewisser Phasen des Umbildungsvorganges vollständig, und sie werden durch feine Körnchen ersetzt. Diese sind einem engmaschigen Fadengerüst von verwickeltem Aufbau eingelagert. Andeutungen von Strahlung pflegen noch lange darin erkennbar zu sein. Die Reorganisation von Kernen leitet sich durch die Neubildung von Chromosomstäbchen ein und durch die schärfere Ausprägung eines centrirtes Gerüstes.

Es handelt sich beim Umbau der Kerne, wie man sieht, um complicirte Vorgänge, bei denen Plasmafäden vom Anfang ab eine leitende Rolle spielen. Solche Vorgänge als amitotisch zu bezeichnen, liegt keine Berechtigung vor. Eher dürfte man dabei von Hypermitose sprechen, insofern bei der erfolgenden Umbildung der Kernstructuren das plasmatische Fadenwerk viel weitergehende Leistungen vollbringt, als wir sie von der bipolaren Mitose her kennen.

Suchen wir die für die reguläre bipolare Mitose üblichen Bezeichnungen auf die Befunde an Periblastkernen zu übertragen, so werden wir im Allgemeinen die Phasen mit dissociertem Chromatin als Prophasen zu bezeichnen haben, die mit Bildung und strahliger Richtung von Chromatinstäbchen als Anaphasen. Die Metaphase würde in jenes Stadium zu verlegen sein, in dem die dissocierten Massen in einzelne Ballen auseinandertreten. Solange an Kernen mit dissociertem Chromatin das Plasma ein dichtes Netz mit wellig verlaufenden Fäden bildet, ist die Bezeichnung „Spirem“ anwendbar. Als Aequivalente von „Spindelfasern“ sind aber jene gestreckten Plasmafäden aufzufassen, die sich zwischen benachbarten Kernballen bei deren weiterem Auseinanderweichen ausspannen, und die den Chromosomen als Leitbahnen dienen. Tritt ein ausgiebigeres Auseinanderweichen der Kernballen nicht ein, dann spielt sich allerdings der Vorgang der Kernumbildung auf einem so engen Raum ab, dass es schwer wird, ihn in seinen Einzelheiten zu verfolgen.

Die Entstehung und das Verhalten der Riesenkerne sind meines Erachtens nur im Zusammenhange mit der allgemeinen

Zellenlehre zu verstehen. Letztere sagt uns, dass bei der Umlagerung der lebenden Substanz, wie sie bei der Furchung und bei jeglicher Zellentheilung vor sich geht, centrirte Kräftesysteme thätig sind. Die Natur dieser Kräftesysteme ist uns unbekannt, aber wir können sie behufs einfacher Darstellung auf Anziehungen und Abstossungen zurückführen, die von gegebenen Centren ausgehen. Will man den mathematischen Kräftemittelpunkten die körperlichen Centrosomen substituieren, so kann dies unter der Voraussetzung geschehen, dass damit ein anderer Ausdruck der thatsächlichen Verhältnisse, nicht aber eine Erklärung derselben geboten wird.

Die bei den Vorgängen in lebender Substanz wirksamen Kräfte sind theils anziehende, theils abstossende. Anziehende Kräfte machen sich beim Ablauf der Mitose in bekannter Weise geltend; ihre Wirkung äussert sich hierbei in den Wanderungen der Chromosomen nach den Polen. Abstossende Kräfte treten in dem Verhalten der Centren bez. der Centrosomen zu einander zu Tage. Nachdem diese sich getheilt haben, rücken sie auseinander und bestimmen als Folge ihrer Umlagerung den Umbau vorhandener Kerne und des sie umgränzenden Plasmas.

Wir haben also folgende Reihenfolge von ineinandergreifenden Vorgängen:

- 1) Die Spaltung vorhandener Centren.
- 2) Das Auseinanderweichen der Theilcentren.
- 3) Die bei veränderter Stellung der Theilcentren veränderte Einwirkung auf deren Umgebung, die sich einestheils in der Entstehung von Doppelstrahlungen, andernteils in der Umlagerung des Kerngerüsts kund giebt.
- 4) Die Bildung getrennter Chromosomengruppen, deren Heranführung bis in die Nähe der Tochtercentren und die Construction von Tochterkernen. Daran schliesst sich als Endvorgang die Bildung trennender Zellenwandungen.

Jeder dieser Vorgänge bedarf zu seinem Ablauf einer gewissen Zeit. Das Zustandekommen regulärer Kern- und Zellentheilungen knüpft sich an das geordnete Ineinandergreifen der einzelnen Phasen des Gesamtprozesses. Die primären Vorgänge, die Theilung und das Auseinanderweichen der Centren vollziehen sich in der Regel langsam und wohl auch mit zeitweisen Ruhepausen. Unter diesen Umständen haben auch die nachfolgen-

den Umlagerungen von Plasma und von Chromosomen die Möglichkeit, ungestört zu Ende geführt zu werden. Geht nun aber die Zerspaltung der Centrosomen relativ zu rasch vor sich, so können fortgesetzt neue Centren entstehen, ohne dass die nachfolgenden Glieder des Gesamtprozesses zu ihrer Entfaltung Zeit finden. Durch die zahlreichen, auf beschränktem Raum entstehenden Centren wird die lebende Substanz in kleine und kleinste ineinandergreifende Gebiete zerlegt. Unter diesen Umständen wird die Zerstäubung und diffuse Verbreitung der Chromatinsubstanzen unschwer verständlich.

Nucleoli und Centrosomen. Bei den polycentrischen Riesenkernen des I. Typus convergiren die chromosomenhaltigen Gerüststrahlen nach den Nucleoli hin. Auch die in Reconstruction befindlichen Kernanlagen zeigen ein strahliges Zusammenlaufen der Chromosomenstäbchen mit dichter Anhäufung derselben in der Umgebung der Convergenzpunkte. Ein Theil dieser Anlagen entbehrt noch gesondert hervortretender Nucleoli und einer äusseren Umgränzung. Bei solchen findet man vielfach die innersten Chromosomen zu einem Strahlenkranz verbunden mit scharf abgesetztem hellem Innenfeld. Die Mitte des letzteren entspricht dem Convergenzpunkt der Strahlen. In diesem Innenfeld hat man der Wahrscheinlichkeit nach auch die Centrosomen zu suchen, deren gesonderter Nachweis mir bis jetzt allerdings nicht gelungen ist.

Aus obigen Beobachtungen ist zu entnehmen, dass die Nucleoli zunächst als Anhäufungen von Chromosomen sich anlegen, und dass sie gleich dem übrigen Chromatingerüst an die Oberfläche der Kerne und in unmittelbare Nähe der Centren bez. der Centrosomen zu liegen kommen. Die Centrosomen, falls sie überhaupt als selbstständige Körper vorhanden sind, müssen, soweit sich dies aus der Bildungsgeschichte der Kerne erschliessen lässt, in oberflächlich gelegenen Grübchen der Nucleoli eingebettet sein. Die Convergenz der Kernstrahlungen nach den Nucleoli hin beruht darauf, dass diese um die Centren herum entstanden sind, in deren unmittelbarer Nähe sich die Chromosomen am dichtesten angehäuft haben. Ist diese Voraussetzung richtig, so sind die eigentlichen Convergenzpunkte der Strahlen nicht die Nucleoli, sondern die von diesen umlagerten Centrosomen. Auch bei den Dissociationsvorgängen, wie sie oben beschrieben wurden, haben

wir es alsdann mit Vorgängen zu thun, die in erster Linie nicht an den Nucleoli, sondern an den Centrosomen ablaufen, und die nur secundär die Nucleolen in Mitleidenschaft ziehen.

Die Beziehungen zwischen den Periblastkernen und dem sie umgebenden Plasma. Die Geschichte der bipolaren Mitose, wie sie in so übersichtlicher Weise während des Furchungsprozesses mancher Eiformen von Wirbelthieren und von Wirbellosen verfolgbar ist, zeigt uns, dass die Kerngerüste unter dem Einfluss besonderer, von den Centren ausgehender Kräfte sich umlagern und neu ordnen. Strahlig angeordnete Plasmafäden leiten die Zertheilung des ursprünglichen Kerngerüsts ein und beherrschen die Spaltung der aus ihm hervorgehenden Chromosomen, sowie die Neuordnung derselben zu Tochterkerngerüsten. Bei allen diesen, mit so strenger Gesetzmässigkeit vor sich gehenden Umlagerungen erscheint der Kern nicht als das bestimmende Organ, sein Verhalten wird grossentheils von aussen her durch die im Plasma ablaufenden Vorgänge bestimmt. Auch sind die das Kerngebiet durchsetzenden Strahlen, die sog. Spindelstrahlen zur Zeit ihres Auftretens nur Theilstücke einer umfassenderen, auch das extranucleäre Plasma durchsetzenden Strahlensonne.¹⁾ Es sind die Plasmastrahlungen bei der bipolaren Mitose nicht bloss als Begleiterscheinungen, sondern geradezu als Vorbedingung der Kern- und Zellentheilung aufzufassen. Bekanntlich können aber Plasmastrahlungen entstehen und wiederum vergehen. Ihr Vorhandensein entspricht jeweilen bestimmten physiologischen Vorgängen, bez. dem Auftreten und Schwinden richtender Kräfte in der lebenden Substanz. Die Existenz von Centrosomen bedingt an und für sich noch keine Strahlung. Centrosomen können während geraumer Zeit als anscheinend indifferente Gebilde lebender Substanz eingelagert sein, bis sie dann mit einem Male zum Mittelpunkte kinetischer Vorgänge werden.

Wie gestalten sich nun diese Verhältnisse im Syncytium des Periblastes? Da wo sich die lebende Substanz in Zellen gesondert hat, da umgränzt naturgemäss jede einzelne Zelle das Gebiet der in ihr auftretenden Strahlungen. Niemals sehen wir Strahlungen aus einer geschlossenen Zelle in eine Nachbarzelle

1) Eine secundäre Differenzirung der Spindelstrahlen von den extranucleären Strahlen bleibt nicht ausgeschlossen.

übergreifen. In Syncytien finden wir dagegen während bestimmter Entwicklungsperioden ein mannigfaches Ineinandergreifen verschiedener Strahlengebiete und damit in Zusammenhang die Bildung pluripolarer Kernspindeln. Ich brauche hier nur an die anderwärts besprochenen Verhältnisse im Periblast von Salmonidenkeimen zu erinnern. Gerade im Salmonidenperiblast schwinden aber die Strahlungen verhältnissmässig früh, und indem auch die Blastomerengränzen sich verwischen, nimmt das Protoplasma vorübergehend einen dichtgefügteten isotypen Character an. Später wird das Plasmagerüst wieder lockerer und von kleineren und grösseren Vacuolen durchsetzt. Bei den von mir untersuchten Selachiern verliert es die Beschaffenheit eines zarten Maschenwerkes zu keiner Zeit. Anhäufungen von körnerarmem Morphoplasma bilden Anfangs getrennte, die Kerne einschliessende Inseln; dann treten unter der Oberfläche der Keimhöhle grössere zusammenhängende Platten auf. Diese nehmen mehr und mehr den Character von durchbrochenen Gerüsten an, und in Gerüstform begegnen wir dem Plasma schliesslich in den Zellen, die aus dem Periblast in die Keimhöhle übertreten.

Die Ausbildung der Strahlungen giebt ein Maass für die Intensität und die Dauer der in der lebenden Substanz wirksamen richtenden Kräfte. Wenn das Plasma zeitweise keine Strahlungen zeigt, so besagt dies, dass in der Hinsicht gewisse Ruhepausen eintreten können. Solange diese währen, scheinen auch die Kerne nur langsam sich umzubilden, sie vergrössern sich, und speciell ihre Kernkörper werden umfangreicher, das Kernplasma klärt sich dabei auf. Als ein Zeichen neuen Lebens erscheint die Chromatindissociation der Kerne, und wenn diese Platz greift, treten auch im Plasma wieder mehr oder minder ausgeprägte Strahlungen auf. Am besten verfolgt man diese an Flachschnitten, und ich gebe als Beispiel einen Flachschnitt durch den vom Periblast gebildeten Darmboden eines Pristiurusembryos von Stufe *C* (Fig. 21).

Die Entwicklung der Periblastkerne geht Hand in Hand mit einer Vermehrung der Chromatinsubstanzen. Dies ist so auffällig, dass man versucht ist, in der Schaffung grosser Chromatinvorräthe die eigentliche physiologische Bedeutung der Periblastbildung zu sehen. Was wir von der Chemie des Dotters wissen, lässt keinen Zweifel darüber, dass das Rohmaterial für die Chromosomenbildung durch Lösung der Dotterkörner geschaffen

wird. Diese enthalten die für die Bildung der Nucleinsäure erforderlichen phosphorhaltigen Verbindungen. Die oberflächliche Lagerung der Kerngerüste weist ihrerseits darauf hin, dass der Ort neuer Chromatinausscheidung in das Gränzgebiet zwischen Cytoplasma und Karyoplasma fällt. Dagegen ist es schwer, auf rein morphologischem Wege zu bestimmen, während welchen Phasen des Kernlebens die Chromatinzunahme vor sich geht. Unstreitig

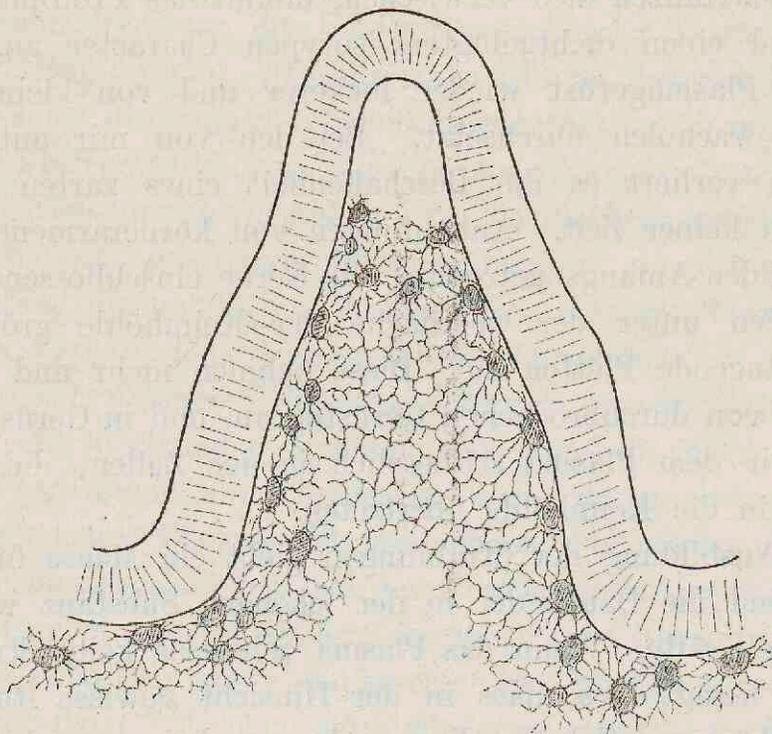


Fig. 21. Flachschnitt durch einen Pristiurusembryo von Stufe C. Man sieht den vom Periblast gebildeten Boden des Pristiurusdarmes mit ausgeprägten Plasmastrahlungen. Vergr. 170fach.

findet während der Ruhephasen ein stätiges Wachsthum der Kernkörper statt. Andererseits ist zu erwarten, dass die Dissociationsphasen, die zu einer möglichst weitgehenden Vermengung von Plasma und von Chromatin führen, für die Ausscheidung neuer Substanz am günstigsten sein werden. Vermuthlich ist der Vorgang der Chromatinbildung ein complicirter, und er zerfällt in Vorstufen und Endstufen, die nach Ort und Dauer von einander unterschieden sind.

Ueber das Verhältniss des Periblasts zu den Schichten des Blastoderms.

Unter der gemeinsamen Bezeichnung Hypoblast lassen sich alle Theile des Keimes zusammenfassen, die, mögen sie gegliedert oder ungegliedert sein, unterhalb des epithelial gesonderten Ecto-

derms liegen. Es fallen demnach unter den allgemeinen Begriff des Hypoblastes: der Periblast, das Endoderm und das Mesoderm. Die gemeinsame Bezeichnung ist deshalb erforderlich, weil die Grenzen zwischen den Theilschichten stellenweise unsicher sind, und die Zugehörigkeit einzelner Zellencomplexe zu einer oder der anderen derselben discutirbar ist. Für die vom Periblast gesonderten, im Uebrigen noch undifferenzirten Zellencomplexe des Hypoblast lässt sich am zweckmässigsten die herkömmlichste Bezeichnung „Endoblast“ beibehalten, und ich übernehme auch gern RÜCKERT'S Unterscheidung eines „Darmendoblast“ und „Dotterendoblast“. Ersterer umfasst die noch ungeschiedenen Anlagen von Endoderm (Darmendoderm) und embryonalem Mesoblast, letzterer, sowie ich ihn auffasse, diejenigen des ausserembryonalen Mesoderms, bestehend aus Mesenchym- und Gefässanlagen und aus der Anlage des Dottersackepithels. Bei Annahme dieser Bezeichnungen bekommen wir folgende Gliederung:

Hypoblast = Endoblast nebst Periblast.

Endoblast = Darmendoblast und Dotterendoblast.

Darmendoblast = embryonaler Mesoblast und Darmendoderm.

Dotterendoblast = ausserembryonales Mesenchym nebst dem Gefässkeim und dem Dottersackepithel.

Das Mesoderm im REMAK'Schen Sinn, als Gesammtheit aller zwischen Ectoderm und Endoderm liegenden Theile, zerfällt in einen embryonalen Theil, den Mesoblast und in einen ausserembryonalen, letzterer in das ausserembryonale Mesenchym und in den Angioblast oder Gefässkeim.

Der Periblast bildet die unterste und stellenweise die einzige Schicht des Hypoblast, er stösst an den Dotter an und ist unscharf von ihm abgegränzt. Nach oben hin besitzt er nur vorübergehend eine scharfe Umgränzung. Aus seinem Syncytium lösen sich, wie nachher gezeigt werden soll, Zellen ab, die sich zu selbständigen Gewebsschichten sammeln und früher oder später dem Blastoderm beigesellen. Die Schwächung, die der Periblast in seinen oberen Schichten durch Abgabe von Zellen erfährt, wird dadurch wieder ausgeglichen, dass die in ihm zurückbleibenden Kerne und Plasmamassen sich vergrössern und vermehren. Die Beziehungen der verschiedenen Schichten des Hypoblast zu einander wechseln nach Ort und nach Zeit. Ihre Besprechung erfolgt daher am besten stufenweise.

Die Embryobildung leitet sich bei Selachiern damit ein, dass sich der Rand des Blastoderms mit seinem hintern Umfang emporwölbt und lippenartig umschlägt (Fig. 22 u. 23). Dadurch bekommt der Blastodermrand eine freie untere Fläche, die durch eine einspringende Furche von der Unterlage geschieden wird. Es ist diese Furche die erste Anlage einer Darmrinne. Am freien Rand der Blastodermlippe biegt die epithelial gefügte obere Schicht, das Ectoderm in die untere Zellenplatte, den Darmendoblast um. Der befestigte Rand des letzteren legt sich mit dorsalwärts convexer Ausbiegung dem Periblast an, mit dem er anscheinend verschmilzt. Von dem Zeitpunkt ab, wo der Embryo Schleifenform angenommen hat und bei der Ansicht von oben eine von zwei Rückenwülsten eingefasste Rückenrinne zeigt (Stufe B), erfährt in dessen Bereich die Darmrinne eine bilaterale Vertiefung. Die beiden unter den

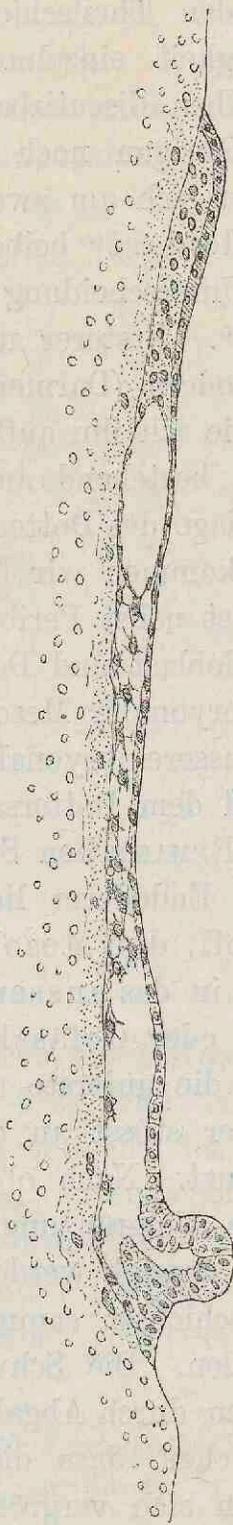


Fig. 23. Sagittalschnitt aus derselben Keimscheibe, weiter lateralwärts. Die Falte des Embryonalblastes ist kurz und steil aufgerichtet, die primäre Darmrinne darüber nach oben hin kaum bedeckt.

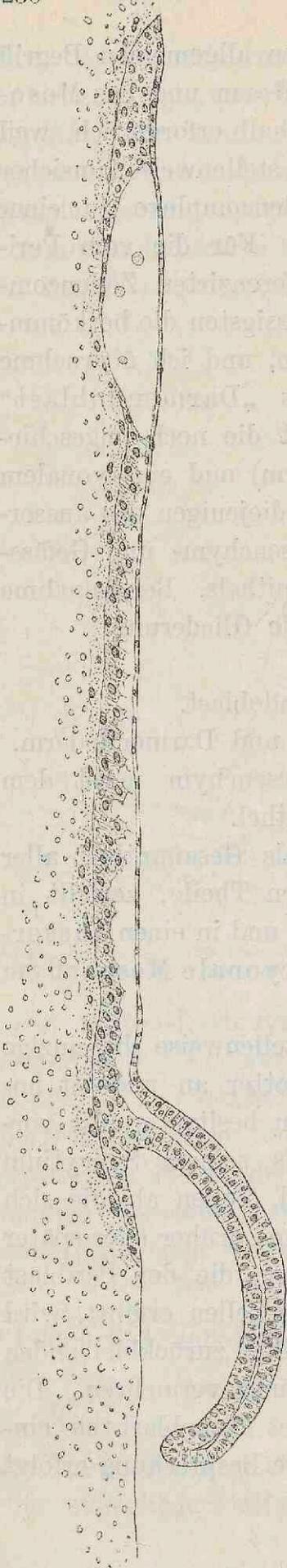


Fig. 22. Mittelschnitt durch die Keimscheibe von Torpedo, Stufe B Anfang. Vergr. 100fach. Das vordere Ende zeigt die Ballour'sche Höhle, das embryonale Ende ist faltenartig emporgewölbt und zeigt an seinem caudalen Ende den Übergang des Ectoblasts in den Darmendoblast. Letzterer setzt sich nach vorn in den lockern Dotterendoblast fort.

Rückenwülsten sich bildenden Seitenrinnen gehen an ihrem rostralen Ende bogenförmig in einander über, ihre caudalen Enden biegen seitwärts um und setzen sich in die beiden Rinnen fort, die unter den seitlichen Strecken des Darmendoblast gelegen sind. Auf Stufe *B* besteht bekanntlich noch keine axiale Verbindung zwischen Ectoderm und Endoblast. Dagegen beginnt in dieser Zeit die Ab-

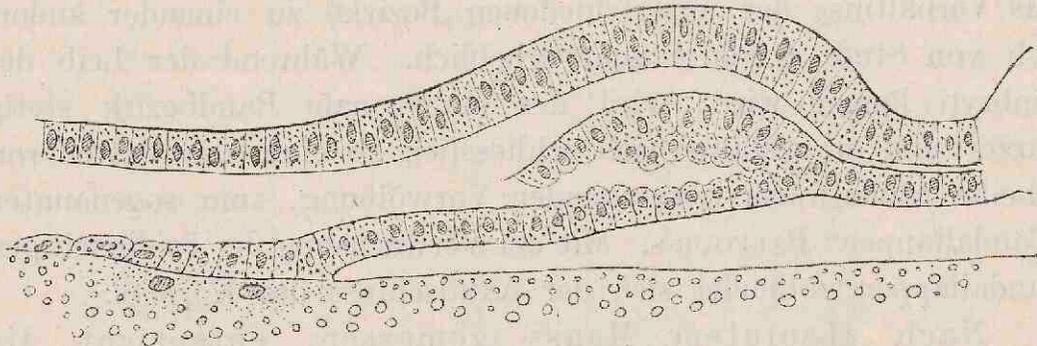


Fig. 24. Ablösung des axialen Mesoblasts. *Scyllium*, Stufe *B* Vergr. 175fach.

spaltung des Mesoblast vom Endoderm. Sie beginnt längs der gegen die Keimhöhle vorgewölbten Darmleisten, d. h. längs der dorsalwärts convexen Ausbiegungen, die der Endoblast über den beiden paraxialen Darmrinnen macht, und sie greift von da aus in das anstossende Randgebiet des Blastoderms über. So entsteht das, was C. RABL gastralen und peristomalen Mesoblast genannt hat. Beide

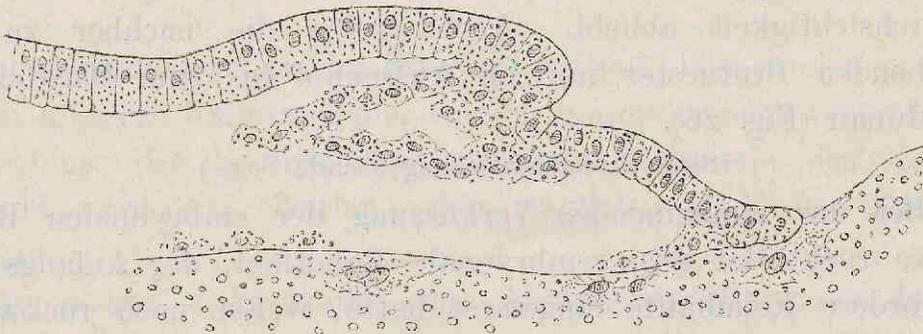


Fig. 25. Vom gleichen Keime. Randtheil. Bildung des peripherischen (peristomalen) Mesoblasts.

Abtheilungen gehen in einander über und erscheinen von Anfang ab als schmale bandartige Zellenplatten (Fig. 24 u. Fig. 25). Die Mesoblastbildung erfolgt demnach, wie dies seit den grundlegenden Arbeiten von BALFOUR feststeht, bilateral, und sie beschränkt sich jederseits auf einen ganz bestimmt umgränzten, innerhalb des Embryonalgebietes liegenden Bezirk des Keimes.

Districteintheilung des Keimes. Nachdem sich der Embryo angelegt hat, d. h. von Stufe *B* ab, lassen sich am Keim ein embryonaler und ein ausserembryonaler Bezirk unterscheiden. Letzteren fasse ich unter der Bezeichnung Aussenhof zusammen. Zum embryonalen Bezirke gehören ausser der Embryonalanlage im engern Sinn ein hinterer und ein seitlicher Randbezirk, die durch das Vorhandensein eines Darmendoblast characterisirt sind. Das Verhältniss der unterschiedenen Bezirke zu einander ändert sich von Stufe *B* bis *F* sehr erheblich. Während der Leib des Embryo länger wird, wird der embryonale Randbezirk stetig kürzer und er gestaltet sich schliesslich zu einer die Blastoderm-scheibe caudalwärts überragenden Vorwölbung, zum sogenannten „Caudallappen“ BALFOUR's. Mit der Verwachsung der beiderseitigen Caudallappen vollendet sich der Axialschluss des Körpers.

Nach absolutem Maass gemessen, entspricht die Längenzunahme des Embryo der Verkürzung der embryonalen Randbezirke, d. h. die Summe der Längenwerthe bleibt von *B* bis *F*, im Bereich der möglichen Fehlergränzen dieselben. Ich belege diesen Satz durch die nachfolgende Tabelle, deren Maasse den Prismenzeichnungen von eingekitteten Pristiurus-Keimen entnommen sind.¹⁾ Die Messung des embryonalen Randbezirkes ist dadurch möglich, dass sich im Flächenbild unverletzter Keime der einen Darmendoblast besitzende embryonale Randtheil vom ausserembryonalen durch seine stärkere Färbung und grössere Undurchsichtigkeit abhebt. Auch treten die nachher zu besprechenden Brutnester nur im Aussenhof bis zum Blastoderm-rand hinan (Fig. 26).

(Siehe Zusammenstellung nächste Seite.)

Bei der zunehmenden Verkürzung der embryonalen Randbezirke rückt der ausserembryonale Randtheil, der Anfangs nur die vordere Keimhälfte eingefasst hatte, weiter nach rückwärts.

1) Die Länge des Embryo wurde vom vorderen Ende bis zum Randeinschnitt gemessen, die Länge des embryonalen Randbezirkes von der Mitte des Randeinschnittes bis zu einem der beiden spitz auslaufenden Enden des embryonalen Randbezirkes. Der Winkel des Auslaufens ist bei jüngeren Keimen (*B—C*) kleiner, als bei den nachfolgenden Stufen (*D* u. *E*). Die scharfe Gränzbestimmung ist daher bei letzteren leichter als bei ersteren. Als Controlle der richtigen Bestimmung kann einestheils das Verhalten der im Aussenhofe gelegenen Brutnester benutzt werden, andernteils die Betrachtung zweifelhafter Stellen bei 2—300facher Vergrösserung.

Präparaten- bezeichnung.	Stufe.	Länge des axialen Embryo.	Embryon. Randbez.	A + R.
		A.	R.	
M I 1	B	0,45 mm	2,0 mm	2,45 mm
„ I 2	„	0,5	1,9	2,4
„ I 3	„	0,6	1,8	2,4
„ I 4	„	0,7	1,8	2,5
„ II 1	C	0,8	1,6	2,4
Nr. 3924	„	1,0	1,6	2,6
M I 5	„	1,0	1,4	2,4
Nr. 3926	„	1,1	1,3	2,4
M I 6	„	1,2	1,2	2,4
Nr. 3928	„	1,3	1,1	2,4
M I 8	D	1,4	1,0	2,4
Nr. 3929	„	1,4	1,1	2,5
M II 2	„	1,5	0,85	2,35
Nr. 3933	„	1,55	1,0	2,55
M II 3	„	1,6	0,8	2,4
„ I 9	E	1,8	0,6	2,4
„ II 4	„	1,9	0,6	2,5
„ II 5	„	2,1	0,5	2,6
„ II 7	„	2,15	0,5	2,65
„ III 5	F	2,5	—	2,5
Mittelwerthe aus obiger Tabelle.	B	0,55	1,87	2,42
	C	1,07	1,37	2,44
	D	1,49	0,95	2,44
	E	1,99	0,55	2,54

Er gelangt zunächst in die Strecken seitlich vom Embryo, dann an den hinteren Keimrand und endlich nimmt er nach vollendetem Axialschluss des Embryo die gesammte Peripherie des Keimes ein und wird eine Zeitlang vom caudalen Ende des Embryo überragt.

Es bedarf wohl kaum eines besonderen Hinweises darauf, dass die Verdrängung des embryonalen Randbezirkes durch den ausserembryonalen und seine allmählig erfolgende Aufnahme in den Embryonalleib nur bei bilateraler Verwachsung des letzteren verständlich sind. So nahe es indessen liegen mag, hier auf die Verwachsungslehre einzugehen und deren so handgreifliche Begründung wieder aufzunehmen, so werde ich mich dessen doch enthalten, um mich vom Hauptgegenstand der Arbeit nicht zu weit zu entfernen.

Der embryonale Mesoblast bildet sich nur soweit, als der Darmendoblast reicht. Während der Stufen *B* und *C* trifft ein Theil der durch den Embryo geführten Schnitte den embryonalen Mesoblast jederseits zweimal, einmal neben der Axe, einmal im Randtheil. Dazwischen liegt ein mesoblastfreies Zwischenfeld. Erst bei der Annäherung an den hinteren Keimrand treffen die Querschnitte das Uebergangsbereich des paraxialen in den Randmesoblast. Bei weiter vorgerückten Embryonen von den Stufen *D* und *E* zeigen Querschnitte, abgesehen vom allerhintersten Ende, keinen embryonalen Randmesoblast mehr. Seine Stelle wird jetzt von Mesenchymgewebe und Gefässanlagen, d. h. von Gebilden des ausserembryonalen Gebietes eingenommen.

Die Contactränder des Blastoderms mit dem Periblast.

Durch das gegen Ende der Furchungsperiode erfolgende Auftreten der Keimhöhle rücken Blastoderm und Periblast auseinander, und sie bleiben von da ab nur noch längs ihrer Peripherie verbunden. Die äussersten Zellen des Blastoderms haften am umgebenden Plasmaring des Periblast, dem sogenannten Keimwall. Solange der Keim noch flach ist, folgt der Contactsaum seiner äussersten Peripherie. Wenn dann aber mit Beginn der Gastrulation der embryonale Randtheil des Blastoderms sich umschlägt, so kommt die Contactlinie unter den überhängenden Darmendoblast zu liegen. Der Rand des letzteren setzt sich nunmehr mit mehr oder minder steiler Biegung und unter gleichzeitiger Verbreiterung dem Periblast auf. Wir können nunmehr von einem Fussstück des Darmendoblast reden.

Wenn während der Stufen *A* und *B* die Embryonalanlage Hufeisenform gewinnt, so wird auch der Contactrand am Darmendoblast und Periblast zu einer hufeisenförmigen, oder richtiger zu einer schleifenförmigen Linie. Er umfasst die Lichtung des Kopfdarmes vorn und an den Seiten und biegt am hinteren Keimrand in die beiderseitige Peripherie um. Es entspricht dieses Verhalten dem schon von RÜCKERT, von RABL und von HANS VIRCHOW betonten Befund, wonach der Boden des embryonalen Darmraumes Anfangs keine Periblastbestandtheile enthält. Der Darmraum ist eben caudalwärts offen, sein Boden ist extragerminales Gebiet und muss sich, ehe ein ventraler Darmschluss erfolgt

ist, wie solches verhalten (Fig. 26).¹⁾ Die Ueberwölbung des extragerminalen Dotters durch den Darmdoblast lässt sich bei *Torpedo* an Medianschnitten noch während geraumer Zeit verfolgen. Je länger der Embryo auswächst, um so länger wird auch das von ihm überwölbte Dottergebiet. Vom Ende der Stufe *A* bis Ende der Stufe *D* verlängert es sich bei *Torpedo* von 0,3 bis zu 1,3 mm, während in derselben Periode die Länge des unter der Kopffalte liegenden Contactsaums nach rückwärts nur um wenig zunimmt. Die Ueberlagerung des unter dem Darm liegenden Dotters durch Periblastgewebe erfolgt von den beiden Seiten her, und dieser provisorische Darmschluss rückt von vorn nach rück-

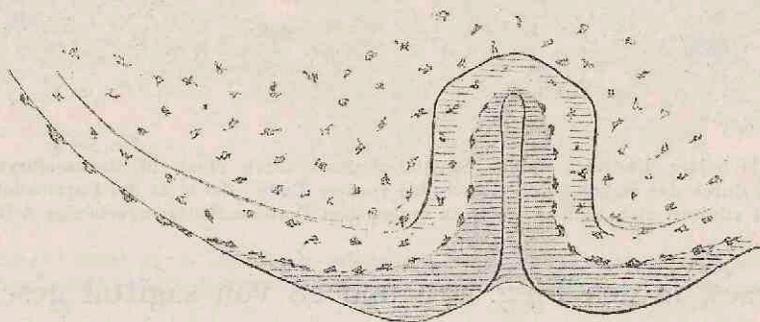


Fig. 26. *Pristiurus*-Embryo im Flächenbild, Ende von Stufe *B*. Vergr. 30fach. Die Brutnester des Periblast erscheinen als dunkle Flecke, sie fassen als fortlaufende Kette das vom Darmdoblast überwölbte Dottergebiet ein, das an der Zeichnung quer schraffirt ist.

wärts vor. Hinsichtlich der Schnelligkeit des Fortschreitens scheinen individuelle Schwankungen vorzukommen.

Die verschiedenen Eigenthümlichkeiten der Contactstelle zwischen Darmdoblast und Periblast sind schon von BALFOUR beachtet und abgebildet worden (l. c. Taf. IV. Fig. 7). Seine Zeichnung zeigt bei Stufe *B* das steile Aufstützen des Darmdoblastes auf den Periblast, die auf dem Durchschnitt dreieckige Verbreiterung seines Fussstückes, die Auflockerung seiner Zellen, und im anstossenden Periblast die reichlichere Anhäufung von Kernen. Entsprechende Eigenthümlichkeiten kehren im gesammten Contactgebiete zwischen Darmdoblast und Periblast wieder, wenn auch nach Ort und Zeit etwas wechselnd. Oertlich lassen sich aus einander halten:

1) „The alimentary canal at the commencement of this period (stage *B*) forms a space between the embryo and the yolk, ending blindly in front, but opening posteriorly by a widish slit-like aperture, which corresponds to the anus of *Rusconi*.“ (BALFOUR l. c. S. 87 u. Taf. IV. 7.).

- 1) Das unter der Kopffalte liegende, den Darm nach vorn abschliessende Endstück der Contactschleife, das „Schleifenstück“, wie man es der Kürze halber nennen kann.
- 2) Der Seitenrand des embryonalen Darmes.
- 3) Die embryonalen Randbezirke und
- 4) der Rand des präembryonalen Aussenhofes.

Als Ausgangspunkt der Beschreibung wähle ich das Schleifenstück der Stufen *A*, *B* und *C* und verweise auf die Figg. 27a, 28 und

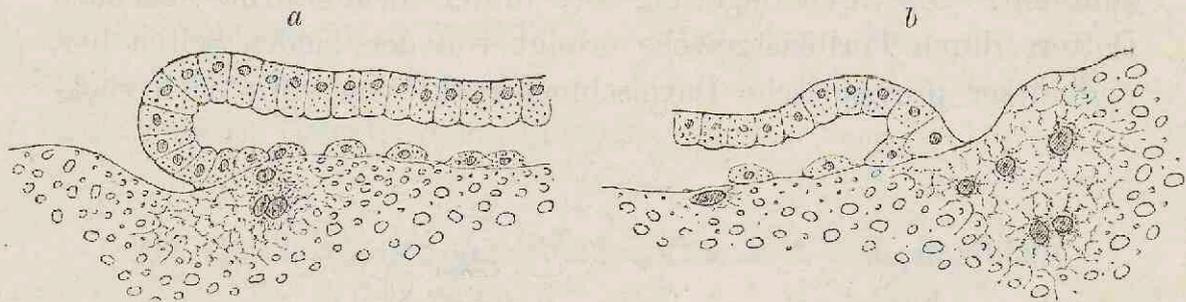


Fig. 27a u. b. Die beiden Endstücke eines Sagittalschnittes durch einen Pristiurusembryo von Stufe *A*. Vergr. 175fach. *a* durch das embryonale, *b* durch das vordere Ende. Bei *a* ist der Darmendblast noch sehr kurz und schliesst sich nach einwärts an einige dem Dotterendblast zugehörige Zellen an.

29, die dieses, in den Figg. 27a und 28 von sagittal geschnittenen Pristiurus-, in Fig. 29 von einem Topedokeim darstellt. Das Fuss-

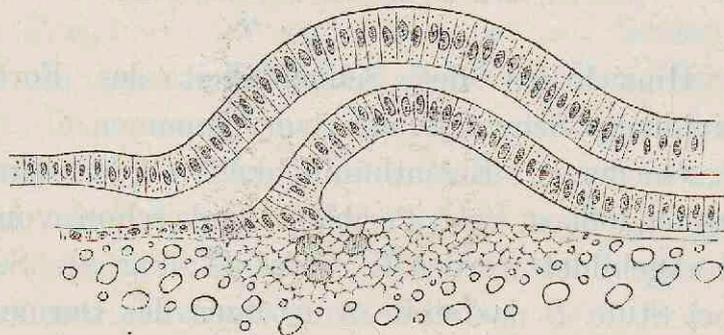


Fig. 28. Sagittalschnitt durch das rostrale Kopffende eines Pristiurusembryos von Stufe *B*. Das Fussstück des Darmendblasts ruht auf einem Periblastwulst; caudalwärts überragt der Darmendblast frei den Dotter. Vergr. 175fach.

stück des Darmendblast läuft in zwei zugeschärfte Säume aus, von denen der äussere durchweg den Character einer scharf umgränzten Epithelschicht trägt und aus gegenseitig sich berührenden Zellen besteht. Der innere Saum des Fussstückes löst sich bei Fig. 27a bis 29 in getrennt liegende Zellen auf, und er geht in eine lockere Schicht über, für die ich RÜCKERT'S Bezeichnung „Dotterendblast“ beibehalte. Unter dem Fussstück und nach auswärts dasselbe überragend, findet sich ein ziemlich mächtiges, kernhaltiges Periblastlager.

Aehnliche Verhältnisse, wenn auch mit quantitativen Unterschieden zeigt der Contactrand des Darmendoblastes, soweit er dem Periblast unmittelbar aufruht, d. h. längs der Seitenränder der Darmlichtung und der Peripherie des hinteren Keimscheiben-

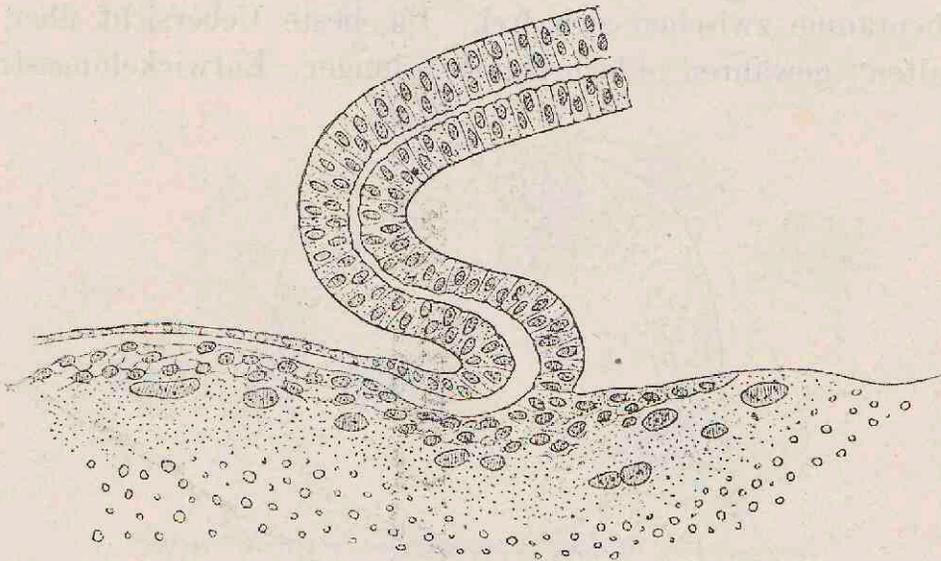


Fig. 29. Aehnlicher Schnitt durch einen Torpedokeim von Stufe C. Das vordere Ende des Darmendoblastes lockert sich auf und geht in den Dotterendoblast über. Das hintere Ende läuft zugespitzt aus. Vergr. 175 fach.

abschnittes. Allenthalben schneidet das Epithel nach auswärts (d. h. beim Darm gegen die Lichtung hin) bestimmt ab, während es nach der Keimhöhle hin sich zuschärft und früher oder später als geschlossene Schicht aufhört. In der Verlängerung dieses zugespitzten Saumes kann der Periblast nackt bleiben oder es

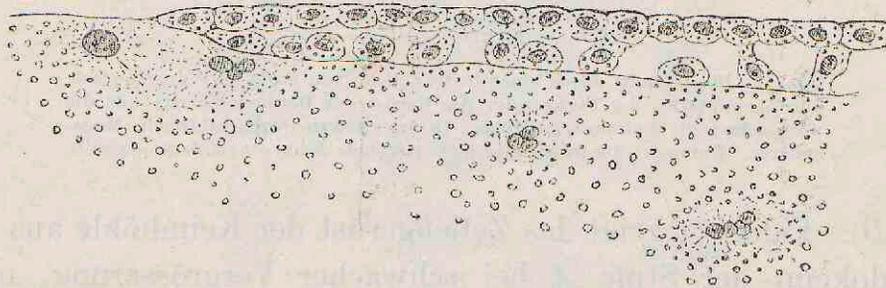


Fig. 30. Querschnitt von einem Pristiuruskeim, Stufe B. Seitentheil des Vorderrandes mit flach auslaufendem Ectoblast. Vergr. 175 fach.

können ihm noch einzelne Zellen aufliegen. Eine geschlossene Epithelbekleidung besitzt der Boden der Keimhöhle, während früher Stufen noch nicht. Im Aussenhof des Keimes erreicht das Blastoderm mit mehr oder minder flacher Ausbreitung den Keimwall des Periblast und schmiegt sich ihm glatt an (Fig. 30).

Der Randabschnitt der ausserembryonalen Keimhöhle ist von früh ab an Zellen verhältnissmässig reich. Diese, in ihrer Gesamtheit zum Dotterendoblast gehörig, stehen in grösseren oder geringeren Abständen von einander, entsenden Ausläufer, durch die sie unter einander in Verbindung treten und lassen engere oder weitere Maschenräume zwischen sich frei. Die beste Uebersicht über ihr Verhalten gewähren Flachschnitte junger Entwicklungsstufen

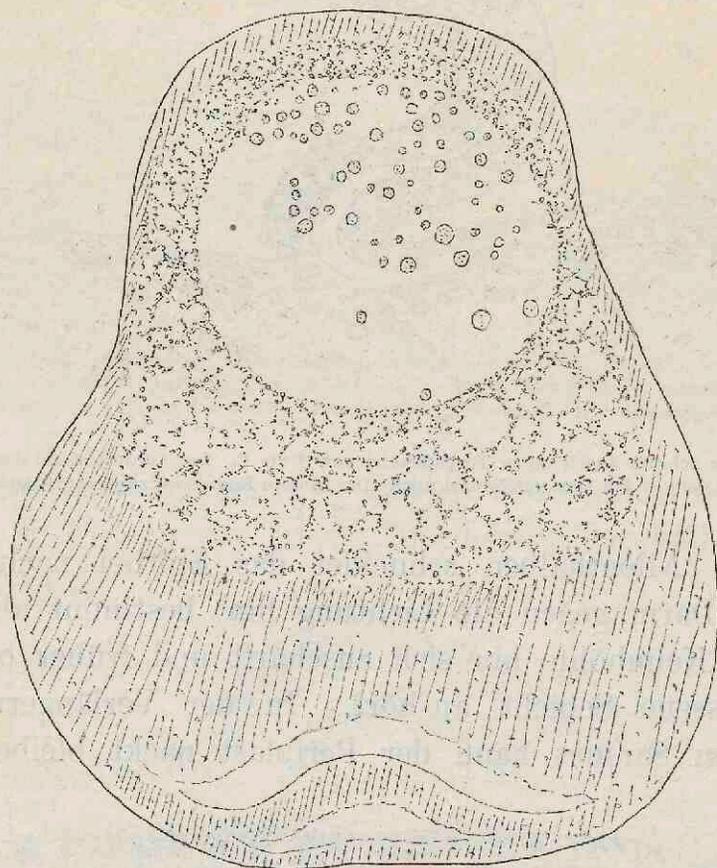


Fig. 31. Flachschnitt durch einen Torpedokeim von Stufe A. Vergr. 30fach. Die obere Hälfte der Figur zeigt das Gerüst des Dotterendoblasts und die noch sehr weite Balfour'sche Höhle. In der letztern liegen zahlreiche Megaspähren. Unten ist die faltenartig hervortretende Embryonalanlage gestreift.

(A u. B). Figur 31 zeigt das Zellengerüst der Keimhöhle aus einem Torpedokeim der Stufe A bei schwacher Vergrösserung, und in Figur 32 sind einige Zellen dieses Gerüstes stärker vergrössert gezeichnet. Die Zellen sind bei diesem Präparate noch ziemlich gross, sie enthalten Dotterkörner, und der den Kern umgebende Körper ist bei den meisten rundlich ausgebaucht. Manche von ihnen enthalten Mitosen (Fig. 33). Im Uebrigen laufen sie in schmale blattartige Ausläufer aus, durch die sie mit ihren Nachbarn anastomosiren.

Das Ausgangsgebiet dieser Zellen ist der Boden der Keimhöhle, aber gerade in der Zeit ihres ersten Erscheinens sieht man

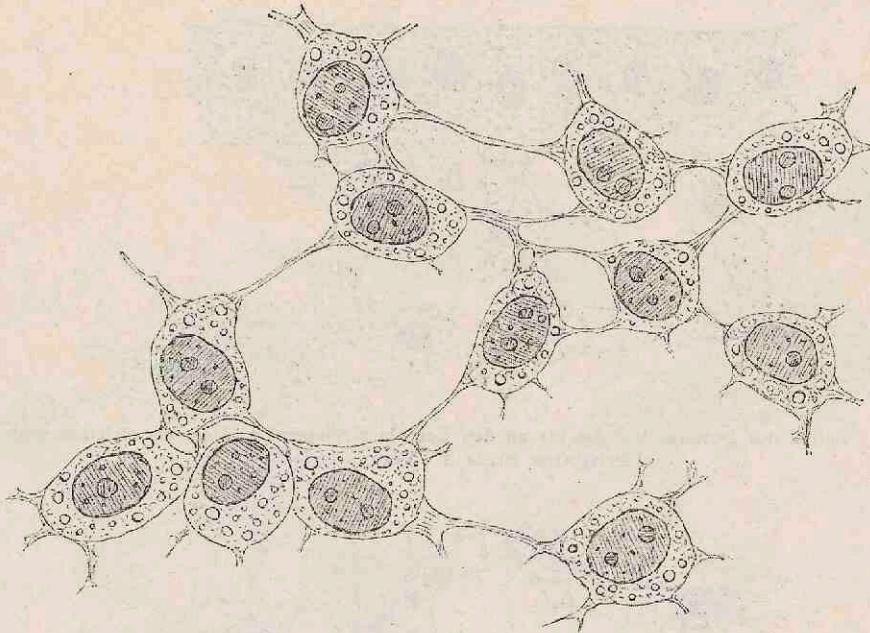


Fig. 32. Protenchymzellen aus demselben Präparat. Vergr. 1000fach.

sie bis zur Decke des Raumes heran treten. Vielfach trifft man Zellen, die am Boden fest haftend, mit Ausläufern in die Keim-

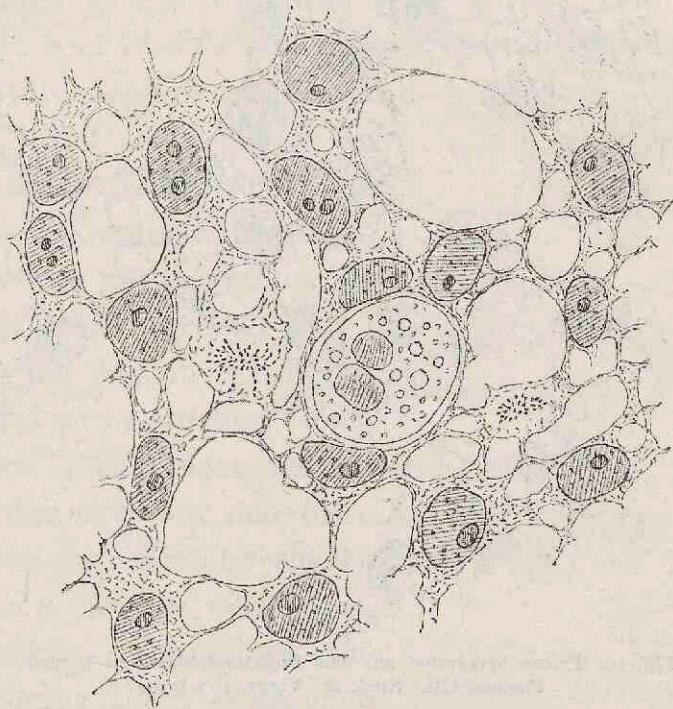


Fig. 33. Protenchymgerüst mit Mitosen und mit Dottereinschlüssen. Vergr. 1000fach.

höhle senkrecht hineinragen, andere Zellen breiten sich mit getheilten Fortsätzen an der unteren Fläche des Ectoderms aus

(Fig. 34). Das Aussehen des gesamten Zellengerüsts ist ein mesenchymähnliches. Aus nachher zu entwickelnden Gründen

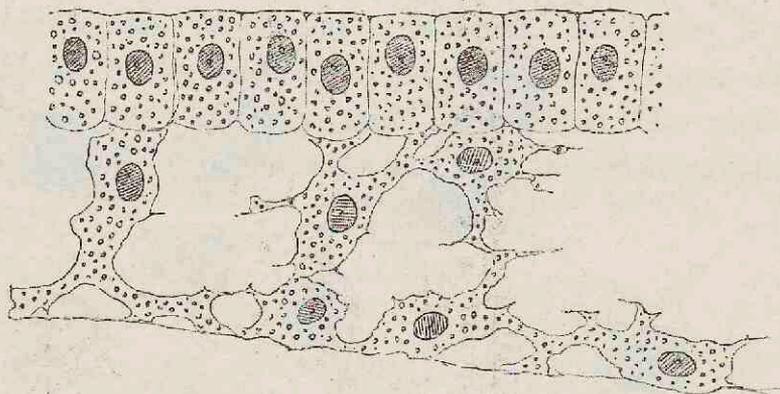


Fig. 34. Zellen des Dotterendoblasts bis an den Ectoblast reichend und diesem sich anschmiegend. Pristiurus, Stufe A. Vergr. 500fach.

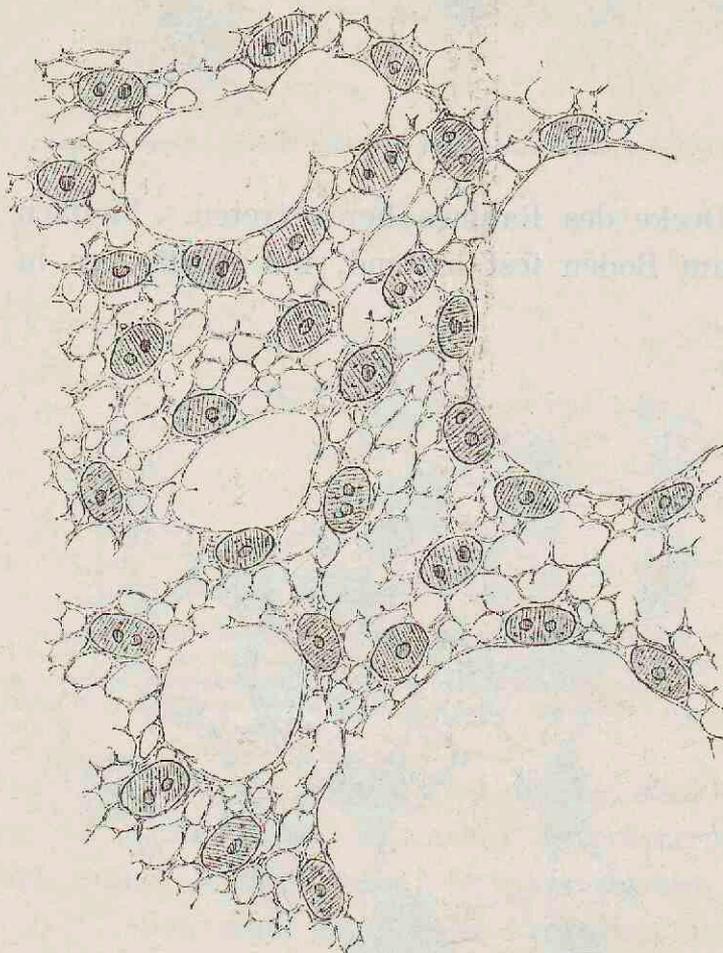


Fig. 35. Protenchymgerüst aus dem Dotterendoblast von Torpedo. Flachschnitt. Stufe B. Vergr. 1000fach.

werde ich es nicht als Mesenchym, sondern als Protenchym bezeichnen.

In dem oben abgebildeten, von Torpedo stammenden Präparate

enthalten noch sämtliche Endoblastzellen reichliche Mengen von größeren Dotterkörnern. Bei den Haifischgattungen *Pristiurus* und

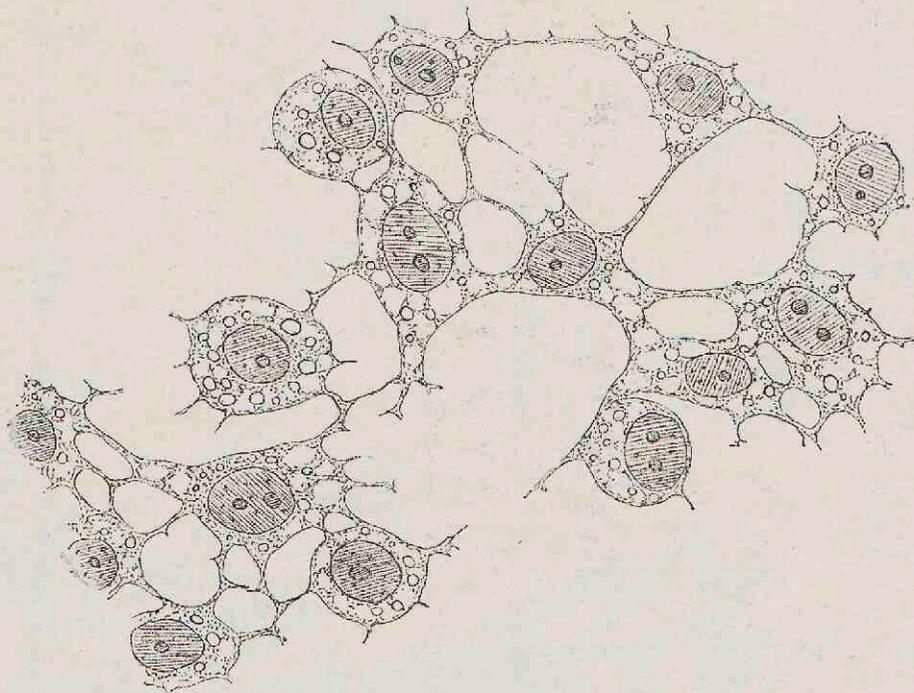


Fig. 36. Protenchymzellen aus dem Dotterendoblast von *Torpedo*. Stufe A. Vergr. 1000fach. Dotterhaltiges Morphoplasmagerüst der Zellen.

Scyllium halten sich unverdaute Dotterkörner ziemlich lange, bei *Pristiurus* bis über Stufe *F'* hinaus, wogegen die Körner bei *Torpedo* schon von Stufe *B* ab eingeschmolzen werden. Mit dem Gehalt an Dotterkörnern verlieren sich auch die rundlich gequollenen Formen der Zellenleiber, diese werden erheblich schlanker (Fig. 35).

Die zu der Zeit in der Keimhöhle sich frei verbreitenden Zellen sind von einem Morphoplasmagerüst durchsetzt, das sich um den Kern herum und an der Zelloberfläche zu besonderen Lagen verdichtet, und von dessen Aussenlage die Ausläufer der Zellen ausgehen (Fig. 36 u. 37). In den rundlichen jungen Endoblastzellen lassen die Bälkchen des Gerüsts helle Zwischenräume zwischen sich frei, die in der Folge immer enger

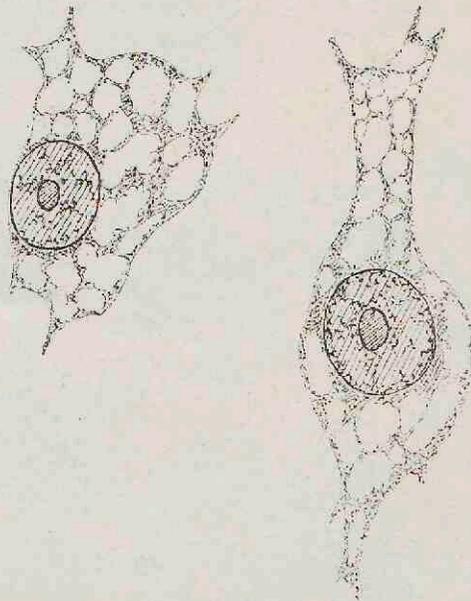


Fig. 37. Dasselbe bei 2000 facher Vergrößerung.

werden, bis dann schliesslich die Zellenleiber fast ausschliesslich aus Morphoplasma bestehen.

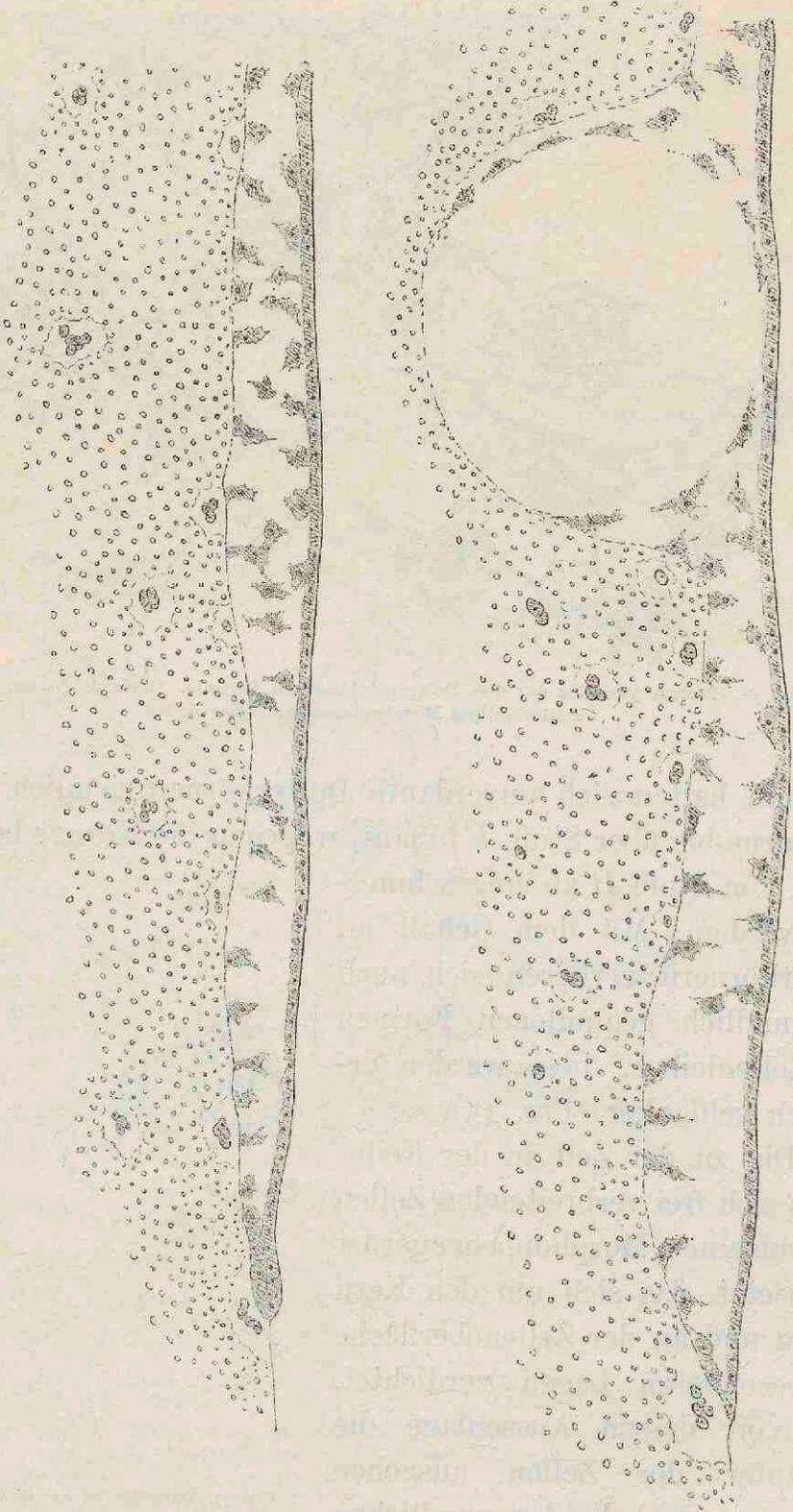


Fig. 38 u. 39. Durchschnitt durch die vordere Hälfte eines Pristimurkskeimes von Stufe B. Vergr. 100fach. Beide Figuren zeigen die Kehnhöhle bis zur Decke von Zellen durchsetzt. Fig. 38 zeigt die tief in den Periplast, bez. in den Dotter eindringende Balfour'sche Höhle. Der Periplast besteht aus einzelnen zerstreut liegenden kernhaltigen Protoplasmanäusen (Brnunestern).

In der vorderen Hälfte des ausserembryonalen Zellengerüsts findet sich eine kreisrunde Lücke, an deren Gränze die verzweigten

Zellen Halt machen und sich zu einer Art von Gränzhaut verbinden. Diese auffallende Bildung ist schon von BALFOUR gesehen, und der sich umgränzende Raum als Furchungshöhle gedeutet worden. Die Deutung ist nicht mehr aufrecht zu erhalten, und auch die von andern Forschern gewählte Bezeichnung als Keimhöhle möchte ich beanstanden, da es sich nur um ein besonderes Theilstück der letzteren handelt. Mir scheint die Bezeichnung „BALFOUR'sche Höhle“ am unverfänglichsten.¹⁾ Zur Zeit ihrer vollen Entwicklung bohrt sie sich tief in den unterliegenden Periblast ein, auch ist ihr Boden Anfangs nur von diesem eingefasst. So zeigt sie sich in dem Durchschnitte eines Pristiuruskeimes Fig. 38, während sie bei dem Torpedokeim Fig. 22 zwar auch gegen den Periblast sich auswölbt, im Uebrigen aber mehr linsenförmig gestaltet ist. Die sie einfassenden Zellen bilden Anfangs nur einen lockeren Kranz, später verbinden sie sich zu einem dichteren Gerüst. Im Inneren der Höhle sammeln sich runde Zellen verschiedener Grösse, die grösseren (Megaspähren von RÜCKERT) reich mit Dotterkörnern erfüllt. Gleiche Inhaltkörper finden sich noch in späteren Entwicklungsstufen. Der Durchmesser der BALFOUR'schen Höhle nimmt im Laufe der Entwicklung ab. An Pristiuruskeimen von Stufe *A* bestimmte ich ihn an Flächenbildern zu 0,75 mm. An obigem von Stufe *B* stammenden Schnitt beträgt er 0,47 mm. Später geht er auf 0,3 und 0,2 mm herab. So finde ich die Höhle noch bei einem Torpedokeim von Stufe *I* (bei einer Länge des Embryo von 4 mm). Der Boden der Höhle hebt sich in der Folge und bekommt ein dickes Hypoblastlager, während sich die Ectodermdecke blasenartig über den übrigen Aussenhof emporwölbt und dadurch schon bei äusserlicher Betrachtung deutlich hervortritt.²⁾

1) Eine wohlcharacterisirte Furchungshöhle kommt, wie sich auch aus RÜCKERT's Beobachtungen ergibt, dem Selachierkeim nicht zu. Dasselbe gilt vom Keim der Knochenfische, bei dem allfällig auftretende Spalten ja auch von vorübergehender Natur sind und einer besonderen morphologischen Bedeutung entbehren. Die BALFOUR'sche Höhle ist ein Rest der ursprünglichen Keimhöhle, es scheint mir aber doch zweckmässig, ihr bei ihrem so charakteristischen Verhalten einen eigenen Namen zu lassen.

2) Schon an Schnitten von Stufe *D* finde ich als Decke der von runden Zellen durchsetzten BALFOUR'sche Höhle nur noch eine dünne Ectodermsschicht, während die Höhle früher ringsherum von Endoblastzellen umgeben war. Es scheint, dass die Decke der Endoblastblase platzt und mit den am Boden der Höhle befindlichen Zellenlagern sich verbindet.

Ueber das Auftreten und die Vertheilung der Brutnester.

Schon von frühen Stufen ab und bei schwacher Vergrößerung findet man das Flächenbild von Selachierkeimen von zerstreut

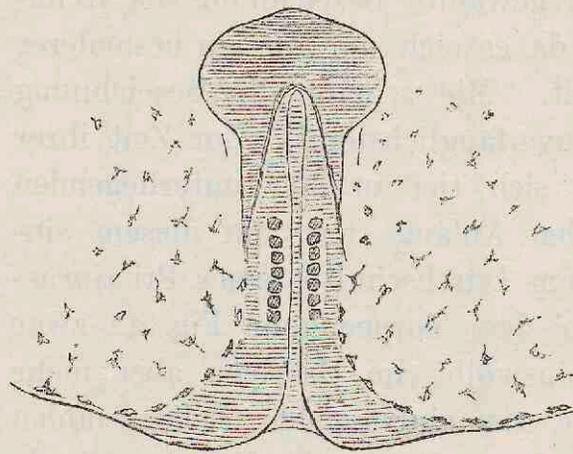


Fig. 40. Pristiurus Stufe D. Flächenansicht. Vergr. 30fach. Zeigt die der Gränze des Darmendoblast entlanglaufenden Brutnester.

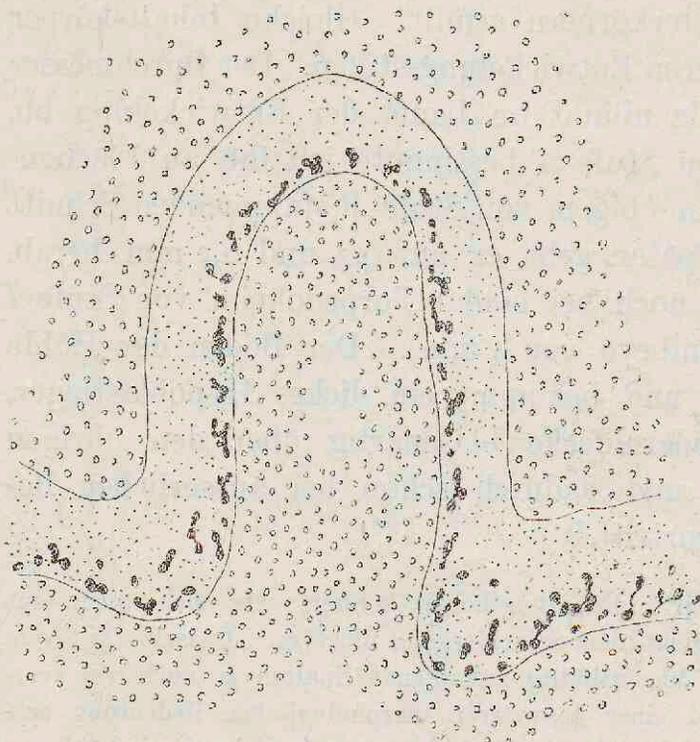


Fig. 41. Torpedo Stufe D. Flachschnitt. Vergr. 75fach. Der Schnitt zeigt den mit Brutnestern besetzten, punktiert dargestellten Randtheil des Periblasts. Der Boden des Primitivdarms wird noch durch den vom Periblast unbedeckten Dotter gebildet.

liegenden dunklen Flecken durchsetzt, deren Gestalt und Vertheilung mit der Entwicklungsstufe der Keime wechselt. Die Flecken entsprechen den Riesenkernen und Kerngruppen des Periblastes, und sie können als „Brutnester“ bezeichnet werden. Sie besitzen in früherer Zeit unregelmässige, vorwiegend gerundete Formen

(Fig. 11). Später von Stufe C ab treten schlankere, in Spitzen auslaufende Streifen auf, die unter einander in Verbindung treten und weiterhin auch geschlossene Figuren bilden können (Fig. 12 u. 13). Ihre Ausbreitung entspricht naturgemässer Weise der Ausdehnung des Periblastes. Sie häufen sich am reichlichsten in dessen Peripherie an, wie sich dies ja auch an senkrechten,

durch die Contactstellen des Blastoderms mit dem Periblast geführten Schnitten ergibt. Sie bilden längs dieses Contactsaumes eine fast fortlaufende Kette, die im Aussenhof den Blastodermrand

noch etwas überragt. Im embryonalen Randbezirk verlässt die Randkette der Brutnester den freien Saum des Blastoderms und zieht sich auf eine innere, dem Contactsaum des Darmendoblastes entsprechende Linie zurück. Diesem Saume entlang, tritt die Randkette an die Darmanlage des Embryo, die sie bis zu deren blindem Ende hin begleitet (Figg. 26, 40 u. 41). So lange der Vorderdarm ungeschlossen bleibt, erhält sich der Besatz seines freien Randes mit Ketten von Periblastkernen.

Die Zellen des Aussenhofes.

Die für das Verständniss sämtlicher am Keime ablaufenden Vorgänge so wichtige Stufe *B* zeigt uns den scharf ausgeprägten Gegensatz eines embryonalen und eines ausserembryonalen Keimbezirkes. Innerhalb des ersteren spaltet sich der Mesoblast vom Darmendoblast ab, der ausserembryonale Keimbezirk aber, oder

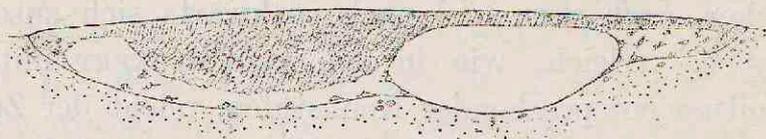


Fig. 42. Medianschnitt eines Pristiuruskeimes mit Keimhöhle, aber ohne äusserlich sichtbare Embryonalanlage. Der Ort der letzteren ist durch die verdickte Stelle bezeichnet. Constructionsbild. Vergr. zofach.

der Aussenhof, ist, wie oben gezeigt wurde, bis an den Rand von einem lockeren Gerüst von verzweigten Zellen durchsetzt. Der Dotterendoblast hat somit zu der Zeit das Aussehen eines Mesenchyms.¹⁾ Andeutungen epithelialen Gefüges finden sich nur in der Nähe des Contactsaumes von Blastoderm und Periblast.

Die Vorgeschichte des Dotterendoblastes führt auf eine Stufe zurück, da der Keim zwar schon Scheibenform angenommen hat, seine Oberfläche aber noch glatt und ungeformt ist. Die Emporwölbung des Scheibenrandes und die Bildung eines Darm-

1) Der Dotterendoblast findet sich bei BALFOUR so gezeichnet, als ob er aus aneinander gereihten Kügelchen bestände (l. c. Taf. III—IV) wogegen RÜCKERT, der auch den anfänglich lockeren Character des Darmendoblast betont, hervorhebt, dass er von der Zeit der Gastrulation ab vorwiegend längliche, besonders spindelförmige Elemente enthalte (l. c. 698), daneben aber vereinzelt runde auffallend dotterreiche (Megasphären), letztere namentlich innerhalb der Keimhöhle. Im Aufsatz von 1887 bespricht RÜCKERT die Aehnlichkeit der von ihm als Megasphären bezeichneten Gebilde mit Blutinseln, und er schreibt ihnen eine besondere Bedeutung für die Bildung von solchen zu.

endoblasts haben noch nicht begonnen. Zu der Zeit finden sich im Bereich der Keimhöhle, und zwar am reichlichsten in deren Randgebiete locker gefügte Zellen. Sie lassen einen weiten mittleren Raum (den Vorläufer der BALFOUR'schen Höhle) frei, an dessen Boden höchstens vereinzelte Zellen liegen. Figur 42 zeigt den aus Querschnitten construirten Medianschnitt eines solchen

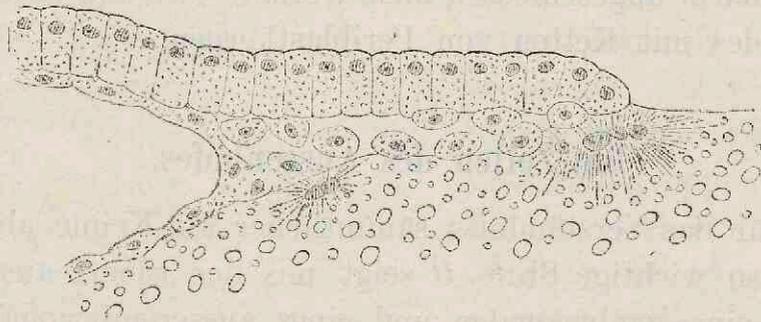


Fig. 43. Rand desselben Keimes im Vorembryonalgebiet. Querschnitt. Der offene Raum links ist der Vorläufer der Balfour'schen Höhle. Vergr. 175fach.

Raumes von *Pristiurus*. Der Ort der Embryonalanlage erscheint als ein dicker, nach vorn und nach rückwärts sich zuschärfender Zellenklumpen. Gleich, wie in den von RÜCKERT mitgetheilten Medianschnitten entsprechender Keimstufen, reicht der Zellenwulst nicht bis zum hinteren Rand der Scheibe, es bleibt hier eine dünne, den hintersten Abschnitt der Keimhöhle überbrückende

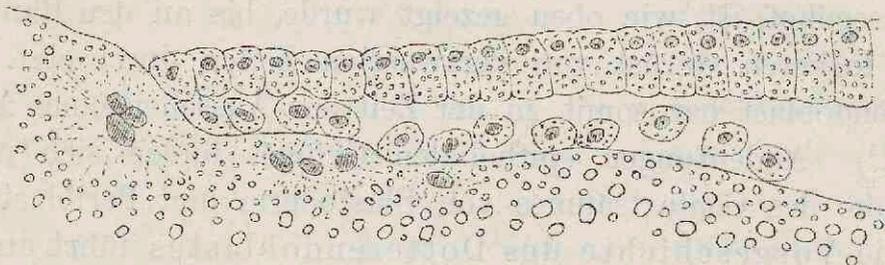


Fig. 44. Aus demselben Keim. Querschnitt des Embryonalgebietes.

Platte; diese ist es wohl, die nach erfolgter Emporwölbung des Blastodermrandes sich umschlägt und zum Darmendoblast wird.¹⁾ Die etwas stärker vergrößerten Figuren 43 u. 44 zeigen den Rand des Blastoderms und die darunter gelegenen Theile, Fig. 43 aus dem

1) RÜCKERT macht auf eine Unklarheit meiner Darstellung vom Jahre 1897 aufmerksam (Keimhof der Selachier S. 4), nach der es scheint, als führe die den Keim umgebende Grube direct in die Keimhöhle. Die Keimhöhle ist, wie auch ich anerkenne, geschlossen. Meine a. a. O. gegebene Darstellung bezieht sich auf das uneröffnete, durch die Hornschale hindurch beobachtete Ei, an dem die dünne hintere Randstrecke des Keimes nicht zur Geltung kommt.

vorderen, Fig. 44 aus dem embryonalen Abschnitte des Keimes. Der Rand der compacten Platte legt sich an den Keimwall an. Unter der compacten Platte aber, zwischen ihr und dem Keimlager liegen vereinzelt körnerreiche Zellen, die sich, am Rand der Höhle angelangt, zum Theil zur Decke emporheben und zu einer Art von abschliessender Gränzschrift verbinden. Das Keimlager ist längs seiner der Keimhöhle zugekehrten Oberfläche mit plasmatischen, körnerarmen Brutnestern reichlich besetzt. Die dieser anliegenden, sowohl flachen als gerundeten Zellen erscheinen oft bis über die Hälfte in sie eingebettet.

Durch obige Beobachtungen wird folgendes thatsächlich sicher gestellt: In dem späterhin ausserembryonalen Gebiete des Keimes und zwar speziell in dessen Randbezirk sind zellige Anlagen eines Dotterendoblast vorhanden, ehe die Formung des Embryo begonnen hat, und daher auch ehe von der Bildung eines Darmendoblast die Rede sein kann.

Wie dies sowohl meine eigenen Präparate, als auch die schönen Durchschnittsbilder von RÜCKERT (l. c. Taf. LVI Fig. 52—55) ergeben, so ist gleich nach Bildung der Keimhöhle deren Boden in grösserer Ausdehnung frei von aufgelagerten Zellen. Dies ist meines Erachtens dahin zu verstehen, dass die tiefer gelegenen Blastomeren (die in RÜCKERT'S Figuren 50 und 51, zum Theil sogar in 52, einzeln unterscheidbar sind) zum syncytialen Periblast sich verbunden haben. Ihre Kerne liegen nunmehr in diesem zerstreut, theils dicht unter dem Boden der Keimhöhle, theils mehr in die Tiefe gerückt.

Die Herkunft der Zellen des Dotterendoblastes.

Es liegt am nächsten anzunehmen, dass die so frühzeitig auftretenden Zellen des Dotterendoblastes von tiefer gelegenen Blastomeren des gefurchten Keimes abstammen, die bei Bildung der Keimhöhle auf deren Boden liegen geblieben sind. Dies trifft indessen nur für einen Theil der Zellen des Dotterendoblast zu, ein anderer, allem Anschein nach erheblich grösserer Theil derselben führt seine Herkunft auf den Periblast zurück. Eine derartige Ableitung ist nicht neu, seit BALFOUR haben die meisten Beobachter in der einen oder anderen Weise einen Uebergang von Zellen aus dem Periblast, oder, wie es gewöhnlich heisst, aus dem

Dotter in die überliegenden Schichten angenommen. Ausser den verschiedenen Angaben von RÜCKERT scheinen mir besonders die gut beobachteten und illustrierten von A. SWAEN der Beachtung werth zu sein.¹⁾ Im nachfolgenden stelle ich zunächst meine

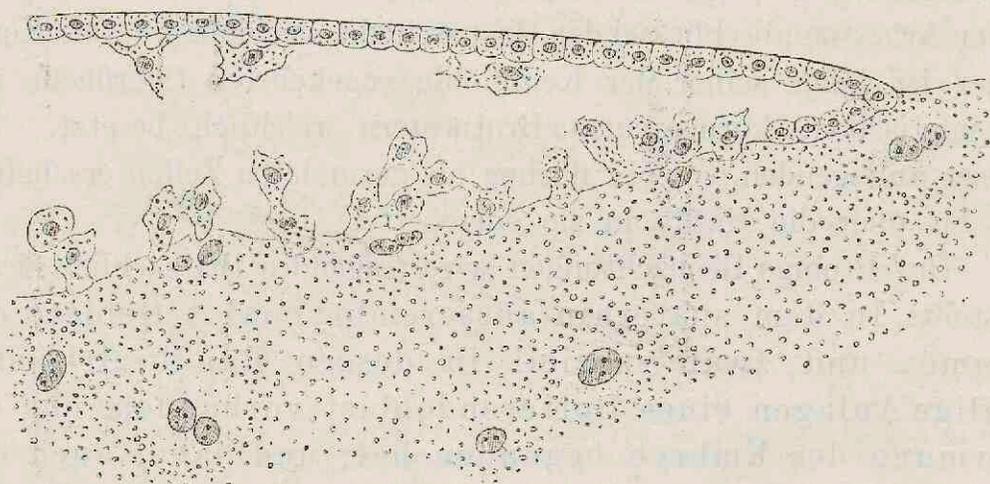


Fig. 45. Vorderer Seitenrand eines Pristiuruskeimes von Stufe B. Vergr. 240fach. Zellen des Dotterendoblasts an der Oberfläche des Periblasts anhaftend; einige Zellen sind dem Ectoblast angelagert.

eigenen Beobachtungen zusammen, die für einen Austritt von Zellen aus dem Periblast sprechen.

Sowohl bei der vorhin beschriebenen Vorstufe, als bei Stufe A finden sich die zerstreut liegenden Elemente dem Boden der Keim-

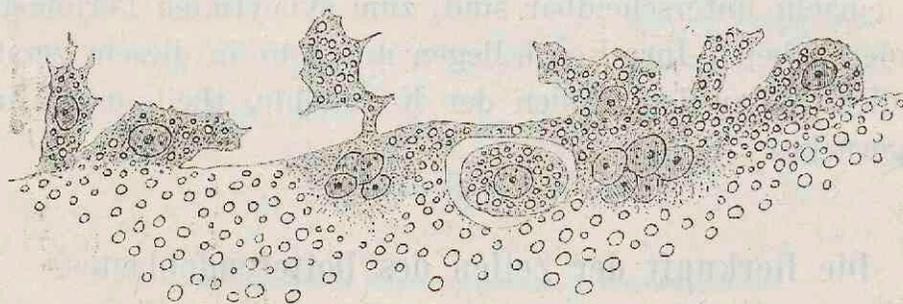


Fig. 46. Aehnliches Präparat. Vergr. 500fach. Im Periblast liegt eine isolirte dotterhaltige Zelle, ähnlich der von BALFOUR (l. c. Taf. IV Fig. 7a) abgebildeten.

höhle vielfach so angefügt, dass sie in Gruben des letzteren eingebettet oder dessen Plasmainseln unmittelbar angeschlossen sind (Fig. 45 u. 46). Am ausgeprägtesten findet man dies in früher Zeit im vorderen Randgebiete des Keimes. In der Folge kann das Verhalten stellenweise so weit gehen, dass das Periblastge-

1) A. SWAEN, Études sur le développement de la Torpille Archives de Biologie 1886 Bd. VII S. 537 ff.

webe in zackige, die Zellen des Endoblast von einander scheidende Leisten ausläuft (Fig. 47). Dazu kommt, dass die dem Periblast anliegenden Zellen durch Fortsätze mit ihrer Unterlage verbunden sein können. In anderen Fällen begegnet man Theilen des Keimlagers, die in Ablösung begriffen und auf dem Punkte sind, sich dem Endoblast beizugesellen. So habe ich (Fig. 48) einen am

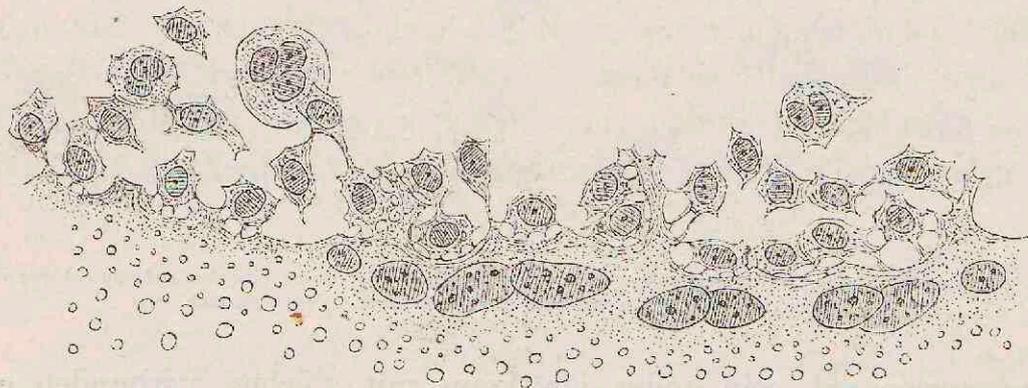


Fig. 47. Zellen des Dotterendoblasts in Verbindung mit dem Periblast von *Torpedo* Stufe B. Vergr. 500fach. Das Periblastplasma ragt mit zackigen Leisten zwischen die Endoblastzellen hinein.

Boden der Keimhöhle liegenden mehrkernigen Körper gezeichnet, der mit seinem einen Ende im Keimlager steckt, während das andere, grössere frei in die Höhle hervortritt. Das Protoplasma des frei liegenden Theiles bildet ein durchbrochenes Schwammgerüst mit freien Zwischenräumen, seine Kerne liegen zum Theil

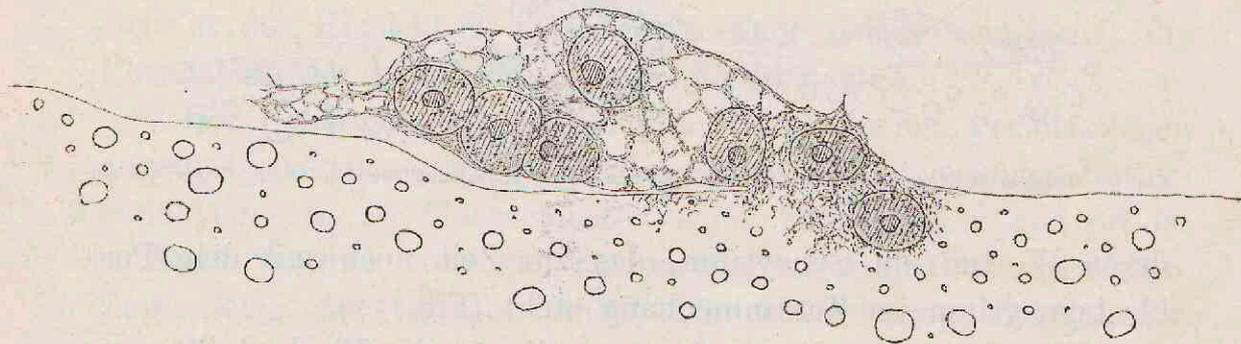


Fig. 48. Aus einem *Torpedo*keim von Stufe A. Vielkerniger Protoplastkörper am Boden der Keimhöhle, zum Theil noch im Keimlager steckend. Vergr. 1000fach.

noch in Haufen beisammen. Plasma und Kerne verhalten sich noch wie die entsprechenden Bildungen innerhalb des Keimlagers, und der Character des gesammten Gebildes entspricht dem eines abgelösten Periblaststreifens, d. h. nicht einer einzelnen Zelle, sondern eines grösseren Complexes.

Auch das während früherer Stufen vielfach zu constatirende Vorkommen von mehrkernigen (2—4) Zellen innerhalb der Keim-

höhle ist durch die Herkunft aus mehrkernigen Brutnestern des Periblast erklärbar. In gleichem Sinn ist für frühe Stufen (*A* u. *B*) die Zusammenfassung flacher am Boden der Keimhöhle liegender Zellencomplexe durch eine gemeinsame Hautschicht zu verstehen.¹⁾ Eine solche Hautschicht kann über eine Anzahl von Zellen frei

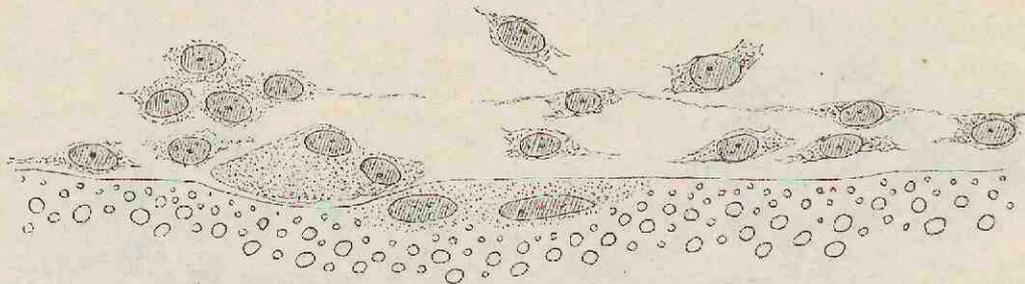


Fig. 49. Torpedo Stufe *A*. Dotterendoblast. Ein Theil der Zellen ist durch eine fortlaufende Schicht verbunden, darunter ein mehrkerniger Plasmakörper. Vergr. 500fach.

hinweggespannt sein, oder sie kann mit solchen verbunden erscheinen (Fig. 49 u. 50).

Die meisten Zellen des Endoblastes sind auf früheren Stufen zackig, sie hängen unter einander und mit der Limitans des unterliegenden Periblastgerüstes zusammen. Sie bilden mit an-

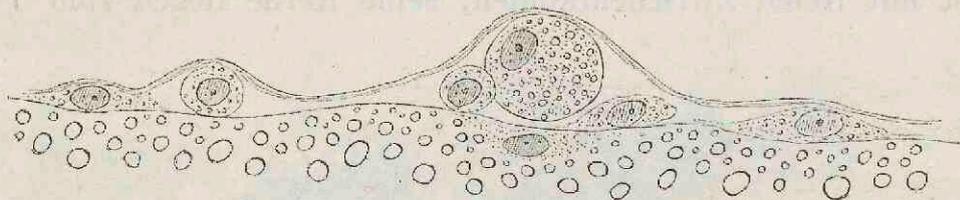


Fig. 50. Torpedo Stufe *A*. Hautartige Schicht über den dem Periblast aufliegenden Zellen. Vergr. 500fach.

deren Worten ein Syncytium, das zur Zeit noch mit dem Periblastsyncytium im Zusammenhang steht (Fig. 51).

Eine besondere Besprechung verdienen die Flachschnitte von Keimen. Nur tiefere Schnitte können das Keimlager flach streifen, weiter nach oben wird dieses schräg und zuletzt nahezu senkrecht getroffen. Mag aber die Richtung auch variiren, so folgen sich der Reihe nach stets: der Dotter, das Keimhofgewebe und der Dotterendoblast, wozu eventuell noch das Ectoderm kommt.

1) Für spätere Stufen, von *C* ab, kommt bei Beurtheilung solcher glatten Gränzschichten an der oberen Gränze des Dotterendoblastes die nachher zu besprechende secundäre Glättung des letzteren in Betracht (z. B. Fig. 55 Stufe *C*).

Das Keimhofgewebe enthält sowohl einfache, als polymorphe Riesenkernkerne in verschiedenen Phasen der Entwicklung. Sein Protoplasma tritt theils in Form verdichteter körnerfreier Inseln auf, theils als eng- oder weitmaschiges Gerüst, und letzteres kann von größeren Dotterkörnern durchsetzt sein.

Einer Auflösung des Plasmas in feine Netze begegnet man in dem an die Keimhöhle anstossenden Randgebiet des Periblast; von hier ausgehend reichen die Netze mehr oder minder weit in die Tiefe. In den dem Dotter zunächst liegenden Schichten liegen grössere Plasmainseln zerstreut. Sie sind hier durch dotterreiche Zwischenbrücken von einander geschieden und verhalten

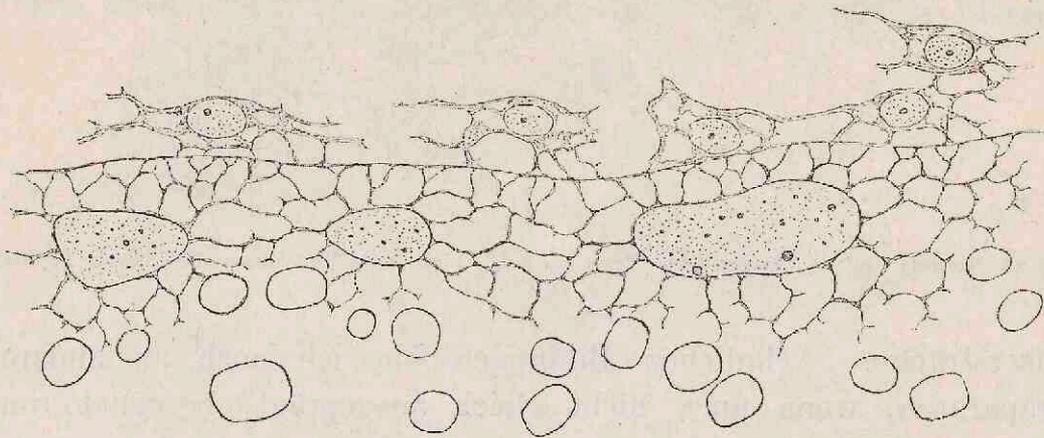


Fig. 51. Torpedo Stufe A. Dotterendoblastzellen über dem Periblast, mit der Limitans des letzteren verbunden. Vergr. 1000fach.

sich in der Hinsicht so, wie gegen Ende der Furchungszeit die Plasmahöfe der oberflächlichen Keimhofsichten.

Der Uebergang des feinen, den oberflächlichen Periblastlagen angehörigen Plasmagerüstes in das Gerüst des anliegenden Dotterendoblastes ist an Flachschnitten schön zu verfolgen, und oft ist es kaum möglich, zwischen beiden eine scharfe Gränze zu ziehen. Zum Beleg des Gesagten theile ich wieder einige Zeichnungen mit: Fig. 52 gibt einen Flachschnitt durch den Keimhöhlenboden eines Torpedokeimes von Stufe A. Der offene Theil der Keimhöhle liegt links, der Keimhof rechts. Im Rand des letzteren sind Ketten von Riesenkernen mit zahlreichen Kernkörpern. Zum Theil noch im Keimhof, zum Theil nach der Keimhöhle hervortretend, liegen ein- und mehrkernige Zellen, deren jede in eine Anzahl von feinen Zacken ausläuft und mit ihren Nachbarn an der Bildung eines Gerüstes Theil nimmt. Dies Gerüst hängt mit dem die Riesenkernkerne umschliessenden Plasmagerüst unmittelbar

zusammen. Das zwischen den Kernen liegende Plasmagerüst zeigt bei diesem Präparate scharf ausgeprägte, in Büschel sich auflösende

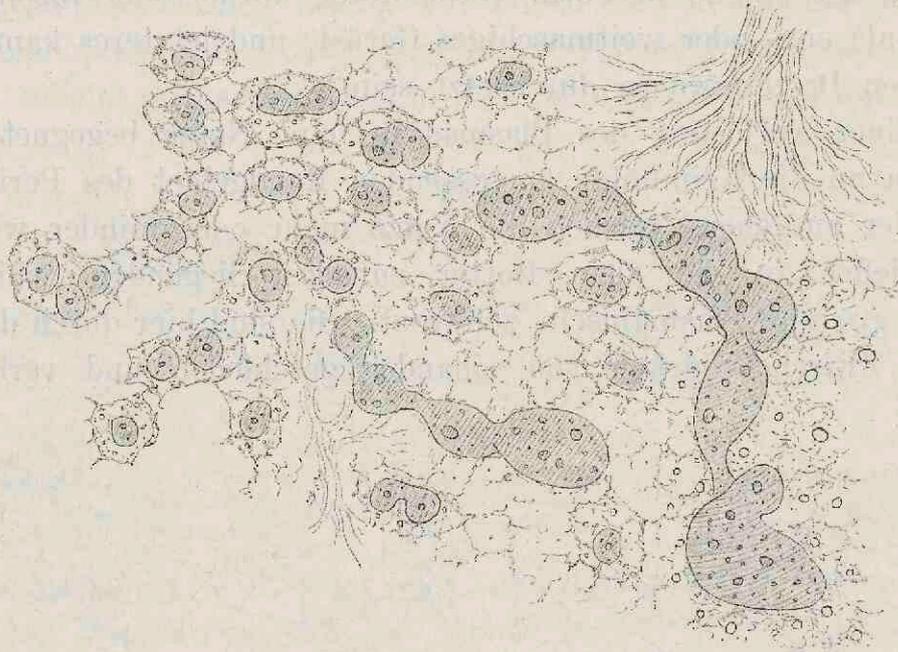


Fig. 52. Torpedo Stufe A. Flachschnitt. Vergr. 350fach. Links freie Protenchymzellen, rechts Periblast. s. Text S. 251.

Faserstränge. Aehnlichen Bildungen bin ich noch an anderen Präparaten, wenn auch nicht gleich ausgeprägt, begegnet, und

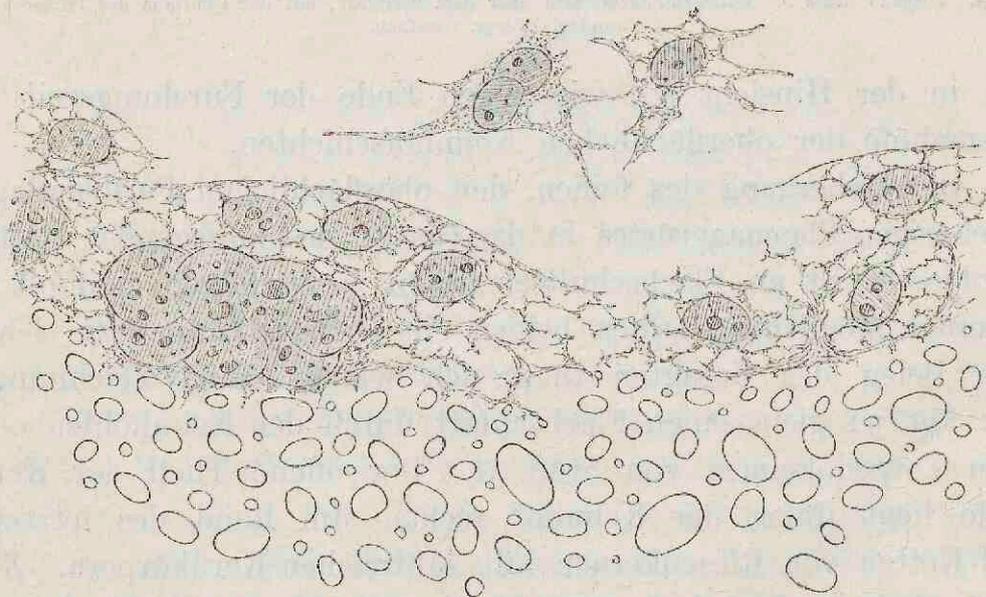


Fig. 53. Schrägschnitt durch den Periblast eines Torpedokeims von Stufe A. Vergr. 1000fach. s. Text S. 253.

zwar sowohl an Flachschnitten, als an senkrechten Schnitten. Ich verweise z. B. auf Fig. 53, einen Schrägschnitt durch einen Torpedokeim von Stufe A. Hier zeichnet sich eine Strecke weit die

M. limitans des Keimlagers als ein scharf abgesetzter, mit dem anstossenden Gerüst allenthalben durch kurze Bälkchen verbundener Längsstreifen. Stellenweise ist aber der Streifen unterbrochen und die Zellen des Keimhofgerüstes laufen mit freien Spitzen aus. An verschiedenen Stellen verdichtet sich das Plasmanetz zwischen den einzelnen Kerngebieten zu breiten faserigen Streifen, so rechts nach einwärts von den hier liegenden Zellen und links zwischen der obersten und den darauf folgenden Zellen. Hier bildet der verdichtete intercelluläre Streifen die unmittelbare Verlängerung der durchschnittenen *M. limitans*.

Die mitgetheilten Beobachtungen zeigen in übereinstimmender Weise, dass schon von Stufe *A* ab der Periblast neben Riesen-

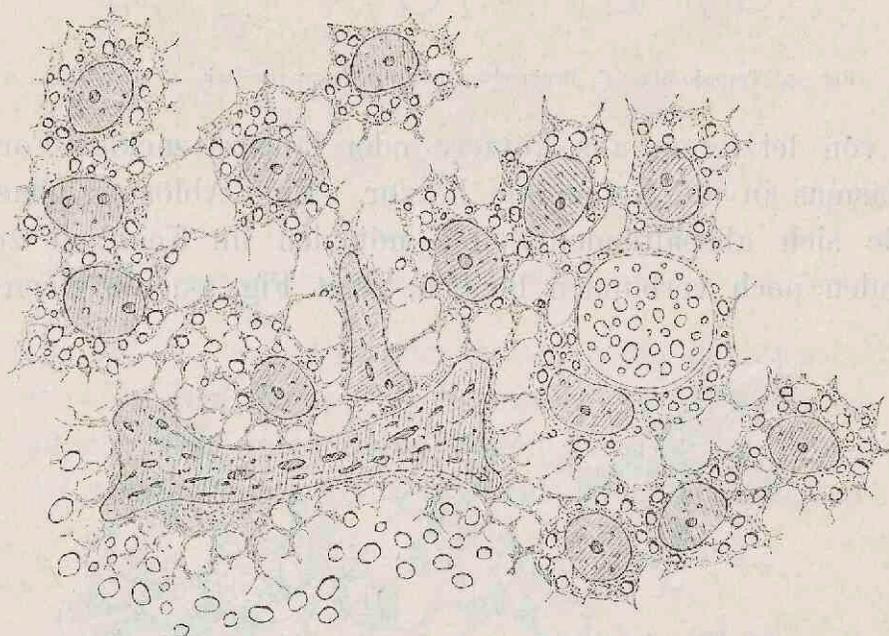


Fig. 54. Pristiurus Stufe C. Flachschnitt. Vergr. 1000fach.

kernen und Kerngruppen reichlich einzelnliegende Kerne enthält, die dessen oberflächliche Schichten einnehmen. Jeder dieser Kerne wird von einem schmalen, mit strahligen Ausläufern versehenen Plasmahof umgeben. Durch die Verbindung der einzelnen Höfe kommt ein allseitig sich ausbreitendes Gerüst oder Syncytium zu Stande. Das Periblastgerüst geht in das des anstossenden Endoblast unmittelbar über. Dieses kann demnach sofort als Syncytium entstehen, ohne zuvor durch die Form von freien, nachträglich sich verbindenden Zellen hindurch gegangen zu sein.

Auch während der Stufen *B* und *C* findet eine Vermehrung der Endoblastzellen vom Keimhof aus statt. Ich belege dies

wiederum durch eine Anzahl von Zeichnungen: Figur 54 ist dem Randgebiet eines Torpedokeimes entnommen, die Endoblastzellen liegen in mehr oder minder tiefen Gruben des Keimhofes, und es

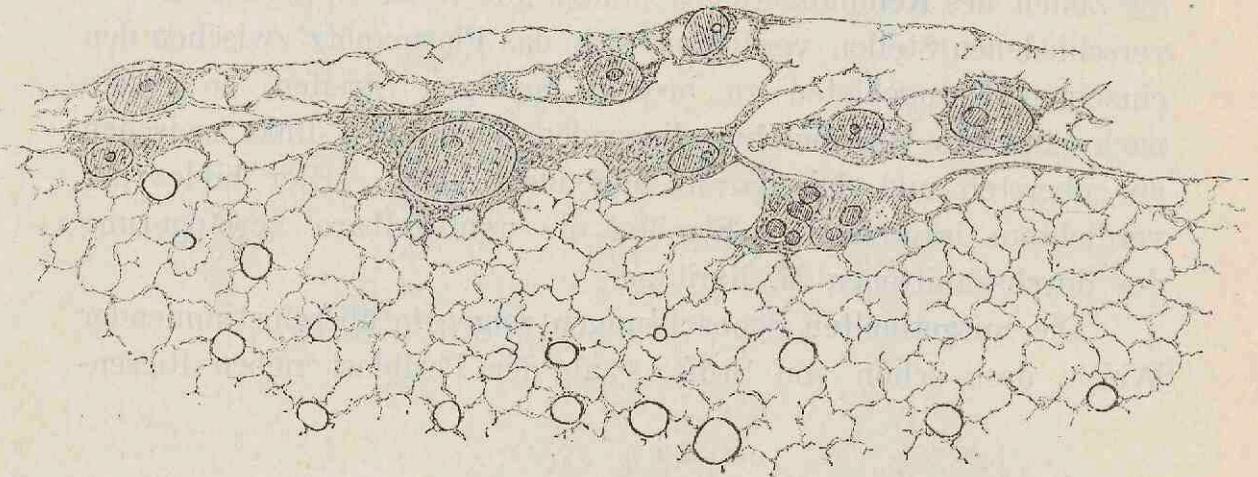


Fig. 55. Torpedo Stufe C. Senkrechter Schnitt. Vergr. 1000fach. s. Text S. 253.

ragen von letzterem aus kürzere oder längere zackige Fortsätze des Plasmas in die Keimhöhle hervor. Eine Ablösungsphase, bei der die sich abspaltenden Zellen mit den im Keimhofe zurückbleibenden noch verbunden bleiben, zeigt Fig. 55, die einen senk-

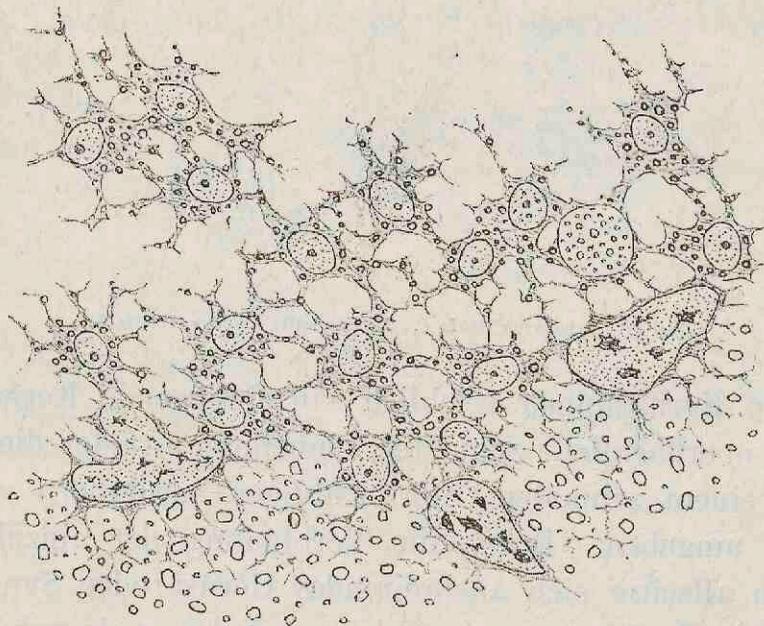


Fig. 56. Flachschnitt durch Periblast und Dotterendoblast von Pristiurus Stufe C. Vergr. 500fach.

rechten Schnitt des Keimhöhlenbodens von Torpedo, Stufe C darstellt. Hier findet sich ein längerer, an seiner oberen Fläche von einer gemeinsamen Gränzhaut eingefasster Streifen von Endoblastzellen. Das Keimlager zeigt stellenweise noch kernhaltige Plasma-

inseln, jenseits davon aber ein kernfreies lockeres Plasmagerüst. Durch die Ablösung der Zellenplatte vom Periblast ist der Dotter näher an den Boden der Keimhöhle herangerückt.

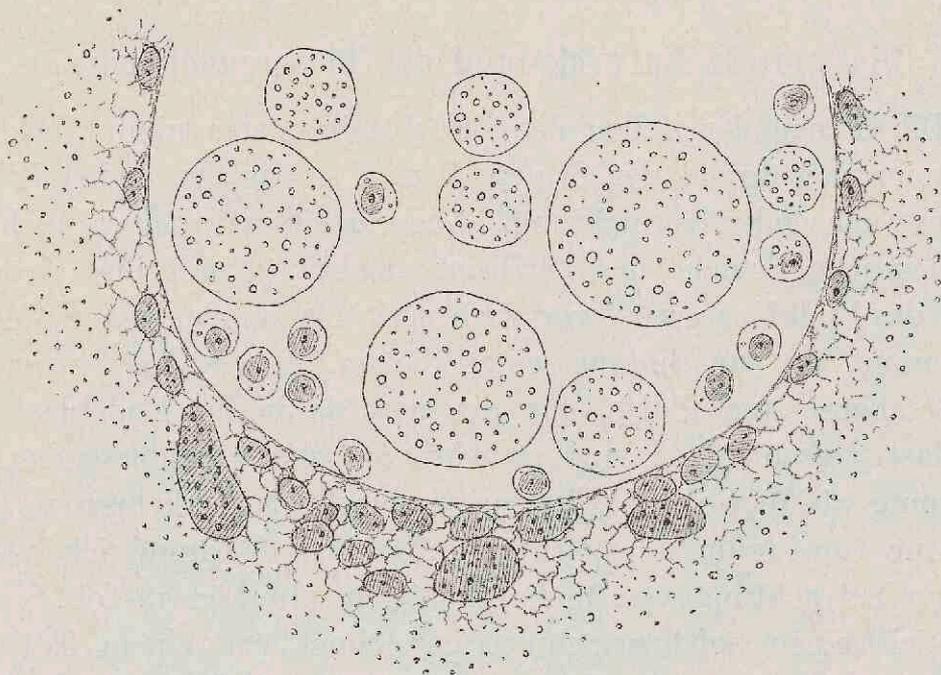


Fig. 57. Flachschnitt durch den Rand der Balfour'schen Höhle. Torpedo Stufe C. Vergr. 500fach.

Figur 46, aus einem Pristiuruskeim Stufe B stammend, zeigt neben den aus dem Boden der Keimhöhle hervortretenden Zellen eine rundliche, die unter deren Boden gelegen ist. Das Bild erinnert an ähnliche von BALFOUR gemachte Beobachtungen (l. c.

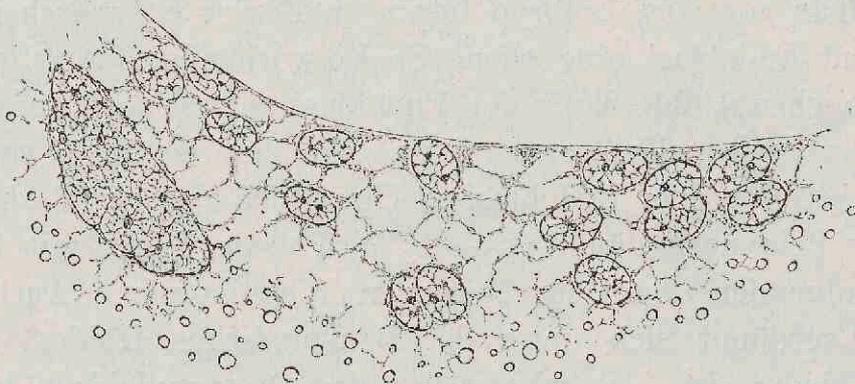


Fig. 58. Aus demselben Präparat. Vergr. 1000fach. Links eine grosse geschlossene Kerngruppe.

Taf. IV, Fig. 7a). Rundliche, mehr oder minder dotterreiche Zellen enthält nicht nur die BALFOUR'sche Höhle, man findet sie auch vereinzelt dem übrigen Dotterendoblast eingelagert (Fig. 56).

Aus der Umgebung der BALFOUR'schen Höhle (Torpedo, Stufe C) sind die Flachschnitte Fig. 57 u. Fig. 58 entnommen. Das Ge-

rüst ein- und zweikerniger Zellen schliesst sich nach der Höhle zu scharf ab, während es nach dem Dotter hin grössere Kerngruppen oder Riesenkerne einschliesst.

Die weitere Entwicklung des Dotterendoblastes.

Die Menge der Zellen des Endoblastgerüsts nimmt bei Torpedokeimen während der Stufen *B* u. *C* stetig zu und führt zu dessen wachsender Verdichtung. Andererseits wird aber auch die oberflächliche Schicht des Periblast mächtiger, und ihre Grenzen gegen das Endoblastgerüst verwischen sich in zunehmendem Maasse. So kommt es zur Bildung einer dicken, gegen den Dotter unscharf abgesetzten Platte, für die wir, da in ihr Endoblast und Periblast verschmolzen sind, wieder zur zusammenfassenden Bezeichnung als Hypoblast (Dotterhypoblast) zurückkehren müssen.

Zur Gewinnung einer bestimmten Basis beginne ich wieder mit der Betrachtung von Medianschnitten. In Fig. 22 (ob. S. 230) habe ich einen solchen Schnitt gezeichnet von einem Torpedokeime von Beginn von Stufe *B* (Länge des Embryo 0.5 mm). Der Dotterendoblast bildet zwischen Embryo und BALFOUR'scher Höhle eine 40—50 μ dicke lockere Schicht mit 4—5 facher Ueber-einanderlagerung der Zellen. Die Schicht reicht im grösseren Theil ihrer Ausdehnung bis an die Decke der Keimhöhle heran und haftet dieser mit einzelnen Zellenfortsätzen an. Nur in dem unmittelbar vor dem Embryo liegenden Bezirk ist zwischen Ectoderm und Endoblast eine offene Spalte vorhanden. Am Rand der BALFOUR'schen Höhle läuft der Endoblast zugespitzt aus, er erscheint vor derselben neuerdings als eine ziemlich compacte Schicht. Unter dem Endoblast zeichnet sich der Periblast ab als eine zur Zeit noch dünne (15—25 μ) Plasmaschicht mit flachen, dicht unter der Oberfläche liegenden Riesenkernen. Auch diese Schicht verdünnt sich unter der BALFOUR'schen Höhle. In den Seitengebieten des Aussenhofes ist der Dotterendoblast lockerer und zellenärmer als im Mittelschnitt, dagegen bildet er ringsherum am Rand eine ziemlich dichte Platte.

Bei einem Torpedokeim vom Ende der Stufe *B* (Sel. 123. Länge des Embryo 0.8 mm) sind die Grenzen zwischen Endoblast und Periblast grossentheils verwischt. Kernreiche Ausbauchungen des ersteren drängen sich gegen das Plasmalager des letzteren vor,

und dieses greift mit spitzen Zacken vielfach in den überliegenden Endoblast ein. Nach der vor dem Embryo liegenden Coelomspalte zu wird nun der Endoblast von einer fortlaufenden glatten Gränzschicht eingesäumt. Noch weiter vorn erfüllt das Endoblastgerüst die Keimhöhle in ihrer gesammten Höhe und haftet an der Unterfläche des Ectoderms. Die BALFOUR'sche Höhle erscheint als eine runde Lücke im Endoblast, ihre Decke wird vom Ectoderm, ihr Boden von einer einschichtigen Zellenlage gebildet. Das darunter befindliche Protoplasmalager bleibt hinter dem des übrigen Periblast an Mächtigkeit nur wenig zurück; seine Dicke beträgt an dem der Beschreibung zu Grunde liegenden Präparat 30μ . Das Endoblastgerüst gränzt sich gegen die BALFOUR'sche Höhle mit scharfer Gränzschicht ab. Vom soeben beschriebenen Präparat von Fig. 22 zeichnet es sich insbesondere durch sein erheblich dickeres Lager von Periblastplasma aus. Unter der rostralen Contactstelle des Embryo steigt die Dicke der Schicht bis auf $60-70 \mu$, weiter nach vorn beträgt sie immer noch $30-35 \mu$.

Ich gehe zu einem Torpedokeim von Stufe C über (Sel. 126 Länge des Embryo 1.2 mm Fig. 59). Der Endoblast hat sich nunmehr bis vorn vom Ectoderm getrennt und an seiner der Coelomspalte zugekehrten Oberfläche geglättet. Ein vom übrigen Gebiet abweichendes Verhalten zeigt der Randabschnitt, hier hat sich eine etwa 0.2 mm breite Zellenplatte einerseits

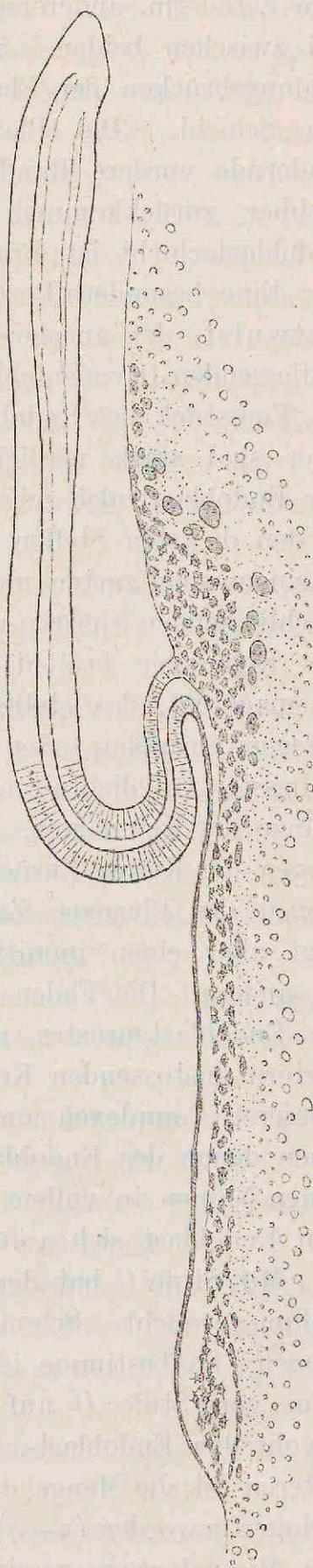


Fig. 59. Torpedokeim Stufe C. Medianschnitt. Vergr. 100fach.

vom Ectoderm, andererseits vom Endoblast getrennt und schwebt frei zwischen beiden. Stellenweise finden sich noch kleine Verbindungsbrücken der Platte mit der über- oder der unterliegenden Schicht. Die Platte ist das vom Dotterendoblast sich sondernde vordere Randmesoderm, auf dessen Eigenschaften ich nachher zurückkommen werde. Die darunter zurückbleibende Endoblastschicht ist dünn.

Eine besondere Berücksichtigung verdient der rostrale Contactwulst, der an der Berührungsstelle des den Kopfdarm abschliessenden Darmendoblastes mit dem Periblast auftritt. Sowohl das Fussstück des Endoblastes als das darunter befindliche Keimlager sind stark verdickt und messen zusammen gegen 180 μ . Der Endoblastwulst zeigt eine reiche Anhäufung von Kernen, die an den dicksten Stellen zu 8—10 über einander liegen. Sie sind in einem sehr zarten und sparsamen, an seiner freien Fläche glatt abschliessenden Gerüst von Morphoplasma gleichmässig vertheilt. Das Keimlager besteht dagegen aus einem reich entwickelten Plasmagerüst, das stellenweise frei ist von Kernen, stellenweise dagegen Gruppen, oder richtiger Ketten von Riesenkernen einschliesst. Am dichtesten sammeln sich die letzteren an der oberen Gränze des Keimlagers. Wir haben demnach im Endoblast Ueberwiegen der Kerne, Zurücktreten des Plasmas, im Keimlager Ueberwiegen des Plasmas, Zurücktreten der Kerne. Das Gränzgebiet zeigt aber einen unmittelbaren Anschluss der einen Bildung an die andere. Die Fäden des Keimlagergerüsts hängen mit denen des Endoblastgerüsts unmittelbar zusammen, und die an das letztere anstossenden Kerngruppen des Periblast enthalten neben grösseren Complexen auch solche Kerne, die in Grösse und Aussehen denen des Endoblast entsprechen. Das Keimlager verdient seinen Namen in vollem Sinn, insofern es die Bildungstätte neuer, dem Endoblast sich anfügender Zellen ist.

Mit Stufe *C* hat der rostrale Contactwulst seine grösste Ausbildung erreicht. Schon bei Stufe *D* ist er erheblich zurückgegangen. So bestimme ich seine Gesamtdicke bei einem Torpedokeim von Stufe *D* auf c. 100 μ . Die Dickenabnahme betrifft sowohl den Endoblast-, als den Periblastantheil des Wulstes. Im ersteren ist die Menge der übereinander geschichteten Kerne etwas geringer geworden (5—7), im letzteren haben sich die Anhäufungen von Riesenkernen gemindert. Auch vor dem Embryo hat sich

die Dicke des Hypoblastes gemindert, sie beträgt in der dem Embryo näher liegenden Strecke noch etwa 40 μ , weiter nach vorn höchstens 35 μ . Die Verdünnung betrifft vor Allem die Endoblastschicht, deren Dicke auf c. 18 und weiter nach vorn auf c. 15 μ herabgesunken ist. An den dünnen Stellen liegen die Kerne des Endoblast in einfacher, an den etwas dickeren in doppelter Schicht. Diese Umbildung des Endoblastes ist dahin zu verstehen, dass sich mit dem fortschreitenden Flächenwachstum des Keimes die zuvor mehrfachen Schichten von Zellen in einander geschoben und die tiefer liegenden zwischen die oberflächlichen eingedrängt haben. Im Ectoderm, in dem zu der Zeit ein Eintritt von neuen Zellen nicht mehr möglich ist, erfahren die einzelnen Zellen eine dem Flächenwachstum der Scheibe entsprechende Abplattung und Verdünnung.

Die bis dahin besprochenen Längsschnitte von Torpedokeimen haben, wie man sieht, über eine Anzahl von principiell wichtigen Punkten Aufschluss ertheilt:

- 1) Die Bildung von Dotterendoblast vom Periblast aus.
- 2) Die anfängliche Erfüllung der Keimhöhle bis zur Decke hin durch gerüstartig verbundene Zellen, mit Freilassung eines scharf umgränzten runden Raumes, der BALFOUR'schen Höhle.
- 3) Die secundär erfolgende und peripheriewärts fortschreitende Bildung einer Spalte, als Lücke zwischen Ectoderm und Endoblast, sowie die Glättung der Oberfläche des letzteren.
- 4) Die im Aussengebiet vor sich gehende Abspaltung eines zwischen Ectoderm und Endoderm sich ausbreitenden Randmesodermes.
- 5) Die zunehmende Verdünnung des Endoblastes und seine schliessliche Umbildung zu einer einschichtigen Lage.
- 6) Die Persistenz eines syncytialen Keimlagers mit flachen, dem Endoderm dicht anliegenden Riesenkerngruppen.
- 7) Die vorübergehend mächtige Entwicklung eines Contactwulstes am rostralen Ende des Darmendoblastes und der ausgiebige, vom Periblast ausgehende Zuwachs neuer Zellen zu dem letzteren.

Seitlich wird der Endoblast etwas dünner angelegt, als im Gebiet der Mittelebene.

Die obigen Beschreibungen gelten für Torpedokeime (*Torpedo ocellata*). Bei Haien (*Scyllium canicula*, und *Pristiurus melano-*

stomus) geht die Endoblastsonderung langsamer vor sich. Noch die Schnitte von Stufe *D* zeigen die Periblastoberfläche im Aussenhof mit verhältnissmässig sparsamen, zackigen Zellen besetzt, deren Fortsätze mehr oder minder tief in die überliegende Keimhöhle hineinreichen. Das Randmesoderm hat sich als selbständige Schicht schon abgelöst. Das Gewebe des Periblastes ist im Allgemeinen durchsichtiger, als bei *Torpedo*, es zeigt sehr ausgeprägte, netzförmige Plasmastructur, und stellenweise auch wohl ausgeprägte Strahlungen.

Die Bildung des Dotterendoderms (Dottersackepithels).

Während der Stufen *C* u. *D* hat sich die scharfe Gränze zwischen Dotterendoblast und Periblast verwischt. Immerhin bestehen zwischen beiden Bildungen auffällige Unterschiede. Im Endoblast sind die Kerne einfach, variiren nur wenig in der Grösse, und sie liegen in regelmässigen, meist geringen Abständen von einander, wogegen der Periblast Kerne und Kerngruppen von sehr wechselnder Grösse in anscheinend regelloser Vertheilung enthält. Das Plasma des Periblast, mag es in mehr zusammenhängender Lage sich ausbreiten, oder nesterweise vertheilt sein, ist im Allgemeinen körnerfrei und dichter gefügt, als das des Endoblast. Endoblast und Periblast bilden ein einziges, in seinen verschiedenen Lagen etwas verschieden sich verhaltendes Syncytium, und das Plasmagerüst des Einen hängt mit dem des Anderen unmittelbar zusammen.

Allein auch das Randmesoderm, obwohl frei durch die Keimhöhle sich ausbreitend, hängt, wenigstens in früherer Zeit, noch durch zahlreiche Sprossen mit dem unterliegenden Endoblast zusammen und bildet somit einen Theil des allgemeinen Syncytiums.

Der weitere Fortschritt in der Umbildung dieser Schicht liegt in der Sonderung eines Epithels, des Dotterendoderms oder des Dottersackepithels von H. VIRCHOW. Die Sonderung vollzieht sich allmählig, und im strengen Sinn des Wortes darf man von einem Epithel, als einer aus gesonderten Zellen bestehenden Schicht erst ziemlich später reden. Der Prozess beginnt (Stufe *D*) damit, dass die Endoblastzellen, die zuvor noch frei in die Keimhöhle und zum Theil sogar bis zu deren Decke gereicht hatten, sich flacher legen und dem Boden der Höhle entlang ordnen. Unter

dem Kopftheil des Embryo und vor demselben liegen sie in mehrfacher, seitlich davon meist nur in einfacher Lage. Ein weiterer Fortschritt besteht in der Glättung der Oberfläche und im Auftreten einer gemeinsamen oberen Gränzschrift. Auch dieser Fortschritt geschieht nicht überall gleichzeitig. An bestimmten, besonders an peripherisch gelegenen Stellen trifft man noch während einiger Zeit einzelne die Oberfläche frei überragende Zellenzacken.

Mit dem zunehmenden Flächenwachsthum des Keimes vereinfacht sich die Schichtung der Kerne, indem tiefer liegende zwischen die höher gelegenen einrücken. Von Stufe *E* ab findet man grosse Strecken des Keimhöhlenbodens, insbesondere die seitwärts vom

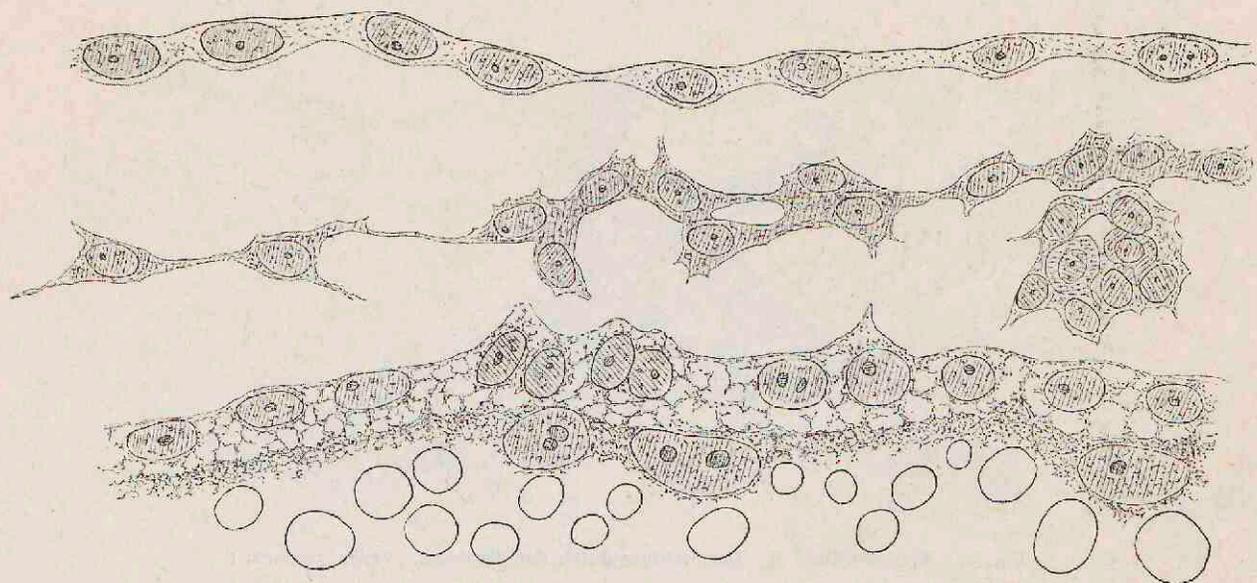


Fig. 60. Torpedo Stufe *E*. Aussenhof. Vergr. 1000fach. Die Zeichnung zeigt das noch unvollkommen umgränzte Dotterendoderm in Verbindung mit der unterliegenden dünnen Periblastschicht. Das Randmesoderm erscheint als eine Schicht von Mesenchymzellen.

Embryo liegenden, mit vorwiegend einfachen Kernreihen besetzt, und die kernführende Schicht gewährt nun bei schwächeren und mittleren Vergrösserungen den Anschein eines einschichtigen Epithels. Bei genauerer Prüfung zeigt sich indessen, dass die einzelnen kernführenden Bezirke (die Energiden im Sinn von SACHS) nur unvollkommen von einander und vom unterliegenden Periblastlager getrennt sind. Noch bilden sie Bestandtheile eines flächenhaft ausgebreiteten Syncytiums, dessen untere Hälfte aus dem dichten Plasma des Periblastes besteht, die obere aus dem minder dichten Gerüst des Endoblastes (Fig. 60). Später vollzieht sich die Scheidung der Epithelzellen von einander und vom Periblast.

Die Ergänzung des Darmendoderms vom Periblast aus.

Wiederholt wurde oben darauf hingewiesen, dass der Periblast längs seines an das Blastoderm stossenden Randes von einer fortlaufenden Kette von Brutnestern eingfasst wird. Dies gilt speziell auch vom Contactsaum mit dem Darmendoderm; des letzteren verbreitertes Fussstück ruht stets auf einem dicken kernreichen Plasmalager auf. So findet man die Verhältnisse von Stufe *B* ab durch die nachfolgenden Stufen *C*, *D* und *E* hindurch bis zum Eintritt des ventralen Darmschlusses. In der Nähe der Schlussstelle sammeln sich während der Stufen *D* und *E* die Periblastkerne stellenweise zu kleinen, nach jener Stelle hin convergirenden

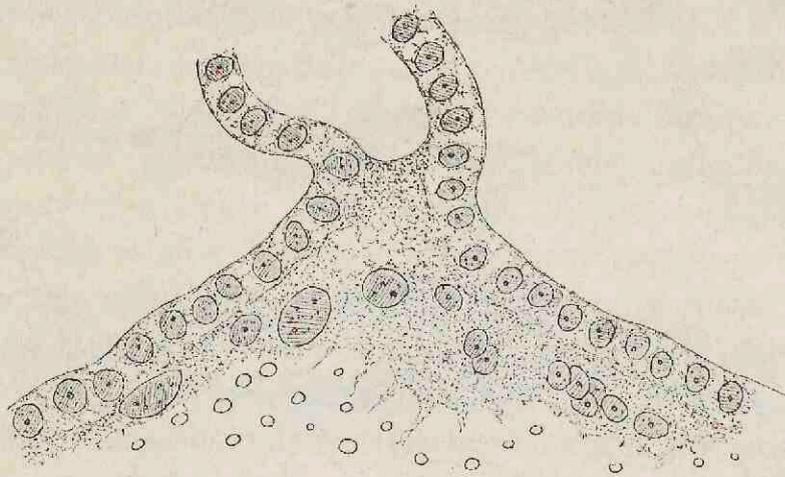


Fig. 61. Torpedo Stufe *E*. Darmschluss durch den Periblast. Vergr. 500fach.

Schwärmen. Da wo das Endoderm mehrschichtig und aufgelockert ist, pflegt es sich mit dem Plasmagerüst des Periblast unmittelbar zu verbinden.

Vorübergehend wird der Darm durch Periblastgewebe abgeschlossen. Nachdem er nämlich Anfangs nach dem Dotter zu nur durch die limitans des letzteren begrenzt war, schiebt sich von den Rändern her Periblastplasma keilförmig gegen die Mitte des Darmbodens vor, und mit dem der anderen Seite zusammenfliessend, bildet es eine Verbindungsbrücke, in die dann weiterhin auch Kerne einrücken (Fig. 61). Ob diese Gewebsbrücke unmittelbar Zellen liefert, oder ob sie zunächst von bereits ausgebildeten Endodermzellen in die Tiefe gedrängt wird, das mag dahin gestellt bleiben. Jedenfalls bilden sich auch hier aus den oberflächlich liegenden kleinen Kernen Theile des Endoblastsyn-

cytiums, die in der Folge als Reservematerial zur Epithelbildung mit herangezogen werden.

Aus der weiteren Geschichte des Periblast.

Nach Ausbildung des epithelialen Dotterendoderms erhält sich zwischen diesem und dem Dotter eine zusammenhängende Periblastschicht. Ich habe die Untersuchung dieser Schicht bis zur Zeit durchgeführt, da die Embryonen 20 mm lang sind; ihr Verhalten ist schon von den Stufen *G* und *H* ab ziemlich stationär geworden. Die Schicht hat sich im Allgemeinen verdünnt, ihr Plasma ist aufgehellt und zeigt ein feines Fadengerüst. Die

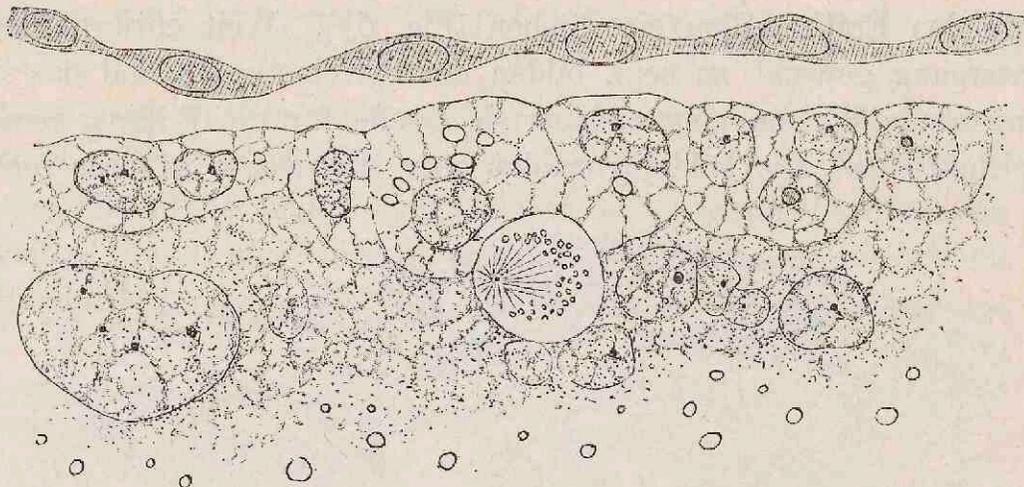


Fig. 62. Dottersackrand. Torpedokeim Stufe E. Vergr. 1000fach.

Menge ihrer Kerne nimmt stetig zu, diese bilden stellenweise eine fast ununterbrochene, der Epitheldecke anliegende Lage. Dabei wechselt stufenweise der Character der Kerne. Ein Theil der Schnitte zeigt langgestreckte unregelmässige, oft zackig auslaufende Periblastkerne von feinkörnigem undurchsichtigem Aussehen (Fig. 64). In anderen Schnittreihen begegnet man nur rundlichen, wohl ausgebildeten Kernen mit scharfer Umgränzung und mit einem oder wenigen Kernkörpern. Unter diesen Kernen entspricht ein Theil in Grösse und Aussehen denen der Epithelzellen, während andere etwas grösser sind, oder zu grösseren Gruppen vereinigt erscheinen (Figg. 62, 63 und 64). Die Kerne regelmässiger Bildung sind abgeschlossene ruhende Formen, die unregelmässig geformten dagegen zeigen alle jene Anzeichen, die wir früher als Dissociationserscheinungen kennen gelernt haben. Nach dem, was früher über

so beschaffene Kerne gesagt worden ist, sind sie als polycentrische Theilungsformen anzusehen. Die kleineren ruhenden Kerne können sich noch innerhalb der tieferen Schicht mit einem zugehörigen Plasmahof umgeben und als fertige Zellen zwischen die über-

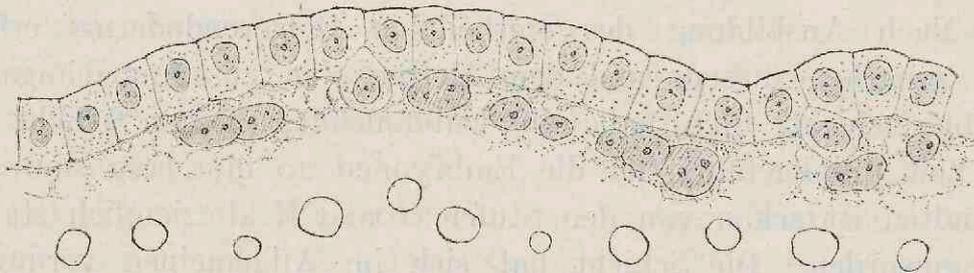


Fig. 63. Aus dem Dottersackrand eines Torpedoembryo von 6 mm Länge. Vergr. 500fach. Der Periblast zeigt zahlreiche kleinere Kerne.

liegenden Epithelzellen einschieben (Fig. 63). Weit entfernt dem Untergang geweiht zu sein, bilden die Periblastkerne und das sie umgebende Plasma eine andauernde Quelle für die Bildung neuer Epithelzellen. Die Bildung erfolgt aber stossweise, so dass nicht

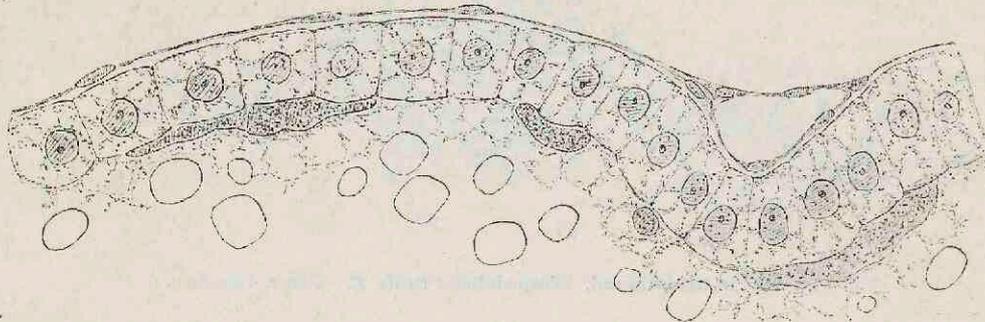


Fig. 64. Aus dem Dottersackrand eines Embryo von 20 mm. Ueber dem Dotterendoderm liegt eine Gefässschicht, darunter der dünne Periblast mit Kernen in Chromatindissociation. Vergr. 500fach.

an jeder Schnittreihe alle Zwischenstufen zu verfolgen sind, sondern an der einen Reihe die einen, an einer anderen eine andere Stufe.

Das Randmesoderm.

Als Randmesoderm bezeichne ich, im Gegensatz zum embryonalen Mesoblast, das dem Aussenhof angehörige ausserembryonale Mesoderm.¹⁾ Während sich jener vom Darmendoblast abspaltet,

1) Auf das ausserembryonale Mesoderm würde KOLLMANN'S Bezeichnung „Akroblast Randkeim“ gut passen. KOLLMANN selber hat in seinem Lehrbuch diese Bezeichnung nicht wieder aufgenommen, weil sie, wie er, laut brieflicher Mittheilung, annimmt, mit der eines „peristomalen Mesoderms“ sich deckt. Dies

sondert sich das letztere vom peripherischen Randgebiete des Dotterendoblast. Der Dotterendoblast erscheint, wie oben gezeigt wurde, während der früheren Stufen *A* und *B* als ein durch den gesammten Aussenhof (mit Ausnahme der BALFOUR'schen Höhle) sich verbreitendes Zellengerüst. Aus ihm bildet sich unter Ver-

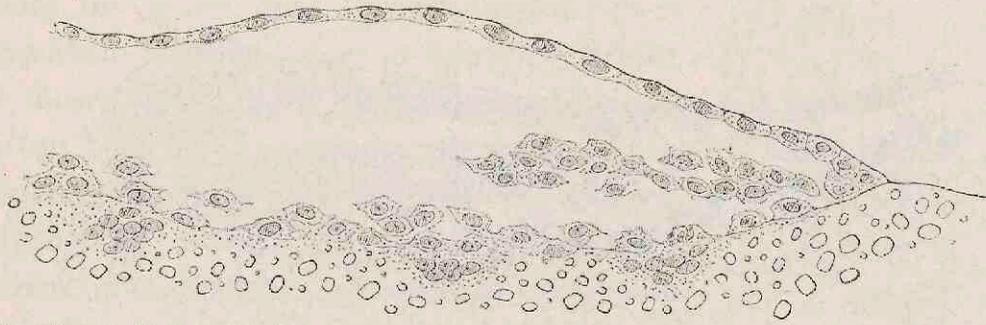


Fig. 65. Torpedo Stufe *C*. Der Dotterendoblast und der Periblast sind unvollkommen geschieden, letzterer enthält Nester mit zahlreichen kleinen Kernen. Vergr. 350fach.

drichtung und flacher Ausbreitung seiner Substanz das Dotterendoderm. Ausserdem aber spaltet sich von ihm als selbständige, zwischen Ectoderm und Endoderm frei sich ausbreitende, nur am äussersten Rand mit diesem zusammenhängende Gewebsschicht das Randmesoderm ab (Fig. 65). Es besteht aus zwei, in der Folge

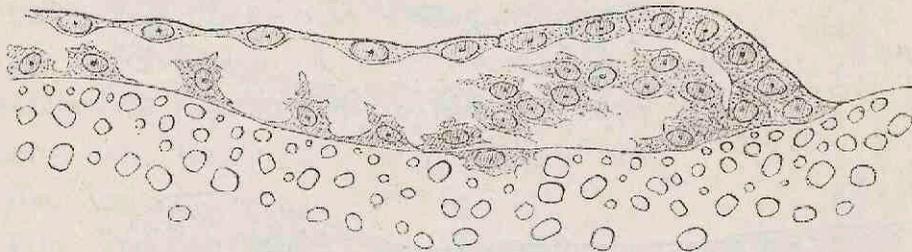


Fig. 66. Torpedo Stufe *C*, vor dem Embryo quer. Vergr. 350fach. Ablösung des Randmesoderms.

scharf zu sondernden Anlagen, dem Randmesenchym und dem Gefässkeim oder Angioblast. Die Trennung des Randmesoderms vollzieht sich während der Stufen *C* und *D*, und sie schreitet vom vorderen Scheibenrand aus gegen das Embryonalgebiet fort. Zum Randmesoderm ist ausser dem an der Peripherie der Scheibe liegenden Theil noch der Gewebstreifen zu rechnen, der sich dem

scheint mir insofern nicht ganz zutreffend, als RABL's peristomales Mesoderm embryonaler Mesoblast ist. Ein vorderes Randmesoderm stellt ja RABL kurzer Hand in Abrede. Dem gegenüber legt KOLLMANN darauf Gewicht, dass sein Akroblast die Stätte der ersten Blutbildung sei, ein Verhalten, das nur auf das ausserembryonale Mesoderm passt.

embryonalen Mesoblastbogen entlang medialwärts erstreckt und der die Hinterkopfanlage des Embryo berührt. Seine Hinzuziehung zum Randmesoderm begründet sich damit, dass auch er aus dem Dotterendoblast stammt.

Das Randmesoderm besitzt bei *Torpedo* während der früheren Stufen (*C*) eine Breite von 0,2—0,25 mm und es verbreitert sich

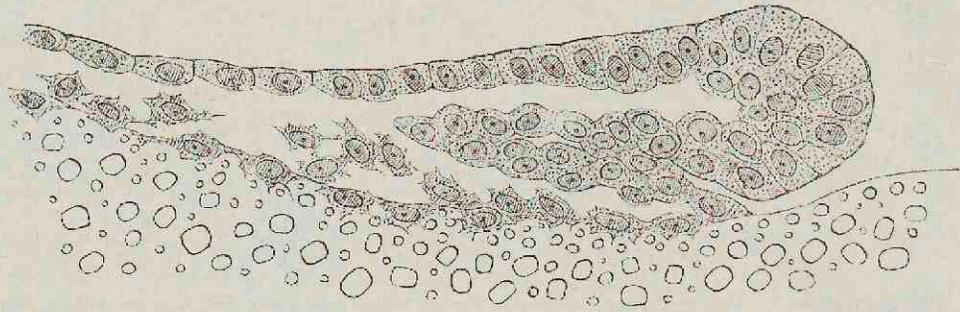


Fig. 67. *Torpedo* Stufe *C*. Die losen Zellen des Dotterendoblastes schieben sich unter den embryonalen Mesoblast. Vergr. 350fach.

bis zu Stufe *E* auf 0,4—0,45 mm. Es erstreckt sich demnach nicht durch den gesamten Aussenhof, sondern lässt ein etwa 1,5 mm im Durchmesser fassendes Feld frei. Dieses zweiblättrige meso-

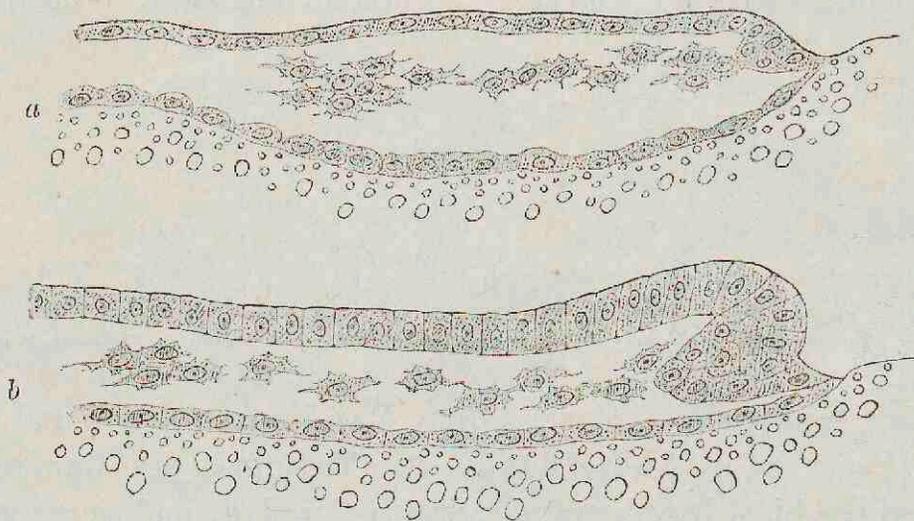


Fig. 68a u. b. *Torpedo* Stufe *C*. Randmesoderm und Dotterendoderm sind scharf von einander geschieden. Die Figuren zeigen die vorderen Anfänge des embryonalen Mesoblasts.

dermfreie Feld liegt unter dem frei hervortretenden Vorderkopf des Embryo und in dessen nächster Umgebung, es kann dem Proamnion höherer Wirbelthiere verglichen werden.

Da wo der Dotterendoblast den embryonalen Mesoblast erreicht, schieben sich im Allgemeinen seine Zellen unter dessen freien Rand, und während einiger Zeit sind die aus den verschie-

denen Quellen stammenden Elemente noch wohl von einander zu unterscheiden (Fig. 66—68). Die Verbindung des Randmesoderms mit dem Hinterkopfmesosblast ist besonders schön bei Haien zu verfolgen (Stufe *D*). Von vorn nach rückwärts gehend, findet man den embryonalen Mesoblast zunächst als einen dem Darmendoderm überlagerten Streifen, der in gleicher Breite, wie dieses frei aufhört. Urwirbel und Seitenplatten bestehen aus mindestens zwei Reihen aneinanderliegender Zellen von vorwiegend gedrungener Form. In den Seitenplatten reichen die beiden Zellenreihen bis zum freien Rand, der seinerseits stumpf ausläuft. Dieser Rand steht Anfangs vom Rand des peripherischen Mesoderms noch weit ab. Weiter caudalwärts rückt das Randmesoderm immer näher an den geformten Embryo heran. Der Abstand zwischen ihm und dem Rand der Seitenplatten wird schmaler, und schliesslich kommt es zur Berührung beider Bildungen (Fig. 69 u. 70). Das durch seine zackigen Zellen und durch stellenweise Lücken charakterisirte Randmesoderm schmiegt sich nunmehr dem Rande der Seitenplatten unmittelbar an.

Von nun ab zeigt eine Anzahl von Schnitten beide Mesodermbestandtheile, das Randmesoderm und den embryonalen Mesoblast; diesen als einen schmalen, das Darmgebiet kaum überschreitenden zweischichtigen Streifen, jenes als eine breite, zur Zeit noch vorwiegend einschichtige Lage von zackigen Zellen. Am lateralen Schnitttrand erreicht es den peristomalen Mesoblast, der Anfangs noch schmal ist. Bei weiterer Annäherung an den hinteren Keimrand werden die Mesoblaststreifen auf Kosten des Randmesoderms immer breiter, und beim Uebergang in den hinteren Embryonalbezirk fliessen sie schliesslich in einander über.

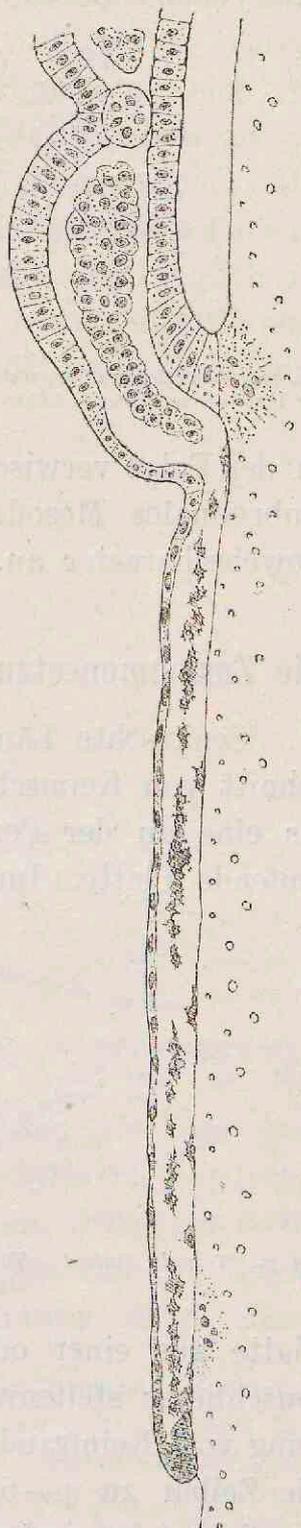


Fig. 69. Scyllium Stufe *D*. Das Randmesoderm erreicht die Seitenplatten noch nicht. Vergr. 160fach.

Im Ganzen ist es zu der Zeit nicht schwer, aus den histologischen Eigenthümlichkeiten zu erkennen, was zu den Seitenplatten des embryonalen Mesoblastes und was zum Randmesoderm gehört.

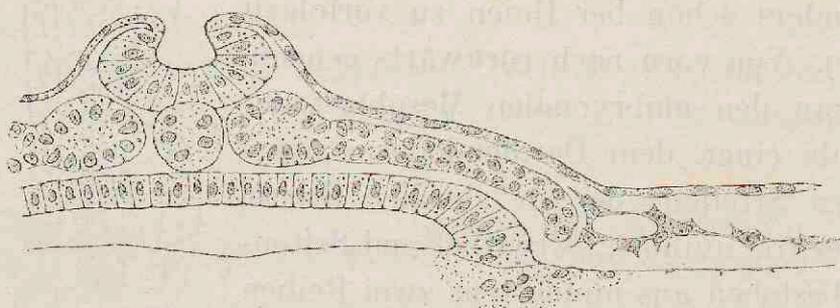


Fig. 70. Vom gleichen Präparat. Das Randmesoderm legt sich den Seitenplatten mit einem Abschnitte an, der bereits eine klaffende Lücke zeigt. Letztere gehört zu den Vorläufern des ausserembryonalen Coelomes.

In der Folge verwischen sich die Gränzen; embryonales und ausserembryonales Mesoderm nehmen im Uebergangsbereich denselben Gewebscharacter an.

Die Zusammensetzung des ausserembryonalen Randmesoderms.

Senkrechte Längs- und Querschnitte durch den vorderen Abschnitt von Keimscheiben von Stufe *D* zeigen das Randmesoderm als eine an der Peripherie festhaftende, nach einwärts frei auslaufende Platte. Im grösseren Theil ihrer Ausdehnung besteht die

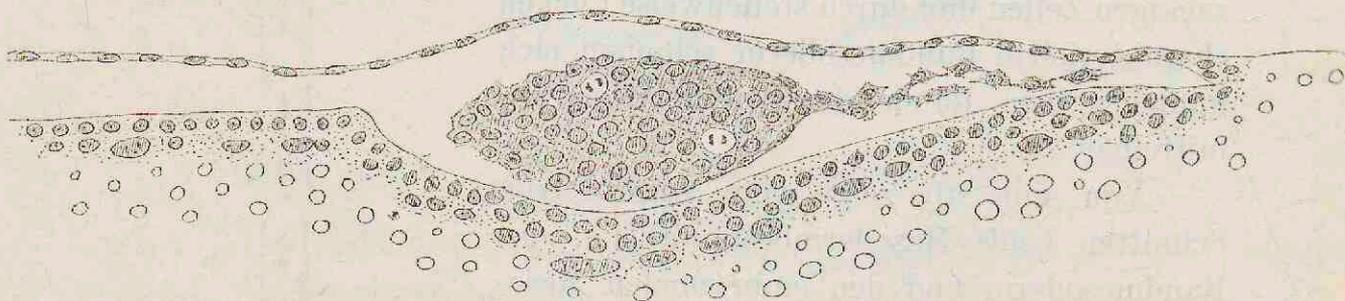


Fig. 71. Torpedo Stufe *D*. Vordere Hälfte des Keimes. Randmesoderm. Die Mesenchymplatte trägt in einiger Entfernung vom Rande eine dicke Blutinsel.

Platte aus einer oder zwei Lagen von zackigen Zellen, und sie umschliesst stellenweise flache Lückenräume. In einiger Entfernung vom Keimrand trägt sie linsenförmige Verdickungen, in denen die Zellen zu 4—6 über einander liegen können (Fig. 71). Die Verdickungen sind die Blutinseln, die sie tragende Platte ist der peripherische Mesenchymkeim.¹⁾ Die beiden Anlagen sind aus dem

1) Das Hervorgehen eines mesenchymartigen Gewebes aus dem Hypoblast bez. aus dem Periblast wird für Acanthias von C. K. HOFFMANN geschildert und mit

Dotterendoblast hervorgegangen und ihre Zellen sind ursprünglich Bestandtheile eines gemeinsamen Syncytialgerüsts gewesen, auch bleiben sie nach erfolgter Scheidung noch grossentheils in naher Berührung mit einander. Aber in ihrem histologischen Aufbau und in ihrem ferneren Entwicklungsgang verhalten sie sich verschieden. Ich werde die beiden Anlagen als Randmesenchym und als Gefässkeim (Angioblast) von einander unterscheiden. Das was ich früher „Gefässblatt“ genannt habe, umfasst beide Anlagen.¹⁾

Das Randmesenchym besteht aus Zellen, die ursprünglich mit zahlreichen, zu dichten Netzen verbundenen Fortsätzen verbunden sind. In der Folge vereinfachen sich Gestalt und Verbindung

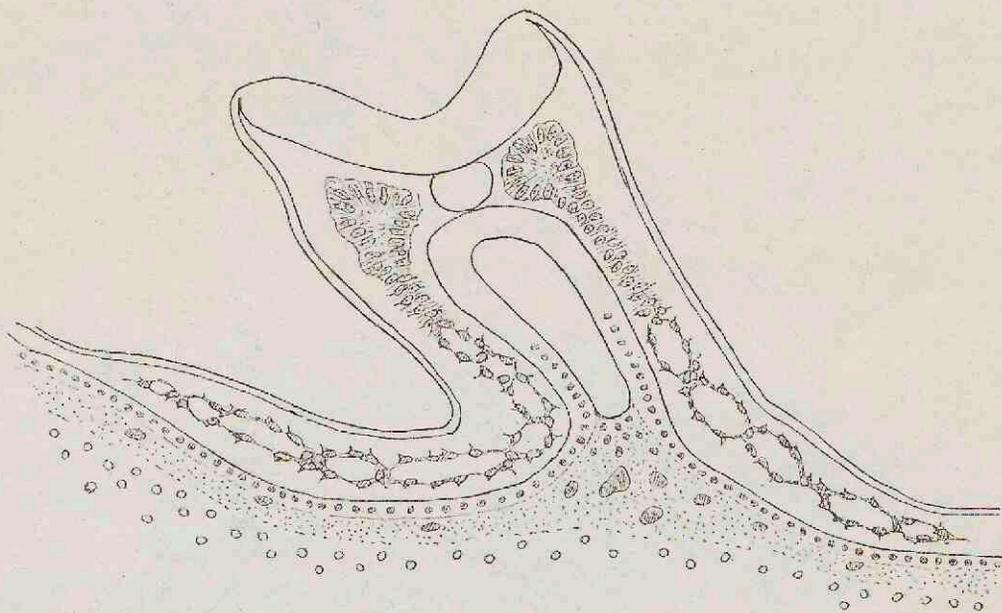


Fig. 72. *Torpedo* Stufe E. Hinterkopf quer. Vergr. 160fach. Der Schnitt zeigt die Mesoderm-lücken in Reihen neben einander liegend.

dieser Zellen, ihre Abstände werden grösser und die Zahl ihrer Ausläufer nimmt ab. Dann treten, Anfangs kleinere, weiterhin grössere Lückenräume zwischen ihnen auf. Am frühesten treten solche Lücken in dem neben dem Hinterkopf des Embryo liegenden Mesenchymstreifen auf. Auf Durchschnitten zeigt dieser

zahlreichen Abbildungen belegt. HOFFMANN bezeichnet das Gewebe als Haemenchym und stellt es unmittelbar dem adenoiden Gewebe zur Seite. Unters. über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. Verh. d. Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1893 II Sect. Deel III No. 4.

1) Das Wort „Gefässkeim“ findet vielleicht bei denen, die an dem Wort „Gefässblatt“ Anstoss genommen haben, eher Gnade. Wendet man gegen das Wort „Gefässblatt“ ein, dass es sich nicht um ein Keimblatt im Sinn des Ectoderms oder Endoderms handle, so ist dies richtig, aber die Einwendung gilt für das gesammte Randmesoderm und sogar für den embryonalen Mesoblast.

Streifen eine Zeit lang ein leiterähnliches Aussehen (Fig. 72). Weiterhin fließen die benachbarten Lücken mit einander und mit den Lücken des anstossenden embryonalen Mesoblast zusammen

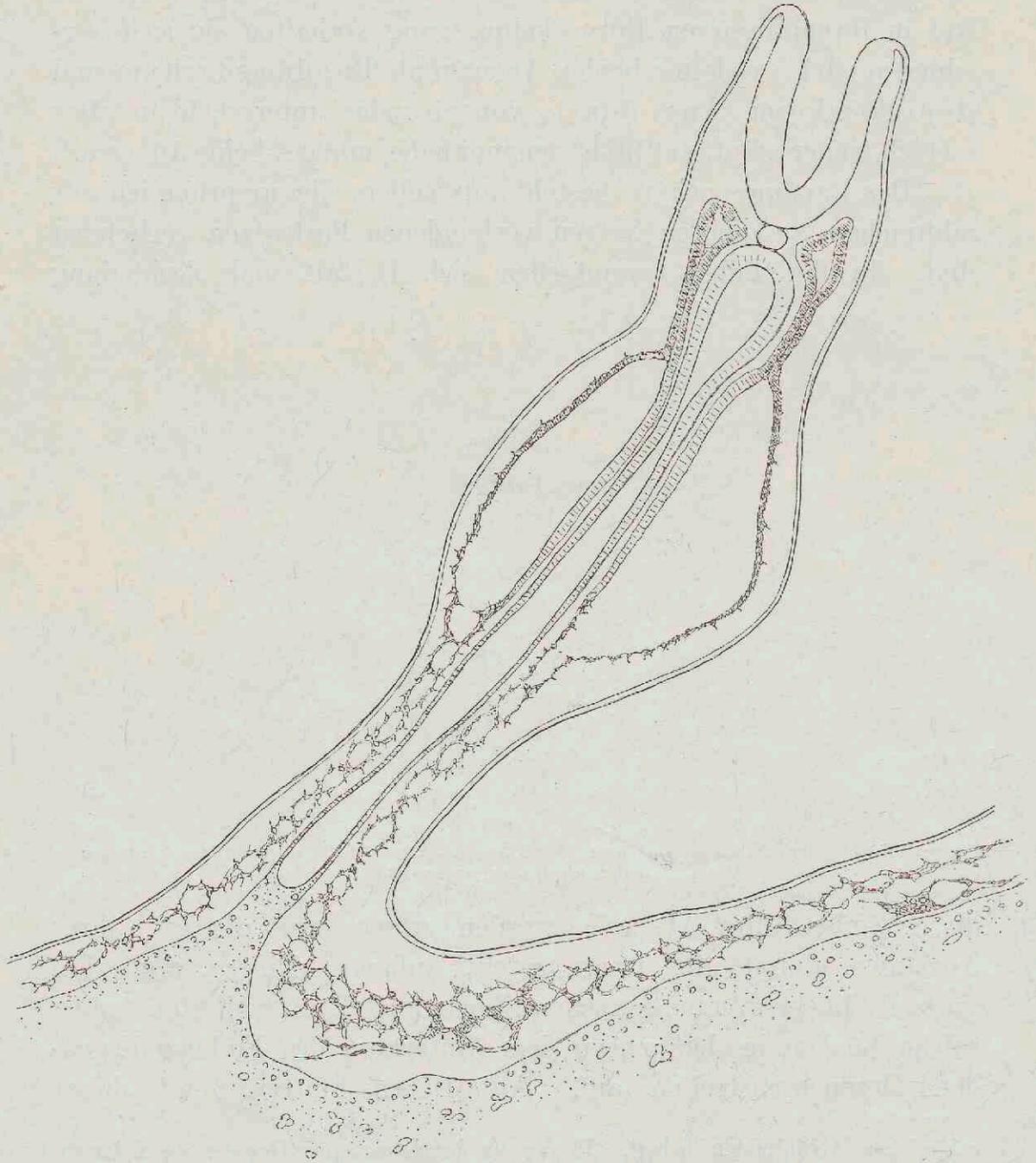


Fig. 73. Torpedo Stufe E. Flach- bez. Schrägschnitt. Vergr. 110fach. Das hintere Kopfcoelom stellt schon eine weit klaffende Höhle dar, daran reihen sich die Ketten von Mesoderm-lücken an, durch deren Zusammenfließen der allgemeine Hohlraum allmählich erweitert wird. An zwei Stellen sieht man unter dem Mesenchymgerüst auf der rechten Seite Gefässanlagen.

und leiten so die Bildung der Coelomspalten ein (Fig. 73). Die Durchschnitte solcher Mesenchym-lücken haben eine gewisse Aehnlichkeit mit Gefässdurchschnitten, und ich selber habe mich

in der Hinsicht früher irre führen lassen. Die Anfangsstufen von Gefässanlagen und von Blutinseln haben indessen, wie gleich gezeigt werden soll, ein ganz anderes Gepräge, und die Durchschnitte der etwas grösseren Gefässe characterisiren sich gegenüber runden Mesenchymrücken durch ihren Gehalt an Blutkörperchen.

Der Gefässkeim liegt unter der Mesenchymplatte, seine Sonderung beginnt damit, dass die oberflächlich gelegenen Zellen der Blutinseln nach beiden Seiten hin glatt werden und zu einer Endothelhaut verschmelzen, die einen inneren Zellencomplex umschliesst. Die umschlossenen Zellen hängen Anfangs noch durch kurze Zellenbrücken zusammen, dann aber runden sie sich ab und werden zu Blutkörpern.¹⁾ Dazwischen treten freie von klarer

1) Eine sehr sorgfältige und ins Einzelne gehende Schilderung vom Auftreten der Blutinseln im Torpedokeim findet sich bei SWAEN (Étude sur le développement des feuillettes et des premiers îlots sanguins dans le blastoderme de la torpille 1885 Bruxelles, Extraits des Bulletins de l'Académie de Belgique (3 Série t. IX. No. 5). SWAEN unterscheidet scharf zwischen dem ausserembryonalen Mesoblast und dem Gefässkeim, ersteren leitet er von ursprünglich vorhandenen, intermediär gelegenen Zellen des Keimrandes, den letzteren vom Hypoblast ab.

In den Hauptpunkten stimmen meine Beobachtungen auch mit denen von RÜCKERT überein. Die Abweichungen in der Form der Darstellung hängen damit zusammen, dass RÜCKERT den Schwerpunkt auf die morphologische, bez. auf die phylogenetische Seite der Frage verlegt, während mir die histologisch-physiologische näher liegt. RÜCKERT hat gleich SWAEN festgestellt, dass eine Mesodermanlage rings um den Keim herum bis zu dessen vorderem Rand reicht. Diese Anlage zerfällt in einen embryonalen und einen ausserembryonalen Abschnitt. Die Entstehung des ersteren glaubt R. aus einem Coelomdivertikel ableiten zu können, für den ausserembryonalen ist dies nicht möglich, und so fasste er diesen als „cenogenetischen“ Mesodermantheil, den davon eingenommenen Keimrand als cenogenetisch zurückgebildeten „Urmund“ auf. Weniger scharf als SWAEN scheidet RÜCKERT den extraembryonalen Mesoblast vom Gefässkeim. Im Innern des ausserembryonalen Mesoderms entsteht nach ihm (l. c. S. 21) die erste Anlage des Blutes unter dem Bild der äusserlich wahrnehmbaren Blutinseln. Sie treten in geringer Entfernung vom Rand, zuerst am vorderen Umfang der Keimscheibe auf, um von da auf den seitlichen und zuletzt den hinteren überzugreifen. In ihrer Ausdehnung dem peripheren Mesoblast entsprechend, bleibt sie vorn Anfangs auf dessen Rand beschränkt, während sie hinten die ganze Breite des Blastoderms bis zu den Seitenplatten durchsetzt. Im Innern der Keimscheibe bleibt sonach eine etwas excentrisch liegende, im durchfallenden Licht helle, gefässfreie Zone (Zona pellucida). Ihre hintere Gränze wird durch einen Streifen von Blutinseln gebildet, welche vom Seitenrand des Blastoderms in einer nach vorn concaven Linie zum Embryo vordringt, um hier in der Gegend des späteren Nabels zu endigen. Die zuerst vorhandenen Blutanlagen bekommen Verstärkungen von Seiten der Merocyten, oder wie sich RÜCKERT auch ausdrückt, durch frisch abgefurchte Zellen vom Dotter aus.

Flüssigkeit eingenommene Hohlräume auf. Im Innern der Blutinseln begegnet man reichlichen Mitosen. Auch da, wo die Blut-

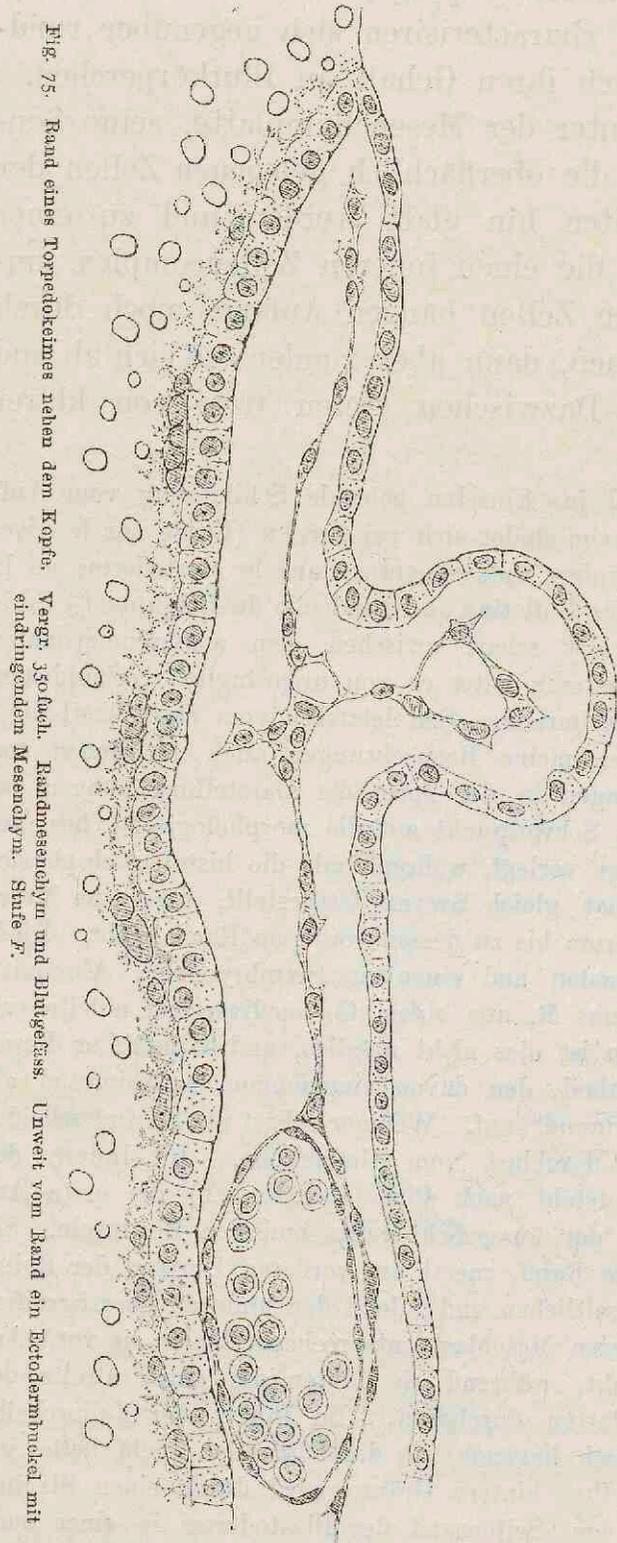


Fig. 75. Rand eines Torpedokiemers neben dem Kopfe. Vergr. 350fach. Randmesenchym und Blutgefäß. Unweit vom Rand ein Ectodermknäuel mit eindringendem Mesenchym. Stufe F.

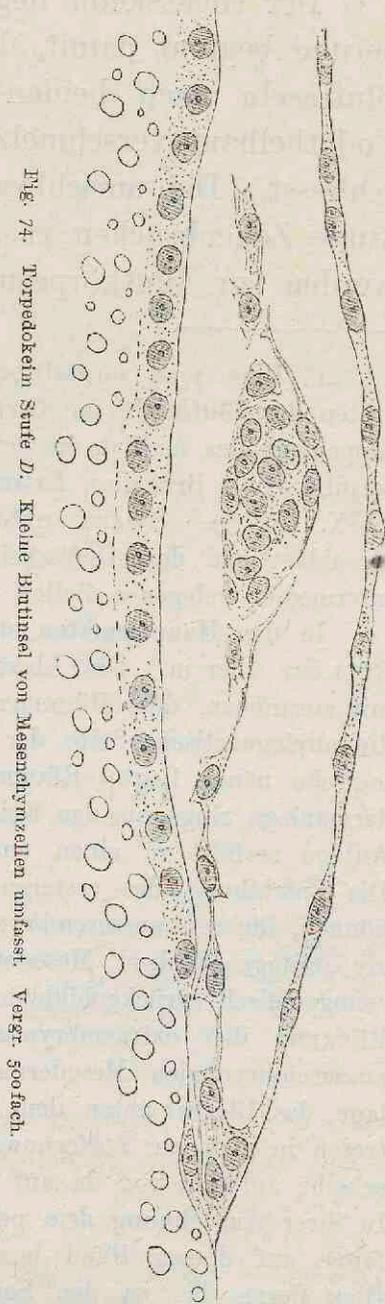


Fig. 74. Torpedokiemer Stufe D. Kleine Blutinsel von Mesenchymzellen umfaßt. Vergr. 300fach.

inseln der Mesenchymplatte unmittelbar anzugehören scheinen, erweisen sie sich bei genauerer Betrachtung doch davon getrennt.

Die Mesenchymzellen fassen sie vom Rand und von oben her ein (Fig. 74 u. 75), ohne jedoch mit der Endothelwand Verbindungen einzugehen.

Ein übersichtliches Bild des Gefässkeimes gewähren Flächenbilder unzerschnittener Keimscheiben, von deren Unterfläche der Dotter möglichst beseitigt worden ist. Fig. 76 zeigt einen Torpedokeim aus der Uebergangsstufe *D—E*. Der Gefässkeim erscheint hier als ein den Aussenhof rings umfassender Kranz von netzförmig verbundenen zackigen Flecken, den im Flächenbild gesehenen Blutinseln. Am kräftigsten sind diese im vorderen Umfang

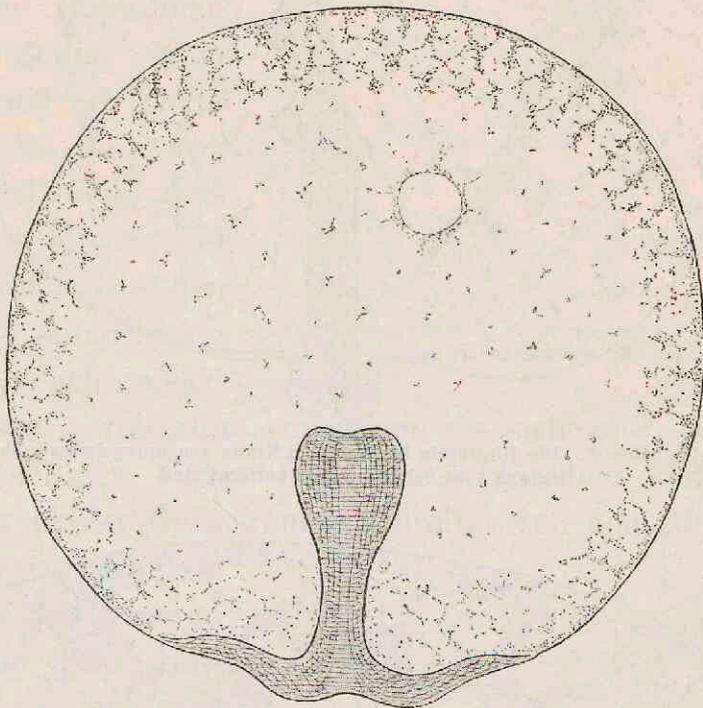


Fig. 76. Torpedokeim Stufe *D* bis *E*. Vergr. 20fach. Die Figur zeigt den Gefässkeim im Flächenbild.

des Keimes entwickelt; im hinteren an den Embryo herantretenden Querstreifen des Randmesoderms treten sie mehr und mehr zurück. Später sondert sich der Kranz der Blutinseln noch schärfer ab (Fig. 77 Stufe *F*), sie sind nunmehr vom Rand entfernt, dabei massiger geworden, haben aber noch immer ihre zackige Form bewahrt. In der Zeit der ersten Kiemenspaltenbildung schwinden die Blutinseln. Mit der mittlerweile eingetretenen Bildung des Herzens und dem Beginn einer Circulation sind die Blutkörperchen aus ihren Bildungsstätten weggeschwemmt und diese zu Bestandtheilen des allgemeinen Gefässsystemes geworden.

Von dem Fig. 76 abgebildeten Gefässkeim giebt Fig. 78 eine mässig vergrösserte Darstellung. Die von den Blutinseln aus-

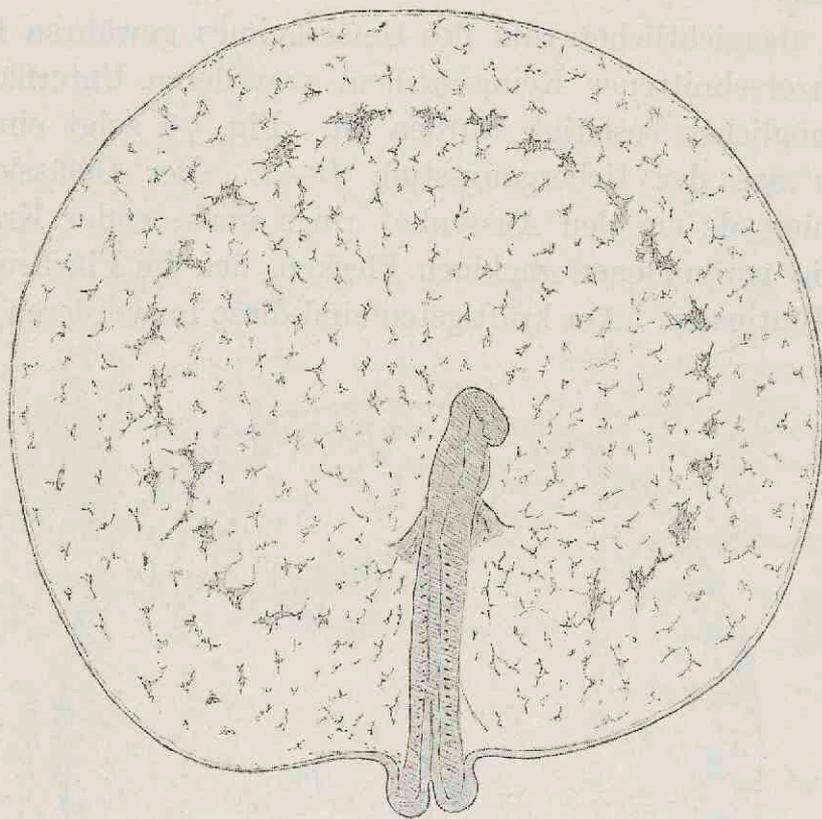


Fig. 77. Torpedokeim Stufe F. Die Blutinseln bilden einen Kranz von unregelmässig zackigen Flecken, die etwas vom Scheibenrande entfernt sind.

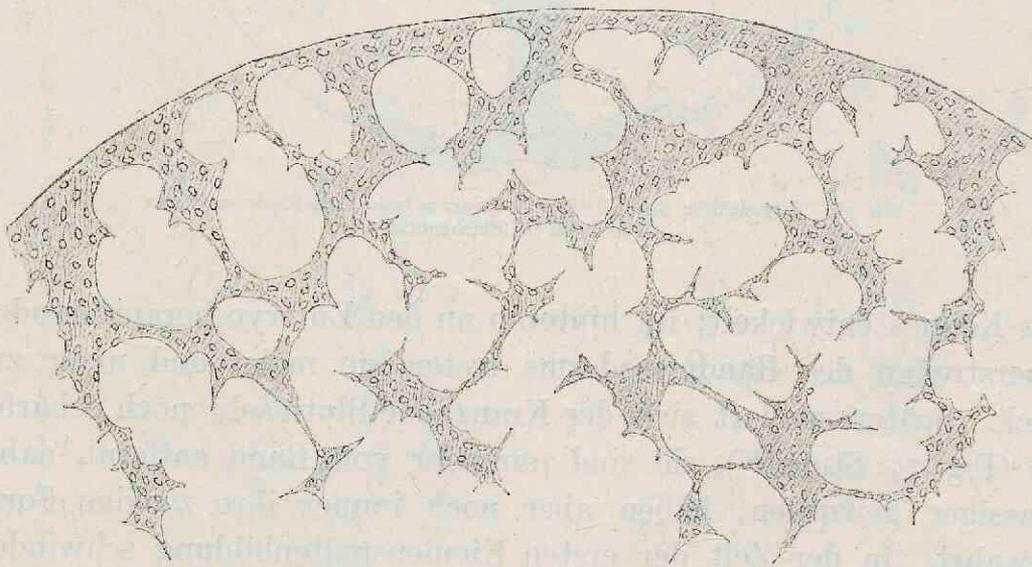


Fig. 78. Torpedo Stufe E. Flächenbild von einem Stück des Gefässkeimes nahe am vorderen Ende der Keimscheibe.

gehenden Zacken dienen theilweise zur Verbindung benachbarter Felder, theils aber laufen sie frei aus. Sie sind die ersten Ge-

fässsprossen und stellen sich in jenen wohlbekanntenen Formen dar, die überall wiederkehren, wo in normalen und pathologischen Bildungen capillare Blutgefäße entstehen sollen (Fig. 79).

Der histologische Character der von den Gefässinseln ausgehenden Sprossen ist sehr ausgeprägt. Solange sie noch einer Höhlung entbehren, sind die sie zusammensetzenden Zellen langgestreckt, mit nur wenigen, meistens mit drei spitzen Ausläufern versehen. Ihre Kerne sind länglich oval. Die den Blutinseln anhaftenden Sprossen pflegen mehrzellig zu sein, weiterhin verjüngen sie sich und setzen sich in dünnen einzelligen Fäden fort, die schliesslich spitz auslaufen. Die Bildung hohler Gefässräume schreitet von den Blutinseln nach den gröbereren und von diesen nach den feineren Sprossen hin fort. Einzellige solide Sprossen, aus aneinandergereihten Zellen bestehend, können die Verbindung benachbarter Gefässwandungen herstellen. Durchweg findet man aber die freien Enden der Gefässsprossen von spitz auslaufenden Zellen gebildet. Auch Gabelungen von soliden Zellensprossen begegnet man vielfach.

Die oben geschilderten Eigenthümlichkeiten der Bestandtheile des Gefässkeimes sind derart, dass wenigstens an Flächenschnitten

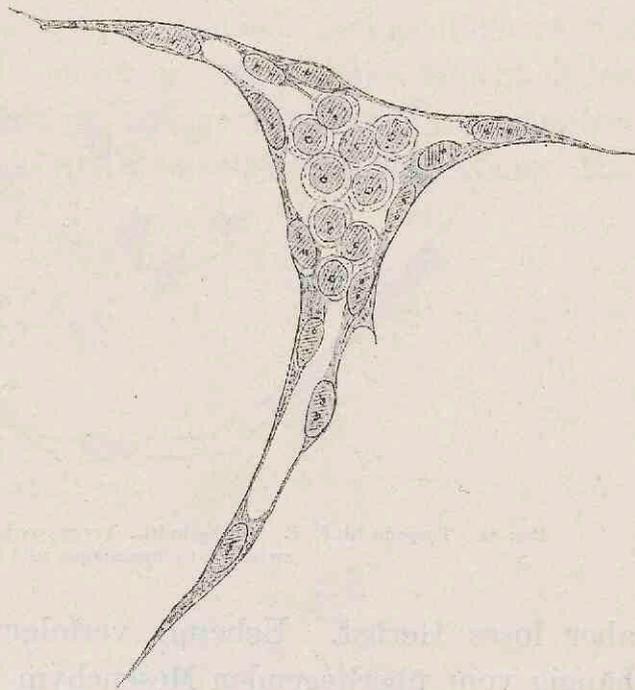


Fig. 79. Torpedo Stufe F. Kleine Blutinsel mit davon abgehenden Gefässsprossen. Vergr. 450fach.

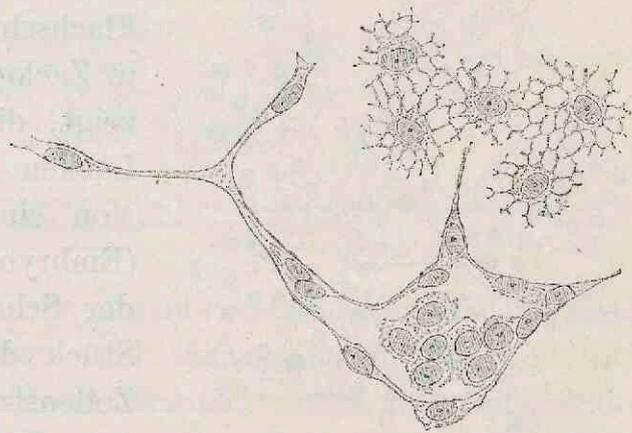


Fig. 80. Aus einem Flächenschnitt von Torpedo Stufe B. Vergr. 500fach. Man sieht eine kleine Blutinsel mit abgehenden Gefässsprossen und darüber Mesenchymzellen.

eine Verwechslung mit den benachbarten Mesenchymzellen kaum mehr möglich ist (Fig. 80 u. 81). Diese haben minder gestreckte Kerne, zahlreichere Ausläufer, und sie bilden ein zwar engmaschiges

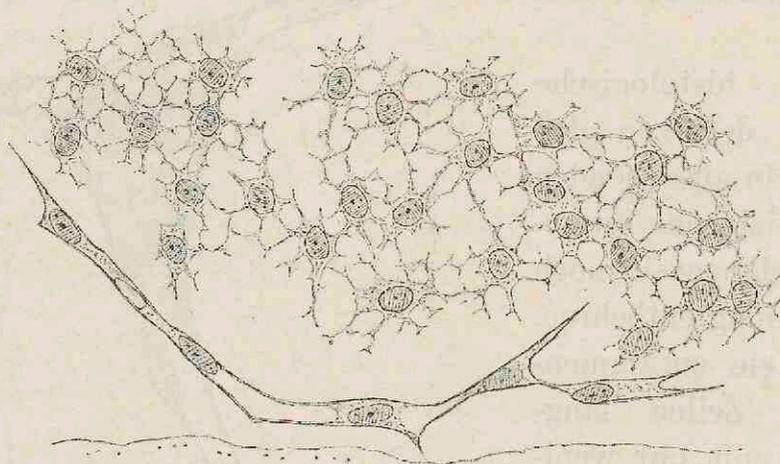


Fig. 81. Torpedo Stufe E. Flachschnitt. Vergr. 500fach. Zeigt gleichfalls den Gegensatz zwischen Gefässanlagen und Mesenchym.

aber loses Gerüst. Ueberall verfolgen die Gefässsprossen unabhängig vom überliegenden Mesenchym ihren Weg und die beiderlei Zellen treten unter einander nirgends in Verbindung.

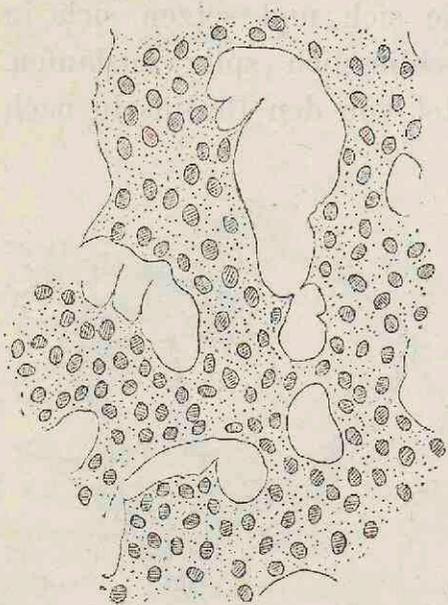


Fig. 82. Zellenstränge aus einem Flachschnitt vom Torpedokeim Stufe C. Vergr. 220fach. Vorläufer von Blutinseln.

noch zahlreiche, unter einander verbundene Fortsätze abgeben. Diese Bildungen scheinen Vorläufer von Blutinseln zu sein.

Noch sind einige Worte über die Beziehungen der Brut-

Die Differenzierung des Gefäßkeimes vom Randmesenchym scheint bis auf Stufe B zurückzureichen. Aus einem Torpedokeim von Stufe C habe ich Fig. 82 ein Stück eines Flachschnitts dargestellt, das breite in Zacken auslaufende Zellenstränge zeigt, die nach den sie trennenden Lücken hin glatt umgränzt sind. Von einer noch früheren Stufe B (Embryo 0,6 mm Länge) stammt der Schnitt, von dem Fig. 83 ein Stück darstellt. Auch hier liegen Zellenstränge vor, die sich nach auswärts durch eine glatte gemeinsame Gränzschicht umsäumen, während die Elemente nach einwärts

nester des Periblast zu den Blutinseln zu sagen. Das Aussehen der Brutnester im Flächenbild und bei mässigen Vergrösserungen erinnert sehr lebhaft an dasjenige von Gefässanlagen. Auch sie bilden von den Stufen *D* und *E* ab vielfach zackige Figuren und zum Theil sogar geschlossene Maschen. Die Formenähnlichkeit legt den Gedanken sehr nahe, solche zackige Brutnester als unmittelbare Vorläufer von Blutinseln und Gefässsprossen anzusehen. Man



Fig. 83. Aus einem Flachschnitt eines Torpedokeimes von Stufe *B*. Der gezeichnete Zellenstrang scheint Vorläufer einer Blutinsel zu sein. Vergr. 1000fach.

kommt indessen nicht über die äussere Aehnlichkeit der beiderlei Bildungen hinaus. Brutnester und Gefässanlagen liegen in verschiedenen Ebenen und sind von einander durch das Dotterendothelium geschieden. Der histologische Character ist bei beiden ein völlig verschiedener und dazu vertheilen sich die Brutnester durch den gesammten Periblast und sind auch in jenem mesodermfreien Gebiet reichlich vorhanden, das ich oben mit dem Proamnion höherer Wirbelthiere verglichen habe.

Der embryonale Mesoblast.

Meine Beobachtungen über die Bildung des embryonalen Mesoblast habe ich bei früherer Gelegenheit mitgetheilt.¹⁾ Im Thatsächlichen stimmen sie ja mit denen der übrigen Beobachter seit BALFOUR überein. In der Darstellungsform finden sich Abweichungen.

Während der Stufe *B* besteht der Darmendoblast, den dorsalwärts convexen Ausbiegungen der primitiven Darmrinne entlang aus zwei Schichten von theilweise lose gefügten Zellen. Zwei fortlaufende Gränzsäume fassen Anfangs die beiden Zellschichten zu einem Ganzen zusammen. Weiterhin löst sich die obere Schicht als Mesoblastanlage von der unteren, wobei die Spaltungslinie zunächst unregelmässig zwischen den Zellen durchgeht.²⁾ Von den ursprünglichen zwei Gränzsäumen ist der dorsale beim Mesoblast verblieben, der ventrale beim Endoderm.

Die klarsten Anschauungen über das Verhalten der Gränzsäume bei der Mesoblastbildung habe ich bei Haien (*Scyllium* und *Pristiurus*) bekommen. Bei *Torpedo* ist das Zellengefüge minder compact und dieser Unterschied macht sich auch während der nachfolgenden Stufen *C* und *D* geltend. Allein auch da, wo die

1) Im Aufsatz „Ueber mechan. Grundvorgänge“ 1894 S. 64 ff.

2) Morphologisch ist vielleicht der Gegensatz von Divertikelbildung und Abspaltung nicht allzu hoch zu bewerthen. Ein Durchbruch der unteren Zellschicht würde die eine Form in die andere überführen. Für die Abspaltung des Mesoblast ist als mechanische Bedingung die Bildung der dorsalwärts convexen Darmfalte das Wesentliche. Dieselbe Bedingung würde auch die Bildung von Darmdivertikeln einzuleiten haben. RABL'S Abbildungen sind so gewählt, dass sie im Sinn der letzteren Annahme sprechen. RÜCKERT deutet in demselben Sinn die an Sagittalschnitten gewonnenen Anschauungen (*Anatom. Anzeiger* II 1887 S. 100 ff.). Daneben hebt er aber ausdrücklich hervor, dass die Verhältnisse axialer Mesoblastbildung sich mehr den Angaben BALFOUR'S gemäss vollziehen, der den Mesoblast durch eine solide Zellenwucherung des Hypoblast lateralwärts vom Chordaendoblast entstehen lässt. RÜCKERT'S Beschreibung der Querschnitte weicht, wie mir scheint, von meiner eigenen nur unwesentlich ab, auch den Anschluss des medialen Mesoblastabschnittes an den Chordamesoblast hebt er besonders hervor. Beide haben nach meiner Darstellung einen gemeinsamen Gränzsaum. Auf das Vorhandensein von Gränzsäumen hat keiner der früheren Forscher Gewicht gelegt. — H. E. ZIEGLER zeichnet in seinem Aufsätze „Ueber den derzeitigen Stand der Coelomfrage“ (*Verh. der zool. Ges.* 1898 S. 67) die einander zugekehrten Flächen des axialen Mesoblastes und des Darmendoderms beide glatt. Sein Bild differirt wesentlich von dem, was ich zur Zeit der Mesoblastablösung gesehen habe.

Zellen loser vertheilt sind, entspricht deren Form und Lagerung dem Vorhandensein einer gemeinsamen glatten Gränzfläche. Eine solche ist auch an der peristomalen Mesoblastanlage zu erkennen. Sehr dünne Schnitte von 3 oder 5 μ sind hierfür weniger günstig, als die etwas dickeren von 10 μ .

Der Mesoblast wächst durch Vermehrung seiner Zellen. Die Grundform seiner Zellen bleibt zunächst eine vorwiegend gedrungene, selbst dann, wenn, wie dies in den Kopfplatten von *Torpedo* der

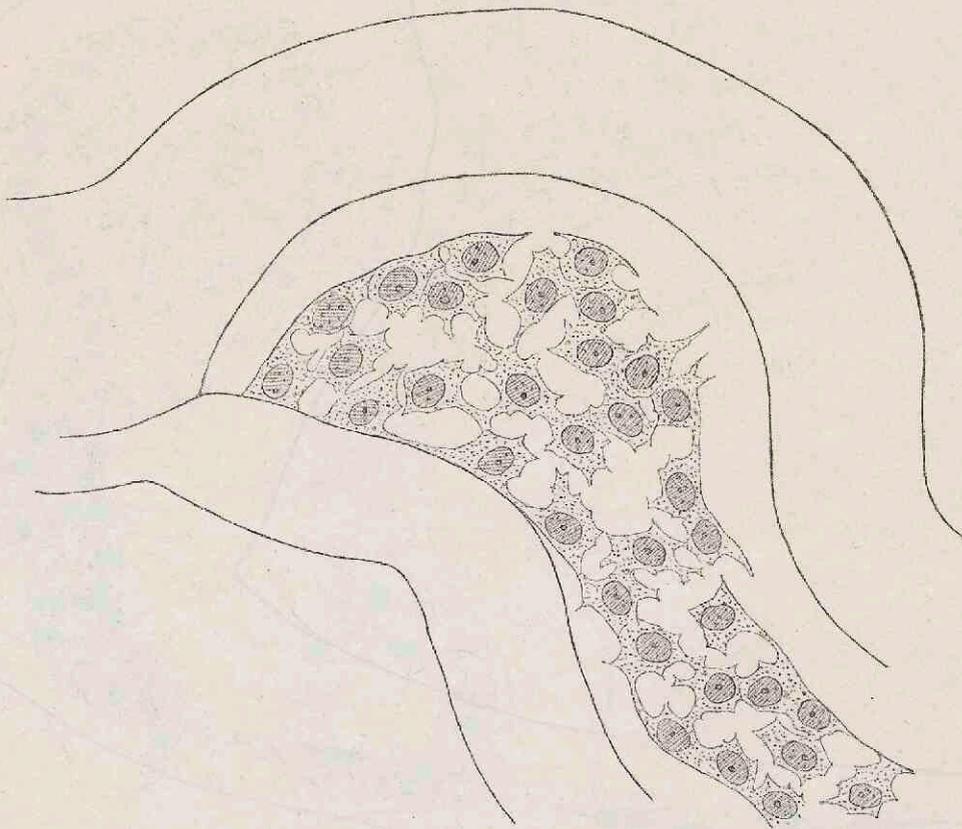


Fig. 84. Mesoblast des Hinterkopfes von *Torpedo* Stufe C. Vergr. 500fach.

Fall ist, der Aufbau des Mesoblast noch sehr lose ist. Ich verweise auf Figur 84, die einen Schnitt durch den Hinterkopf eines *Torpedo*embryo von Stufe C darstellt. Hier klaffen im Inneren der Urwirbelplatte unregelmässige, von einzelnen Zellen durchsetzte Räume. Die Aussenfläche der Platte ist ziemlich glatt, der Gränzsaum stellenweise unterbrochen. Ein Theil der peripherisch liegenden Zellen geht in spitze Fortsätze aus, die sich der Oberfläche der Platte glatt anlegen, andere Fortsätze überragen diese Fläche. Dies Verhalten weist darauf hin, dass den Zellen zwar ihre örtliche Stellung angewiesen ist, aus der sie nicht mehr aus-

wandern, dass sie aber hinsichtlich ihrer Form noch nicht zur Ruhe gelangt sind. Stellenweise können auch Ectodermzellen spitze Verlängerungen in den unterliegenden Raum vorschieben.

Bei fortschreitender Entwicklung verdichtet sich der Mesoblast mehr und mehr. In den Urwirbeln schwindet das innere Lückensystem, die Zellen ordnen sich strahlig, indem ihre Kerne einen Kranz bilden, der nach einwärts von den dicht zusammen-



Fig. 85. Aus dem Hinterkopf von *Torpedo*, Stufe *D*. Die Zellen der Urwirbelplatte sind strahlig angeordnet, zwischen ihren inneren Enden liegen helle Keimzellen in Mitose. Die Seitenplatten enthalten im Allgemeinen zwei Zellenreihen, auch hier treten nach einwärts Keimzellen mit Mitosen auf. Die Oberfläche der Seitenplatten ist mit einzelnen spitzen Zellfortsätzen besetzt.

schliessenden Plasmakörpern überragt wird. Zwischen den inneren Zellenabschnitten liegen einzelne Keimzellen mit Mitosen (Fig. 85). Letztere Thatsache kann als Argument für die Deutung von RABL dienen, der das innere Ende der Urwirbelzellen für das freie, das äussere für das basale erklärt. RABL's Begründung geht von der Annahme aus, dass die Urwirbel ausgestülpte Darmdivertikel sind, eine Annahme, die in dieser Form für Selachier nicht zutrifft, da

der Darmendoblast nicht in seiner ganzen Dicke an der Mesoblastbildung Theil nimmt.

Von den Höhlungen des Mesoblast tritt das Coelom des Hinterkopfes (die Pericardialhöhle) zuerst auf (Fig. 86). Am ventralen Ende der Kopfplatten erscheinen einige Anfangs enge Lücken, die weiterhin zusammenfließen und sich glatt umgränzen. Dabei bleibt die dorsale Hälfte der Kopfplatten noch ungespalten.

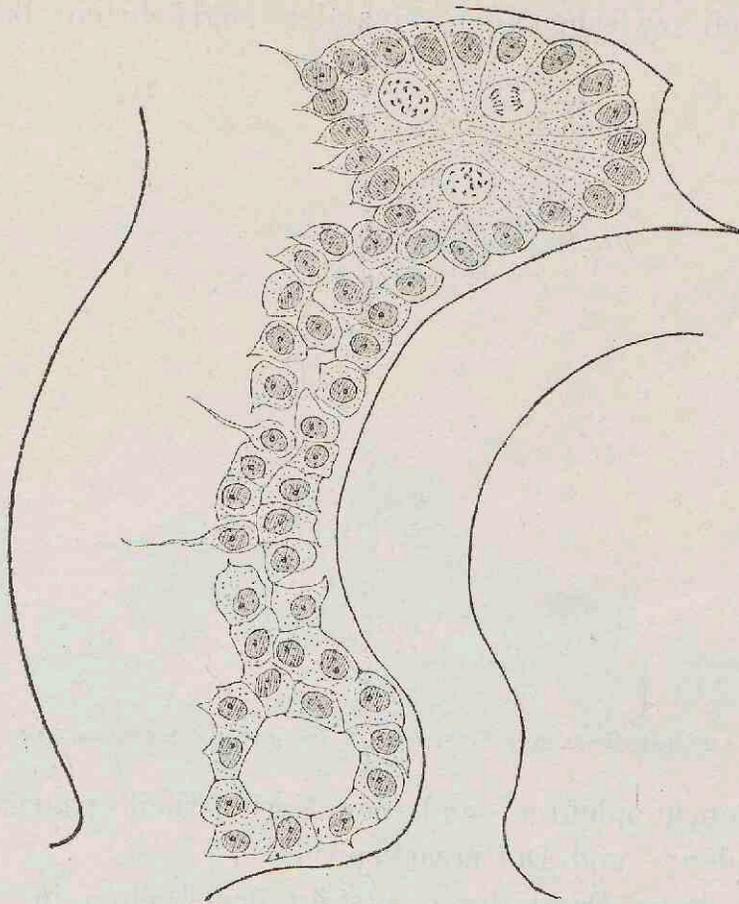


Fig. 86. Aus einem Hinterkopfschnitt von *Torpedo* von Stufe *D*. Der Schnitt zeigt den Beginn der Coelombildung. Vergr. 500fach.

Später, wenn die Urwirbelhöhlen auftreten, werden auch sie glatt eingesäumt. Von Stufe *E* ab überschreitet das Hinterkopfcoelom den Nabelrand und greift in den Aussenhof über (Fig. 87). Hier trifft es auf jene oben erwähnte Kette von Lückenräumen, die im anstossenden Randmesoderm entstanden sind. Indem diese Räume der Reihe nach in einander aufbrechen, entsteht die weite Pericardialhöhle.

Die Lücken in den Hinterkopfplatten, die auf dem Durchschnitt wie Gefässdurchschnitte aussehen, habe ich bei einer

früheren Gelegenheit nach ihrer durch Construction festgestellten Anordnung als Herzanlagen gedeutet.¹⁾ Es war dies ein Missverständniss, sie werden bloß zur Pericardialhöhle. Das Herz bildet sich erst während der Stufen *F—G* aus der Splanchnopleura des Mesoblast. Seine Bildung erfolgt in eben der Weise, wie ich es vor Jahren beim Hühnchen beschrieben habe, derart dass der Bulbustheil als eine bilaterale Spalte zwischen der Splanchnopleura und dem Endoderm des Vorderdarms entsteht, der unpaarige Ventrikeltheil zwischen den einander zugekehrten Basalflächen



Fig. 87. Aus dem Hinterkopf von *Torpedo*, Stufe *E*. Vergr. 160fach. Das Coelom ist erheblich erweitert.

beider Splanchnopleuren und der Vorhofstheil paarig zwischen Splanchnopleura und Dottersackepithel.

Nach obiger Darstellung entsteht das Coelom in seinem embryonalen Theil zwischen den Seitenplatten des Mesoblast, im ausserembryonalen zwischen auseinanderweichenden Lamellen des ursprünglich einschichtigen Randmesoderms. Die Zellen der Seitenplatten sind im Allgemeinen radiär geschichtet, mit ihren längsten Durchmessern senkrecht zur Wandfläche, die Zellen des Randmesoderms liegen flach. Im Uebergangsbereich schliessen sich die einen Formen an die anderen an.

Die Umgestaltung der Zellenformen im Mesoblast erfolgt allmählich, von den Urwirbeln aus nach den Seitenplatten hin fort-

¹⁾ Entwicklungsstufen junger Selachierembryonen 1894. S. 349 und Constructionsbilder Fig. 13—15.

schreitend. Zuerst verdichtet sich die medial gelegene Seite der Urwirbel, etwas später die an die Seitenplatten anstossende, und von den Seitenplatten sind es wiederum die medialwärts gelegenen Abschnitte, in denen sich die Zellen zuerst radiär stellen und dichter an einander anlegen. Hier sind die Zellen am höchsten, distalwärts nimmt deren Höhe ab, und nach der Richtung hin erscheinen demnach die Seitenplatten zugeschärft.

Zwischen dem der Höhlung zugekehrten freien und dem basalen Ende der embryonalen Mesoblastzellen besteht ein ausgesprochener Formunterschied. Schon bei den Urwirbeln gehen während einer gewissen Zeit die basalen Zellenenden in feine Spitzen über, die sich der Aussenfläche der Urwirbel entweder flach anlegen, oder diese frei überragen. Später glättet sich diese Aussenfläche (am ausgeprägtesten im mittleren Rumpftheil des Körpers), allein auch diese Glättung scheint mehr durch Umlegung der basalen Zellenenden als durch deren Abstumpfung bedingt. Bei den Seitenplatten legen sich die dem Coelom zugekehrten freien Zellenenden mit zunehmender Entwicklung glatt und unter Entwicklung einer gemeinsamen Gränzschicht an einander an. Die basalen Enden laufen dagegen in feine Spitzen aus, die Anfangs frei in den umgebenden Raum hervortreten, späterhin an der Bildung eines ausgedehnten Mesenchymgerüsts Theil nehmen. Beide Seitenplatten haben somit eine geschlossene freie und eine aufglockerte basale Fläche, erstere ist dem Coelom zugekehrt, letztere bei der Somatopleura dem Hornblatt, bei der Splanchnopleura dem Darmepithel.

Die Bildung von Mesenchymgewebe aus dem Mesoblast.

In seiner grossen Arbeit über die Theorie des Mesoderms trennt RABL bekanntlich die Bindesubstanz- und die Gefässanlagen sehr scharf von einander.¹⁾ Auch er lässt die letzteren ihren

1) RABL, Theorie des Mesoderms in d. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII, S. 113 ff. „ich halte, so lange . . . an dem Satz fest, dass Endothel stets aus Endothel hervorgeht.“ In der ersten Abhandlung sind nachzusehen: SS. 16, 123, 132 und in der zweiten: S. 68 ff. Von sonstigen Arbeiten über die Mesenchymentwicklung bei Selachiern sind zu vergleichen: RÜCKERT die Entstehung der Excretionsorgane in His u. Braune's Archiv 1888 S. 251 und H. E. ZIEGLER der Ursprung der mesenchym. Gewebe bei Selachiern. Arch. für mikr. An. B. 32, S. 378. — Völlig abweichend von allen anderen Darstellungen der Herz- und Gefässbildung lautet

eigenen Weg verfolgen; wie er sich ausdrückt, so entsteht Endothel nur aus Endothel. Die Herkunft der Gefässanlagen lässt er aber im Dunkeln, und RÜCKERT's Angabe über ein peripheres (blutbildendes) Mesóderm am Vorderrand des Keimes stellt er in Abrede und erklärt sie, ohne jegliche Begründung, für das Ergebniss einer Verwechslung.

RABL zählt folgende Quellen der Binde substanzbildung auf: für das axiale Bindegewebe die von der medialen Urwirbelwand ausgehenden Sklerotome, für das viscerele die Splanchnopleura, für das dermale die Somatopleura mit Einschluss der (als Hautfaserblatt bezeichneten) Aussenplatte der Urwirbel. Nirgend ist nach RABL von einer Betheiligung der Gefässwände an der Bildung von Bindegewebe die Rede. An allen den genannten Stellen geht die Binde substanz aus Epithelien hervor, entweder durch Theilung der Zellen senkrecht zur Oberfläche oder durch Faltenbildung oder, wie bei den Urwirbeln, durch Auflösung der Schichten.

Das Ergebniss eingehender Arbeit und, wie ich nicht leugnen kann, schwerer innerer Kämpfe ist bei mir das, dass ich RABL hinsichtlich der Trennung der Gefäss- und der Binde substanzanlagen recht geben muss, und dass ich nunmehr dieselben Quellen der Binde substanzbildung anerkenne, wie er. Von

die von C. K. HOFFMANN gegebene. Danach sollen bei *Acanthias* die Endothelröhren des Herzens und der Aorten als unmittelbare Ausbuchtungen des Darmepithels entstehen. (Zur Entwg. d. Herzens und der Blutgef. bei den Selachiern 1893. *Morphol. Jahrb.* XIX. 593). Schon vor C. RABL hat es Forscher gegeben, welche die Gefäss- und die Mesenchymanlagen von einander gesondert haben, in erster Linie ist KÖLLIKER zu nennen, der einerseits für das Hereinwachsen der Blutgefässe in den Embryo, andererseits für die Bildung der Binde substanz aus Urwirbeln und Seitenplatten stets eingetreten ist. So hat er schon in seiner Entwicklungsgeschichte von 1879 (S. 389) in Betreff der Binde substanz die Ansicht vertreten, dass sie in allen Primitivorganen des Mesoblast in loco entstehen, und in seinen Lebenserinnerungen (S. 292) hebt er nochmals ausdrücklich hervor, dass sie „ohne Mitbetheiligung der Blutgefässe oder des Blutes“ entstehen. Immerhin giebt er an, dass ausser der Binde substanz, die aus den embryonalen Primitivorganen hervorgeht, beim Hühnchen auch die Binde substanz der *Area vasculosa* mit den Gefässsprossen in den Embryo hineinzureichen und einen Theil der späteren lockeren interstitiellen Binde substanz zu erzeugen scheint. Auch BONNET sagt an einer Stelle (*His u. Braune's Archiv* 1889 S. 54), dass die Gefässe erst nachträglich in das Mesenchym hineinwachsen. Andererseits lässt er indessen die Gefässe aus Mesenchym entstehen und erklärt auch das Blut als ein Product der embryonalen Binde substanz. Jedenfalls ist kein Forscher mit derselben Schärfe und Consequenz für das Princip von der getrennten Entstehung von Gefäss- und Bindegewebe eingetreten wie C. RABL.

untergeordneten Differenzen der Auffassung kann ich hier absehen, und auch die Frage, ob man die Mesoblastschichten als Epithelien bezeichnen dürfe, verspare ich auf später. Natürlich habe auch ich bei Selachiern und bei anderen Wirbelthieren von früh ab dieselben Bilder gesehen, auf die KÖLLIKER, RABL, RÜCKERT u. A. ihre Ueberzeugung von der Herkunft von Bindegewebe aus dem Mesoblast begründet haben. Ich habe sie aber anders gedeutet, weil ich unter dem Druck der scheinbar so fest stehenden Lehre von der Zusammengehörigkeit von Capillar- und Bindegewebe gestanden habe. Das Hereinwachsen der Blutgefäße in den Embryo war für mich und ist mir noch heute eine feststehende Thatsache. Was von den Blutgefäßen galt, so nahm ich an, musste auch vom Bindegewebe gelten; und so musste ich an mir selber erfahren, dass der Glaube blind macht.

Das Verhalten der Somatopleura hat mir zuerst zu einer klaren Anschauung von der Herkunft von Mesenchymgerüsten aus Mesoblastzellen verholfen. Hier sind, im Gegensatz zum splanchnischen und zum axialen Gebiet, zur Zeit des ersten Auftretens von Zellengerüsten noch keine Gefässanlagen

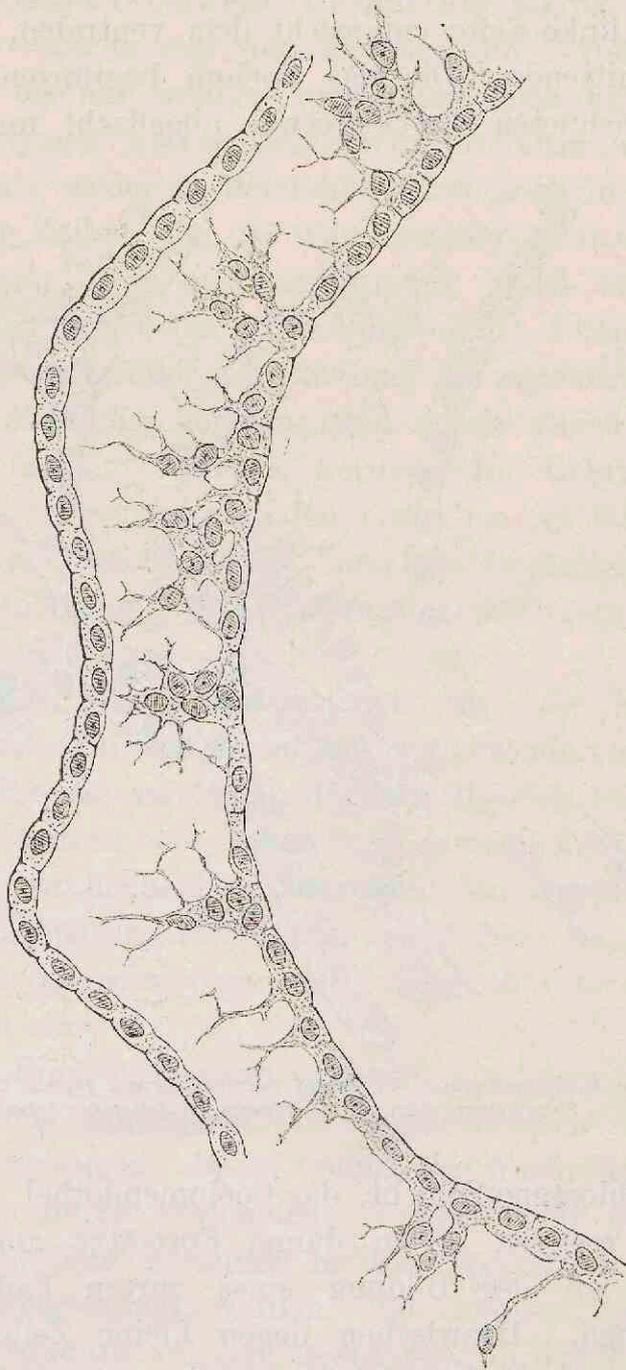


Fig. 88. Somatopleura eines Torpedoembryos von 8 mm Länge. Die Coelomoberfläche ist glatt geschlossen, die Aussenhäute löst sich in ein Mesenchymgerüst auf.

vorhanden. Die Gerüste stammen nachweisbar aus den an das Coelom angränzenden Zellen, und man kann in der Folge schrittweise deren zunehmende Ausbildung von der dorsalen nach der ventralen Seite hin verfolgen. Als Beispiel gebe ich Figur 88 den Durchschnitt durch die Rumpfwand eines Torpedoembryos von 8 mm Länge. Die linke Seite entspricht dem ventralen, die rechte dem dorsalen Schnittende. Die das Coelom begrenzenden Zellen sind an der gezeichneten Strecke etwas abgeflacht und sie bilden eine dicht-

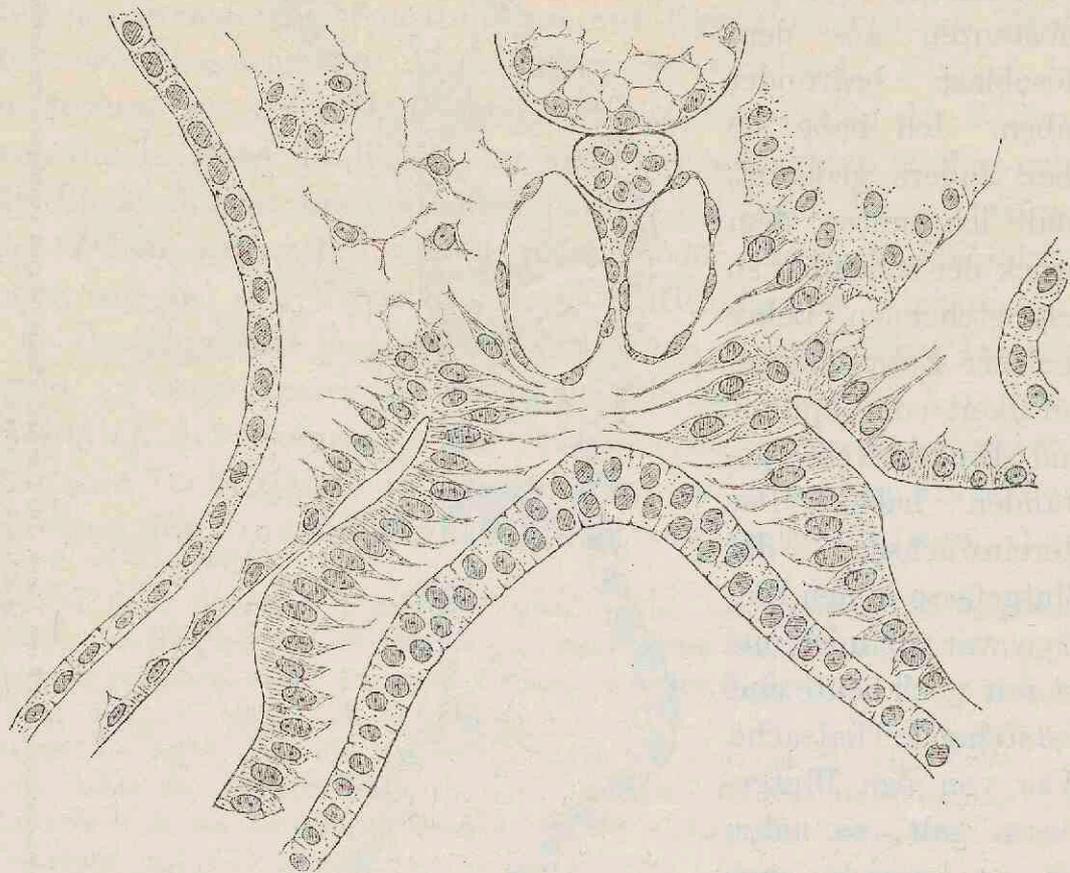


Fig. 89. Querschnitt durch den Rumpf von Torpedo von $3\frac{1}{2}$ mm Länge, zeigt die äusseren Fortsätze der Somatopleurazellen und die inneren der Zellen der Splanchnopleura. Vergr. 500fach.

geschlossene Schicht, das Coelomendothel. Nach auswärts senden die meisten Zellen dünne Fortsätze aus, die sich verzweigen und an der Bildung eines zarten Fadengerüstes theilnehmen können. Dazwischen liegen kleine Zellennester, die mit ihrer Basis der Endothelplatte aufsitzen, im Uebrigen aber in den subepidermoidalen Raum frei und mit verzweigten, theilweise zu Gerüsten verbundenen Ausläufern hineinragen. Im dorsalen Theil des Schnittes werden diese Zellennester grösser, die von ihnen ausgehenden Gerüste reichlicher und dichter, und jenseits von der

in Figur 88 gezeichneten Strecke folgt ein Gebiet, in dem der gesammte zwischen Epidermis und Endothel liegende Spaltraum vom Mesenchymgerüst durchsetzt wird. Auf etwas jüngeren Stufen ist die Anordnung der embryonalen Mesenchymanlage noch erheblich einfacher. Als Beispiel verweise ich auf Fig. 89 bei der sowohl in der Splanchno- als in der Somatopleura die Fortsätze der basalen Zellenfläche bis auf wenige Ausnahmen noch unverzweigt und in den ventralen Abschnitten auch nur kurz sind. Es ist hervorzuheben, dass weder in der Leibeswand noch in der Darmwand frei gelagerte Zellen, die als Wanderzellen zu deuten wären, auftreten. Was von Zellen neu hinzukommt, bildet sofort einen Theil des allgemeinen Gerüsts. Der Vorgang ist demnach so zu verstehen, dass bei erfolglicher Kerntheilung die zugehörigen Plasmagebiete nur unvollständig getrennt und somit gleich zu Bestandtheilen des allgemeinen Gerüsts werden. Im Uebrigen zeigt das Verhalten der zuerst auftretenden einfachen Ausläufer und deren gabelartige Theilung, dass ein Theil der Gerüstfasern durch secundäre Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen zu Stande kommt.

Aehnlich, wie in der Leibeswand vollzieht sich die Entwicklung des Zellengerüsts in der Wand des Eingeweiderohres. Auch hier beginnt der Prozess mit dem Hervortreiben einzelner fadenförmiger Fortsätze seitens der Splanchnopleurazellen. Die Fortsätze verbinden sich zu flächenhaft ausgebreiteten Gerüsten, dann lösen sich zuerst einzelne, weiterhin aber reichlichere Mengen von Zellkörpern von der Splanchnopleura ab und treten in das intermediäre Zellengerüst ein.

Das Verhalten der Eingeweidewand differirt von dem der Leibeswand darin, dass das Eindringen von Gefässsprossen dem des Mesenchymgerüsts vorausgeht. Dabei können die Ausbreitung des Binde substanzgerüsts durch vorhandene Gefässe mehr oder minder eingeengt sein und seine Elemente in den intervasculären Zwischenräumen zusammengedrängt werden. Sie können dabei bis dicht an die Capillarwandung reichen, gehen aber in der That mit der letzteren keine Verbindung ein.

Hinsichtlich der Bildung des axialen Mesenchyms habe ich den Darstellungen von RABL und von RÜCKERT Nichts beizufügen, ich habe die von diesen Forschern geschilderten Verhältnisse, die Bildung der Sklerotomdivertikel an der medialen Urwirbelwand,

deren Auflockerung und Uebergang in Mesenchym, sowie die in ziemlich später Zeit erfolgende Auflösung der äusseren Urwirbelschicht durchweg bestätigen können. Die Verhältnisse im axialen Gebiet sind im Allgemeinen weniger übersichtlich zu verfolgen, als die im dermalen und splanchnischen. Einestheils ist das betreffende Raumgebiet eng und es reicht dicht an die Aorten heran, anderentheils treffen die Querschnitte durch die Urwirbel deren Zellen abwechselnd der Länge nach, oder schräg oder quer, und dazwischen treffen sie intersegmentales Gebiet.

Das Auftreten der ersten Blutgefässe im Embryo.

Die ersten Capillaranlagen erscheinen bei Torpedo von Stufe *F* ab in Form von soliden Sprossen und von sehr engen Röhren, die in der Spalte zwischen Splanchnopleura und Darmendoderm auftreten. Sie gehen von Gefässen des Aussenhofes aus und endigen zunächst ventralwärts von der Chorda in zwei dünnen Längssträngen oder feinen Röhren, den Anlagen der absteigenden Aorten (Fig. 90). Diese Gefässanlagen sind schon von RABL, sowie von RÜCKERT gesehen und abgebildet worden. RABL spricht sich etwas vorsichtig über deren Herkunft aus, ist indessen geneigt, sie auf Auswüchse bereits vorhandener Gefässanlagen zurückzuführen, wogegen sie RÜCKERT theils aus dem Endoblast der Darmwand, theils aus der Splanchnopleura als freie Zellen entstehen lässt. Ich selber stehe auf dem Standpunkt, dass ich die ersten embryonalen Gefässanlagen mit Inbegriff des Herzendothels von Sprossen des Gefässkeimes ableite, gerade so wie ich dies s. Z. für das Hühnchen gethan habe.

RÜCKERT stellt meine Parablastlehre so dar, dass ich das Zellenmaterial für die Gefässanlagen und das Bindegewebe „aus dem Nahrungsdotter“ entstehen und von da in den Embryo „einwandern“ lasse. Diese Angaben sind, selbst bei Zugrundelegung meiner Monographie vom Jahre 1868, beide nicht correct. Ich habe die Parablastzellen nicht aus dem Nahrungsdotter entstehen lassen, sondern aus dem Keimwall, als einem Gewebe organisirter Natur. Die Gefässanlagen habe ich aber nicht in den Embryo „einwandern“, sondern „hereinwachsen“ oder „hereinsprossen“ lassen. (l. c. S. 83, S. 175 u. S. 201). Dieses Hereinwachsen der Gefässanlagen lässt sich, wie ich damals dargethan habe, an flach

ausgebreiteten Hühnchenkeimen schrittweise verfolgen. Wo nur Anlagen auftreten, da erscheinen sie als Anfangs solide, weiterhin hohl werdende spitze Sprossen, die von der Wand von bereits vorhandenen Gefässen centralwärts vordringen. Das Hereinwachsen der Blutgefässe von der Peripherie her ist schon vom Jahr 1879 ab vom mächtigsten Gegner der Parablastlehre, von KÖLLIKER bestätigt¹⁾ und neuerdings noch in seinen Lebenserinnerungen genau in der

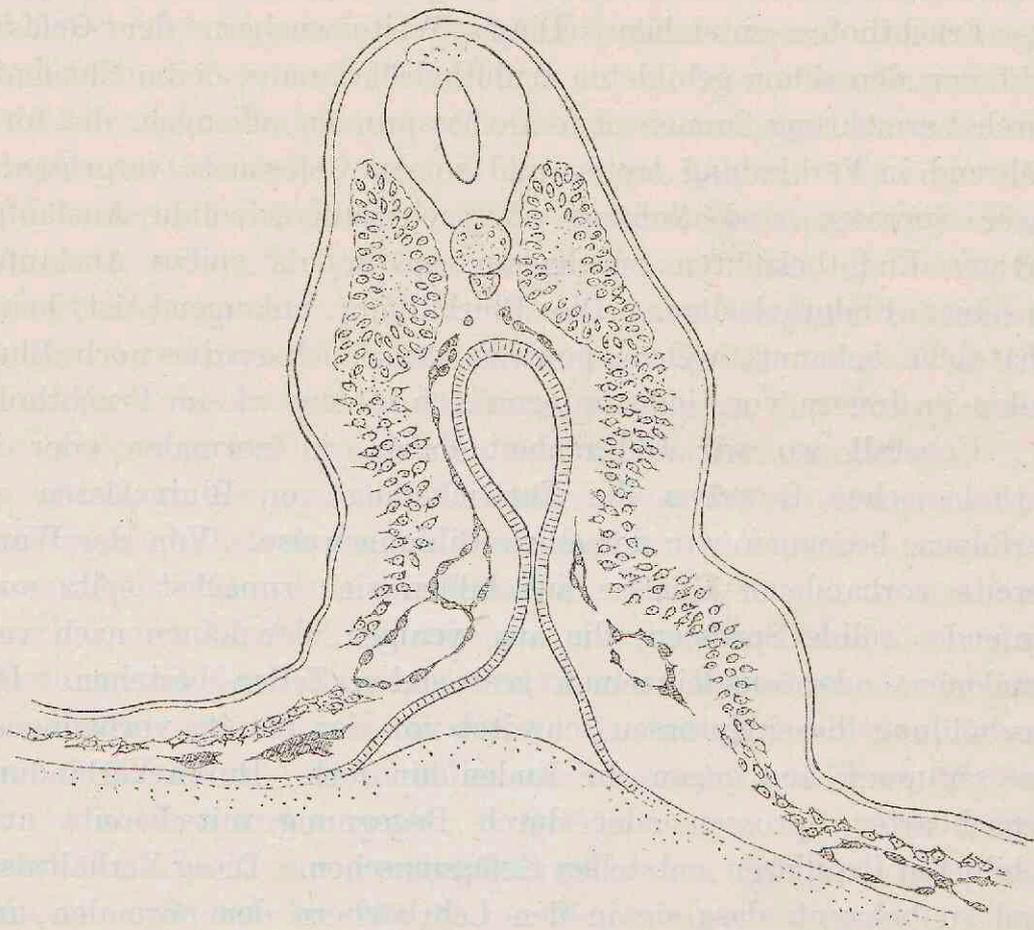


Fig. 90. Querschnitt durch einen Torpedoembryo von Stufe F, am Eingang in den Vorderdarm. Vergr. 160fach. Man sieht jederseits Gefässanlagen, die zwischen Splanchnopleura und Darmendoderm völlig isolirt dorsalwärts laufen. Von den Aortenanlagen zeigt die eine eine kleine Lichtung, die andere ist noch solid.

von mir vertretenen Weise beschrieben worden. Zwar beanstandet KÖLLIKER, gleich RÜCKERT, das Wort „Gefässblatt“, dies ist indessen eine rein sprachliche Differenz. Im Uebrigen drückt er sich so aus: „Die ersten Blutgefässe und die ersten Blutzellen entstehen nicht in einem besonderen primitiven Blatt, das in altem Sinn etwa Gefässblatt genannt werden könnte, sondern im peripherischen

1) KÖLLIKER, Entwgsch. d. Menschen und der höheren Thiere 2. Auflage. Leipzig 1879. S. 180 ff.

Theil des mittleren Keimblattes, beim Hühnchen im Bereich des medianen Theiles der Area opaca und in den hinteren Theilen der Area pellucida. Von hier aus wachsen, wie His zuerst nachgewiesen hat, die Gefässanlagen theils in der Darmfaserplatte und zwischen dieser und dem Endoblast, theils in der Hautplatte (His, KÖLLIKER) in den Embryo hinein, und aus diesen Wucherungen gehen alle und jede Gefässe des embryonalen Leibes hervor, indem im Embryo selbst keine soliden Zellenstränge nach dem Typus des Fruchthofes entstehen. Dieses Weiterwuchern der Gefässe geht von den schon gebildeten Endothelröhren aus, deren Elemente durch Vermehrung immer neue Gefässsprossen erzeugen, die fortwährend in Verbindung treten und so das Gefässnetz vergrössern. Diese Sprossen sind Anfangs als mehrzellige, solide Ausläufer fertiger Endothelröhren zu denken, später als spitze Ausläufer einzelner Endothelzellen. Die Blutbildung anlangend ist keine Thatsache bekannt, welche bewiese, dass auch später noch Blutzellen im Innern von Gefässanlagen sich bilden, wie im Fruchthof.“

Ueberall wo wir Gelegenheit haben, in normalen oder in pathologischen Geweben die Entwicklung von Blutgefässen zu verfolgen, begegnen wir derselben Bildungsweise. Von der Wand bereits vorhandener Gefässe aus bilden sich zunächst spitz auslaufende, solide Sprossen, die aus wenigen, der Länge nach verbundenen, oder aus einzelnen gestreckten Zellen bestehen. Die Aushöhlung dieser Sprossen schreitet von den bereits vorhandenen Gefässräumen aus gegen die Enden hin fort. Durch Verbindung benachbarter Sprossen oder durch Begegnung mit bereits ausgebildeten Capillaren entstehen Gefässmaschen. Diese Verhältnisse sind so bekannt, dass sie in den Lehrbüchern der normalen und der pathologischen Histologie völlig übereinstimmend dargestellt werden.¹⁾

Im Selachierkeim begegnen wir, wie oben gezeigt wurde, den Capillarsprossen zuerst im peripherisch liegenden Theil des Gefäss-

1) Meine ersten eigenen Anschauungen über die Neubildung von Capillaren hatte ich Gelegenheit an entzündeten Hornhäuten zu gewinnen (Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der Hornhaut. Basel 1856. S. 93 ff. und Taf. V). Später vermochte ich dann das Hereinwachsen der Gefässsprossen in das embryonale Gehirn und Rückenmark nachzuweisen (Programm über die Häute und Höhlen 1865. S. 15). Daran schlossen sich 1868 die Erfahrungen über die Gefässbildung in der Hühnerkeimscheibe an.

blattes. Hier schliessen sie sich an die schon von den Stufen *D* und *E* ab sich ausbildenden Blutinseln und deren Verbindungsnetze an. Es ist zu erwarten, dass die Ausbreitung der Gefässanlagen nach dem Embryo hin nach denselben Gesetzen vor sich gehen wird, die wir als allgemein gültige kennen, d. h. dass aus den zuerst vorhandenen Gefässen neue hervorsprossen und allmählig ihren Weg durch die vorhandenen Spalträume hindurch finden werden. Die an Schnittpräparaten zu machenden Beobachtungen schliessen sich dieser Vorstellungsweise durchweg an. Im Embryo erscheinen die ersten Gefässanlagen in der Wand des Darmnabels zwischen Splanchnopleura und Endoderm, anfangs als sehr unscheinbare Gebilde, weiterhin als enge Röhren. Zu der Zeit sind ausserhalb des Embryo schon weite Gefässräume vorhanden, und auch solche Stellen sind unschwer zu finden, an denen die embryonalen Sprossen mit extraembryonalen Gefässen zusammenhängen. Andererseits lassen sich feine Zellenstränge von der Seitenwand des Darmes aus dorsalwärts bis zu den noch soliden, oder eben erst hohl werdenden Aorten hin verfolgen (Fig. 90).

RÜCKERT, der gute Beschreibungen von den frühesten Gefäss- und Herzendothelanlagen auf Querschnitten giebt, erschliesst aus seinen Präparaten, dass die Gefässzellen lokal und zwar aus zwei verschiedenen Quellen her orgehen, aus dem Endoblast der Darmwandung und dem den Darm umhüllenden Mesoblast; der letztere liefert sowohl aus seinem Urwirbel- als aus seinem Seitenplatten-theil Gefässzellen. Diese sollen sich einzeln von ihrer Mutterschicht ablösen und secundär zu Gefässsträngen zusammen treten. Schon RABL¹⁾ ist der Vorstellungsweise von RÜCKERT entgegengetreten und hat in sehr klarer Weise auseinandergesetzt, wie unsicher sie begründet ist, da sie nur auf der Deutung von Querschnittsbildern beruht. Nach meiner soeben ausgedrückten Ueberzeugung sprechen auch die Querschnittsbilder dafür, dass die Gefässbildung im Leibe der Selachierembryonen nach den bekannten Gesetzen vor sich geht.

Allgemeines über Mesenchym, Protenchym und Endothel.

Mit der Erkenntniss, die wir RABL verdanken, dass die Anlagen der Gefässe und die des Mesenchyms streng auseinander zu

1) RABL l. c. S. 113 ff.

halten sind, und dass die letzteren grossentheils aus den Schichten des Mesoblast hervorgehen, erwachsen uns neue Gesichtspunkte, aber auch mancherlei neue Fragen.

Zunächst kommt die sprachliche Frage: inwieweit dürfen wir das Wort Mesenchym beibehalten? In seinen Elementen der Entwicklungslehre lässt O. HERTWIG die Mesenchymkeime dadurch entstehen, dass Zellen aus dem Verband der Keimblätter ausscheiden und als Wanderzellen in den Spaltraum zwischen den vier Keimblättern eindringen und sich in ihm ausbreiten. Keimblätter und Mesenchymkeim (Zwischenblatt) zeigen in der Art ihrer Entstehung einen Gegensatz. Erstere entwickeln sich durch Faltungen der Keimblasenwand, letzterer durch Auswanderung isolirter Zellen aus bestimmten Bezirken der Keimblätter.¹⁾ —

Die HERTWIG'sche Bezeichnung ist so glücklich gewählt, und sie hat auch so allgemeine Verbreitung gefunden, dass es gerechtfertigt erscheint sie in histologischem Sinn auch da zu brauchen, wo die von HERTWIG gegebene Ableitung aus isolirten Wanderzellen nicht zutrifft. Wie wir oben gesehen haben, entstehen embryonale Mesenchyme durch stellenweise Auflockerung der Mesoblastschichten. Dabei werden zwar zahlreiche neue Zellen gebildet, diese treten aber aus dem ursprünglichen Verband nicht frei heraus, es scheint überhaupt nicht zu vollen Zellentheilungen zu kommen.

Das embryonale Mesenchym ist die Anlage der Bindesubstanzen und der glatten Musculatur, es stellt somit ein histologisch bereits differenzirtes Gewebsmaterial dar. Dagegen ist das mesenchym-

1) O. HERTWIG, Elemente der Entwicklungslehre 1900. S. 115. Etwas ausführlicher lautet die Darstellung in seinem Zellenbuche: „Mesenchym entsteht dadurch, dass von der Basalfläche der Epithellamellen in die zwischen ihnen gelegenen Räume und Spalten, welche von der Keimblasenhöhle abstammen, eine sehr wasserreiche gallertartige Grundsubstanz abgeschieden wird, und dass dann aus bestimmten Bezirken der Keimblätter einzelne Zellen einwandern, welche aus dem epithelialen Verband sich frei und selbstständig machen.“ „Bei den verschiedenen Thierstämmen wird das Mesenchym zu sehr verschiedenen Zeiten der embryonalen Entwicklung gebildet, bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Keimblasenstadium. Es wird bei ihnen zuerst in den Hohlraum der Keimblase eine homogene, weiche Substanz, der Gallertkern von den Epithelzellen ausgeschieden. In ihn wandern dann aus einem kleinen Bezirk des Epithels mehrere Zellen ein, indem sie ihren epithelialen Character verlieren und nach Art von Lymphkörperchen Fortsätze ausstrecken. Sie verbreiten sich bald als Wanderzellen überall in der Gallerte. Bei den Wirbelthieren geschieht die Mesenchymbildung erst auf späteren Stadien, wenn schon die Zahl der Keimblätter sich auf 2 oder 4 erhöht hat.“

ähnliche Zellengerüst des Dotterendoblastes histologisch noch undifferenziert, aus ihm werden in der Folge Dottersackepithel, Gefäß- und Binde-substanzanlagen. Für dies mesenchymähnliche, aus undifferenzierten Plasmagerüsten bestehende Material schlage ich den Namen Protenchym vor. Mesenchymähnlichen Geweben begegnen wir auch in frühen Anlagen von Mesoblastgebilden, in den Kopfplatten, den Urwirbeln und den Seitenplatten. Auch diese Anlagen können vorübergehend den Character verzweigter Zellengerüste tragen, und so lange dies der Fall ist, können wir auch sie als protenchymatös bezeichnen.

Eine Grundbedingung für die Entwicklung von Mesenchym ist offenbar das Vorhandensein freier Räume, in denen die Zellengerüste sich auszubreiten vermögen. Aber, wie sich bei der Coelombildung zeigt, so wird nicht jeder freie Raum von Mesenchymgerüsten durchsetzt. Hier scheint in der That jener Gegensatz von basaler und freier Zellenfläche eine Rolle zu spielen, auf den HATSCHKE und RABL ein besonderes Gewicht gelegt haben. Die der Coelomspalte zugekehrte freie Fläche beider Mesoblastschichten bewahrt ihr geschlossenes Gefüge und, indem sie sich glättet, wird sie, insoweit sie nicht an der Bildung des Urogenitalapparates betheiligt ist, zum Endothel des serösen Raumes.

Die Bezeichnung Endothel für die Bekleidung der mesoblastischen Binnenhöhlen des Körpers ist neuerdings von sehr angesehenen Forschern beanstandet und verworfen worden, so von MARCHAND in seinem in München gehaltenen Vortrage¹⁾ und selbst von WALDEYER.²⁾ Ich selber sehe keinen Grund ein, das Wort Endothel fallen zu lassen. Ganz abgesehen von der nur unvollkommen zutreffenden Coelomtheorie zeigt im Gegentheil gerade die oben besprochene Entstehungsweise des Mesenchymgerüstes, dass die den serösen Raum bekleidenden Zellen zu den anstossenden Binde-substanzen in einem ganz anderen Verhältniss stehen als die typischen Epithelien. Sie sind deren ursprüngliche Bildungsschicht gewesen, sie haben den einheitlichen Zusammenhang mit ihnen niemals aufgegeben und erscheinen auch im reifen Zustand als ihre freie Wandfläche. Die ächten Epithelien liegen den Binde-

1) MARCHAND (Virchow's Archiv). Verh. d. d. pathol. Gesellschaft II S. 52 ff. 1899.

2) WALDEYER, Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel im Volume jubilaire de la Société de Biologie. Paris 1899. S. 351 ff.

substanzen nur äusserlich an und stehen mit ihnen in keiner genetischen Beziehung. Bei beiden epithelialen Gränzblättern ist die basale Fläche ursprünglich frei, d. h. sie ist einem von geformten Bestandtheilen nicht erfüllten Spaltraume zugekehrt. Nur allmählich rücken die mesenchymatösen Bindesubstanzenanlagen näher an die betreffenden Epitheldecken heran und schmiegen sich schliesslich diesen mit glatter Gränzschiicht an.

Mit Rücksicht auf die Endothelfrage kann ich im Grund wieder an die Auffassung anknüpfen, die ich vor 35 Jahren bei Abfassung meines Programms „über die Häute und Höhlen des Körpers“ vertreten hatte. Damals schrieb ich¹⁾: „Alle die Zellschichten, die den Binnenräumen des mittleren Keimblattes zugekehrt sind, zeigen unter sich so viel Gemeinsames, und sie differiren von der ersten Zeit ihres Auftretens an so erheblich von den Zellschichten, die aus den beiden Gränzblättern hervorgegangen sind, dass man im Interesse physiologischen Verständnisses wohl thun wird, sie von diesen durch eine besondere Bezeichnung zu scheiden, sei es, dass man sie als unächte Epithelien den ächten gegenüber stellt, sei es, dass man sie Endothelien nennt, um mit dem Wort ihre Beziehung zu den inneren Körperflächen auszudrücken.“ Sehe ich ab von den einer weiteren Aufklärung bedürftigen Epithelanlagen des Genitalapparates, so erscheint der oben wiedergegebene Satz noch heute als zutreffend.

Der von mir von Anfang ab betonte physiologische Gegensatz im Verhalten von epithelial und von endothelial bekleideten Flächen ist von anderer Seite her wenig beachtet worden, und doch glaube ich noch heute darauf ein besonderes Gewicht legen zu sollen. Ich hatte s. Z. hervorgehoben: das selbstständige Flächenwachsthum epithelialer Schichten, das eines theils zur Bildung von Falten und Auswüchsen und anderentheils zu der von Drüsen und anderweitigen abgelösten Organen (Linse, Gehörblase u. s. w.) führt. Dafür bieten die mit Endothel bekleideten Flächen keine Beispiele. Alle mit Epithel bekleideten Flächen werden frühzeitig reich an Capillaren. Auch bleibt es nicht bei dem einmaligen Bildungsreiz, denn der Gefässreichthum epithelialer Organe erhält sich zeitlebens; endothelial bekleidete Flächen pflegen gefässarm zu sein. Mit dem Gefässreichthum steht

1) l. c. S. 18.

das chemische Leistungsvermögen der Epithelien, ihre Bedeutung für Secretion und verwandte Prozesse in Zusammenhang. Nirgends treten Endothelschichten als secernirende Flächen auf. Dagegen sind die Endothelien, im Gegensatz zu den ächten Epithelien, für Transsudate durchgängig, und zwar in beiderseitiger Richtung, während die unverletzten Epithelien keine Transsudate durchlassen. Sehr leicht kommt es zur Verwachsung endothelialer Flächen, Epithelröhren pflegen im ausgebildeten Organismus nur schwer zu verwachsen. Vom obigen Standpunkte aus darf man auch dem Gefässendothel den Namen belassen, obwohl seine Bildungsgeschichte von der der serösen Endothelien abweicht.¹⁾

Ueber Epithelien.

Bekanntlich gilt es als eines der neueren entwickelungsgeschichtlichen Dogmen, dass alle Gewebe des Körpers durch die Stufe von Epithelien hindurchgegangen sind, und RABL als einer der consequentesten Verfechter dieser Lehre hat in seinem 1889 am Anatomentag in Berlin gehaltenen Vortrag²⁾ den Versuch gemacht, sogar die Bindesubstanzen und das Blut als umgewandelte Epithelien zu deuten. Wie damals KÖLLIKER in der Discussion hervorgehoben hat, so fällt der oben erwähnte Satz zusammen mit dem Nachweis, dass alle Gewebe ontogenetisch und phylogenetisch aus den

1) Seitdem mein Aufsatz zum Druck abgesetzt worden ist, habe ich Gelegenheit gehabt, bei der anatom. physiol. Section der 72. Vers. d. Naturf. u. Aerzte in Aachen die Endothelfrage zur mündlichen Discussion zu bringen. Dabei hat sich herausgestellt, dass Herr College WALDEYER die Frage, ob eine Fläche mit Epithel oder mit Endothel bekleidet sei, von rein morphologischen bez. von phylogenetischen Betrachtungen abhängig macht, während für mich die histogenetische und die physiologische Seite der Frage im Vordergrund stehen. Als ich 1865 das Wort „Endothel“ für die Auskleidung der bindegewebigen Innenräume des Körpers und der Gefässräume vorschlug, gab es noch keine Coelomtheorie und keine Versuche, die Gefässräume als epitheliale Einstülpungen zu deuten. Die Coelomtheorie ist aber auch heute noch weit davon entfernt, zur allgemeinen Gültigkeit durchgedrungen zu sein, sie stösst auf thatsächliche Widerstände, die nur gewaltsam zu beseitigen sind. Demgegenüber haben meine oben reproducirten Motive für die Scheidung der Epithelien von den Endothelien, soweit ich erschen kann, auch heute noch ihre Gültigkeit bewahrt. Im weiteren Verlauf der Discussion hat Herr DEKHUIZEN daran erinnert, dass er schon vor längerer Zeit einen Ersatz zerstörter Endothelzellen durch Bindegewebszellen oder durch deren Theilungsproducte beschrieben habe (Verhandl. des internat. medic. Congresses in Berlin 1891. Bd. II S. 4).

2) RABL, Verh. d. anat. Ges. III. Versamml. in Berlin 1889. S. 39 ff.

zwei primitiven epithelialen Keimblättern hervorgehen. Dabei bemerkt KÖLLIKER aber ausdrücklich, dass „die Gesetze der Umgestaltungen der Zellen, der Entstehung der höheren Gewebsformen aus einfacheren, in erster Linie nicht an den Epithelzellen, die schon als umgestaltete Elementarformen angesehen werden müssen, sondern an den freien Protistenzellen abzuleiten sind“. Blut- und Lymphzellen hält er „nicht wie RABL für Epithelzellen oder Furchungskugeln.“

Bei der Discussion, ob man gewisse Bildungen zu den Epithelien rechnen darf, oder nicht, läuft man leicht Gefahr in Wortstreitigkeiten zu gerathen, falls man sich nicht zuvor über den Grundbegriff einigt.¹⁾ Ist die Lage der Zellen, ihre Einordnung in eine flächenhaft ausgebreitete Schicht allein massgebend, oder sollen wir die Natur der Zellen in Betracht ziehen? Diese Frage gilt schon für die ausgebildeten Zellschichten: sind z. B. die Sinneszellen des Geruchs- oder des Gehörorganes gleich ihren Nachbarn als Epithelzellen zu bezeichnen? Wie sollen wir es mit den Sehzellen der Retina halten, und vollends, wie weit dürfen wir den Epithelbegriff beim Centralnervensystem ausdehnen? Ist es correct, wenn wir die Bezeichnung als Epithel auf die innerste kernführende Schicht des Stützgerüsts beschränken? — Beim Centralnervensystem und bei den Sinnesorganen beginnen die Zweifel über die Zugehörigkeit ihrer spezifischen Bestandtheile zum Epithel schon sehr früh, und sie haben zu polemischen Auseinandersetzungen geführt, die ohne Begriffsverständigung nicht zu lösen sind. Die runden durchsichtigen, meist in Mitose begriffenen Elemente der Medullarplatte habe ich s. Z. als Keimzellen von den Epithelzellen unterschieden. Dagegen ist eingewendet worden, meine Keimzellen seien in Mitose begriffene Epithelzellen. Soll damit gesagt sein, sie gehörten derselben Zellschicht an, wie ihre bipolar geformten Nachbarn, so ist dies natürlich unbestreitbar. Allein von diesen weichen sie in Form und Beschaffenheit ab, und selbst, wenn der Beweis geführt würde, dass sie durch dieselbe Form hindurchgegangen sind, so ist damit noch wenig genug gesagt. Sie sind ein noch undifferenzirtes, in mitotischer Thätigkeit begriffenes Material, und nur aus solchem entstehen Neuroblasten. Ob aus

1) Ueber das Schwanken des Epithelbegriffes schon bei älteren Forschern habe ich mich in meinem Aufsatz über den Binde-substanzkeim vom Jahr 1881 ausgesprochen. l. c. S. 94.

den undifferenzirten Keimzellen auch Spongioblasten hervorgehen können, ist eine Frage für sich, die zu verneinen ich keinen Grund habe.

Auch die Stellung von Epithelien zu Syncytien ist keine von vornherein klare: dürfen wir flach ausgebreitete Syncytien zu den Epithelien rechnen oder nicht? Offenbar sind Zellen mit Inter-cellularbrücken, wie sie z. B. in der Malpighi'schen Schicht der Haut vorliegen, von Syncytien nur gradweise zu unterscheiden. So erweitert sich schliesslich der Epithelbegriff zu einer ziemlich verschwommenen Vorstellung. Eine verschwommene Vorstellung ist es vollends, wenn wir nach RABL's Vorschlag die Bindesubstanzen und das Blut zu den epithelialen Geweben rechnen.

In der vorliegenden Abhandlung habe ich es nur mit den Epithelialschichten des Keimes zu thun, d. h. mit mehr oder minder unvollkommen differenzirten Zellenlagern, die wir im Gegensatz zu den ausgebildeten Epithelformen als primäre Epithelien zusammenfassen können. Behufs klarer Auseinandersetzung lassen sich sondern:

typische
unvollkommene und
abgeleitete Epithelformen, dazu noch
Einlagerungen in Epithelien.

Zu den letzteren rechne ich die Keimzellen, sowie die aus ihnen hervorgehenden spezifischen Bestandtheile, die Sinnes- und die Nervenzellen. Es sind dies primäre Einlagerungen, sie haben mit den sie umgebenden Epithelzellen eine gemeinsame Anlage gehabt, sich aber später von diesen differenzirt. Als secundäre Einlagerungen treffen wir bekanntlich noch in späteren Zeiten Leukocyten. Auch die Blutgefässe des Centralnervensystemes und der Netzhaut sind als von aussen her secundär eingedrungene Einlagerungen in ursprüngliche Epithelschichten aufzufassen.

Die typische Epithelform ist die einschichtige Zellenlage, wie sie uns in den beiden Gränzblättern des Blastoderms, in dem ausgebildeten Ectoderm und dem Endoderm vorliegt. Hier haben wir Zelle an Zelle liegend, jede Zelle bis zu den beiden Gränzflächen sich erstreckend. Bei dichterem Anhäufung der Zellen strecken sich diese in die Länge und ihre Kerne lagern sich in zwei oder mehr Zeilen, wobei sich die Zellen durch Annahme

conischer oder anderweitiger Formen dem zur Verfügung stehenden Raum anpassen. Der Bildung eigentlicher Keimblätter mit geschlossenem epitheliale Gefüge pflegt die Bildung von mehr oder minder unscharf umgränzten Keimschichten voranzugehen. Der Prozess beginnt an der freien Oberfläche des Keimes, hier legen sich die Zellen zu einer flachen Schicht an einander, die an Ausdehnung rasch gewinnt, dem sogenannten Epiblast. Die Umbildung dieser Schicht zu einer geschlossenen Epithelplatte erfolgt allmählich. Zunächst umgränzt sich deren freie Fläche, indem sich die einzelnen Zellen, anstatt als einzelne Buckel hervorzutreten, glatt an einander anschliessen und von einer gemeinsamen Ora limitans umsäumt werden. Erheblich später glättet sich die basale Fläche, sie erscheint durch geraume Zeit hindurch von unregelmässig hervortretenden Zellen besetzt und, so lange ihr Gefüge unvollkommen geschlossen bleibt, ist die Möglichkeit vorhanden, dass amöboid bewegliche Blastomeren von unten her in die Schicht eintreten. Beim Hühnchenkeim erkennt man solche frisch eingetretene Elemente an ihrem Dotterreichthum, auch können sie hier die äussere Gränzschrift geradezu überragen. Ganz allgemein findet man aber während der Zeit der Keimschichtbildung, dass mehrschichtige Zellenlagen zu nur einschichtigen sich umbilden, wobei tiefer liegende Zellen keilförmig zwischen die höher gelegenen sich eindrängen. Das Vorhandensein einer äusseren Gränzschrift bereitet dem Eindringen von Zellen keinen Widerstand, die gemeinsame Gränzschrift besteht, wie die jeder einzelnen Zelle, Anfangs aus weichem Morphoplasma.

Mit Ausbildung einer beiderseitigen Gränzschrift und der entsprechenden Oberflächenglättung ist der vorläufige Abschluss einer Epithelschicht erreicht. Von da ab scheint bei den Blastodermschichten kein Zutritt neuer Zellen mehr zu erfolgen, wogegen, wie früher gezeigt wurde, das dem Periblast aufliegende Dotterendoderm noch unbeschränkt lange durch Reservezellen in die Fläche wächst. Eine abgeschlossene Epithelschicht kann bei eintretender Faltung einseitig aufbrechen, oder sie kann sich der Fläche nach spalten, wobei die Zellen von jeder der beiden auseinander tretenden Lagen durch ihre gemeinsame Gränzschrift im Zusammenhang bleiben. Hierfür giebt die früher besprochene Mesoblastbildung ein Beispiel.

Die Bildung der epithelialen Gränzblätter des Ectoblasten

und des Darmendoblasten vollzucht sich, Obigem zufolge, durch flächenhafte Aneinanderlagerung zuvor getrennter Blastomeren. Ihr Flächenwachsthum erfolgt einerseits durch Abflachung der vorhandenen Zellen, dann aber auch während einiger Zeit durch Intussusception, d. h. durch die Einschiebung neuer Zellen, von der basalen Seite her, wodurch alte Nachbarschaften gelöst und neue geschaffen werden. Der physiologische Factor bei diesen Vorgängen ist die amöboide Beweglichkeit der Blastomeren, das Eigenthümliche deren Tendenz, sich unter Erfüllung des Raumes zu geschlossenen Platten an einander zu legen. Diese Tendenz bewahren die Zellen auch nach vorübergehender Lösung ihres Verbandes, wie wir beim Aufbau der Urwirbel, sowie bei der Bildung der Chorda und des Urnierenganges constatiren, welche geformten Organe aus zuvor ungeformten Zellencomplexen sich aufbauen.

Die Ausbreitung des embryonalen Mesenchyms.

Die Schichten des Mesoblast werden von den meisten Autoren ohne weiteres als Epithelblätter bezeichnet. Schon RÜCKERT hat indessen hervorgehoben, dass sie den beiden Gränzblättern (den primären Blättern R.) nicht gleichwerthig sind, und dies ist histologisch richtig.¹⁾ Das Kennzeichen typischer Epithelblätter liegt, wie oben gezeigt wurde, darin, dass diese beiderseits geschlossen und von einer fortlaufenden Gränzschrift eingefasst sind. Dieser Character trifft für die Mesoblastschichten immer nur vorüber-

1) RÜCKERT erklärt die Frage, ob man die beiden Abschnitte des Mesoblasts noch unter dem Namen eines mittleren Keimblattes zusammenfassen soll, oder nicht, für eine Sache des gegenseitigen Uebereinkommens. „Man kann den Begriff des mittleren Keimblattes auflösen, falls man ihn aber beibehalten will, so muss dies unter der stillschweigenden Voraussetzung geschehen, dass ein solches Blatt den beiden primären Blättern nicht völlig gleichwerthig ist, weder hinsichtlich seiner Structur, noch in seiner Bedeutung für den Aufbau des Embryo.“ Der leichteren Verständigung halber entscheidet sich R. für die letztere Alternative. Man vergl. auch die Bemerkung von KUPFFER (His u. Braune Archiv 1884 S. 5). „Unter allen Umständen ist das Mesoderm der Reptilien und Vögel bei seinem ersten Auftreten bis zur Bildung des Coeloms nicht epithelialer Natur, sondern erscheint in seinem histologischen Character noch als ein „Mesenchym“ in dem Sinn, wie dieser Begriff von den Gebr. HERTWIG in der Coelomtheorie aufgestellt worden ist, als ein embryonales Bindegewebe im alten Sinn. Dasselbe hat ja bereits KÖLLIKER hervorgehoben.“ Ueber den Mesenchymcharacter des Säugethier-, speziell des Schafmesoblasts vergl. man BONNET (His u. Braune Archiv 1889 S. 57 ff.).

gehend und meistens auch nur unvollkommen zu. Vollständig und bleibend entwickelt sich der Epithelcharacter in einer verhältnissmässig späten Zeit, bei den Anlagen der Urnieren und der Sexualorgane, wogegen Somato- und Splanchnopleura und in der Folge auch die Urwirbelrinde basalwärts sich öffnen und auflockern. Die Zellen dieser Schichten betheiligen sich unmittelbar an der Mesenchymbildung, ohne dass es im Sinn des HERRWIG'schen Schema's zu einer Trennung von Epithel und von Wanderzellen käme.

Die Ausbreitung des Mesenchyms geschieht verhältnissmässig langsam. Wie bei der Gefässbildung, so handelt es sich um ein Weitersprossen von gegebenen Bildungsstätten aus. Der Prozess erfolgt aber in minder extensiver Weise. Bei der grossen Ausdehnung mesenchymbildender Flächen wird an den meisten Orten der Bedarf zur Erfüllung offener Räume schon aus naheliegenden Bezugsquellen gedeckt, so in der Haut und in der Darmwand. Etwas mehr Gewebsverschiebung verlangt die Umschliessung des Medullarrohres durch die an seine Basis herantretenden Sklerotome. Allein auch dieser Vorstoss bleibt weit hinter dem zurück, was die Gefässsprossen leisten. Im Uebrigen sind es dieselben Spalträume, in die die Gefäss- und die Mesenchymsprossen hineinwachsen. Die beiderlei Anlagen durchwachsen sich gegenseitig und so entsteht jenes histologische Gemenge, das wir so lange für eine einheitliche Anlage gehalten haben. Aehnlich den Blutgefässen sprossen auch die vom Medullarrohr und von den Ganglien herkommenden Nerven in der Folge in offenstehende Räume hinein, und da die ihnen geöffneten Bahnen zum Theil dieselben sind, wie von den Gefässen begangenen, so schliessen sich die beiderlei Bildungen vielfach an einander an.

Die Art, wie sich das Mesenchymgerüst von seinen Ursprungsflächen aus ausbreitet, erinnert an die ähnliche Ausbreitungsweise des medullaren Myelospongiums. Auch das letztere schliesst sich an seiner freien Oberfläche durch eine geschlossene Lage von kernhaltigen Zellenleibern ab, während es sich basalwärts in ein aus feinen Bälkchen bestehendes Gerüst auflöst. Der Vergleich beider Bildungen ist indessen nicht streng durchführbar. Das Mesenchymgerüst entsteht durch die Verbindung von fadenförmigen, aus den einzelnen Zellen herausprossenden Ausläufern. Im Neurospongium entwickeln, wie dies ja auch die Silberbilder so deutlich

darthun, die einzelnen Spongioblastzellen in ihrem Inneren bez. an ihrer Oberfläche ein Fadenwerk, dessen Zwischenräume sich weiterhin zu verflüssigen scheinen und nun das Fachwerk für die auswachsenden Nervenfasern liefern.

Von den Producten des Mesoblast zeigen, wie dies zuerst REMAK erkannt hat, auch die Muskelanlagen ein örtlich fortschreitendes Wachsthum, da sie von den Urwirbeln aus in die Rumpfwand und in die Extremitäten hinein knospenartig sich vorschieben.

Gefässkeim und peripherisches Mesenchym beim Hühnchen.

Das Auftreten der Gefässanlagen und der Blutinseln darf ich als bekannt voraussetzen. Für das Hereinwachsen der Gefässe in den Embryo geben Flächenbilder aus der Zeit der beginnenden Urwirbelbildung übersichtliche Anschauungen.¹⁾ Neben einander zeigen sich an solchen Präparaten: vorn die bereits hohl gewordenen, aber noch engen Gefässe der Area pellucida, und die Verbindung eintretender Gefässmaschen zur Aorta descendens, daran anschliessend ein dichtes Netz von soliden Blutinseln und Gefässanlagen und, von ihm ausgehend, eine Reihe von spitzen, dem Embryo zugekehrten Zellensprossen. Letztere enden längs einer vom Embryo caudalwärts sich entfernenden Bogenlinie (Fig. 91).

Weniger entscheidend sind bis jetzt die Beziehungen des Randmesoderms zum Keimwall festgestellt worden. Das Plasma der im Keimwall verschmolzenen Zellen bildet ein Gerüst, in dessen Lücken die aufgenommenen Dotterkörner und Dotterkugeln liegen. Je weiter deren Verdauung fortschreitet, um so mehr werden die Lücken frei und durchsichtig (s. o. S. 198). Kerne liegen in den verschiedenen Tiefen des Gerüsts, und stellenweise finden sie sich zu Nestern gruppiert. Das Randmesoderm erscheint nun stets an der oberen Fläche des Keimwalles, und es erstreckt sich bis zu der Stelle, wo der Keimwall dem Ectoderm anliegt. Die Bildung und Ausdehnung der es aufnehmenden Spalte erfolgt

1) RANVIER macht, indem er meine und KÖLLIKER'S Lehre vom Hereinwachsen der Gefässe in den Embryo erwähnt, die merkwürdige Bemerkung: „Mais il est clair qu'aucun embryologiste n'a pu suivre ce développement continu par bourgeonnement dans le corps même de l'embryon; c'est là une simple hypothèse.“ Wenn es RANVIER unternommen hätte, bebrütete Hühnerkeimscheiben im Flächenbild zu studiren, so würde er wohl obige Bemerkung unterlassen haben.

durch eine fortschreitende Ablösung des Keimwalls vom Ectoblast und es lassen sich hierfür zwei Möglichkeiten ins Auge fassen: entweder bildet und vergrößert sich das Randmesoderm durch Ablösung von Zellen von der oberen Fläche des Keimwalls, oder es breitet sich dadurch aus, dass Zellen vom Gebiet der Area

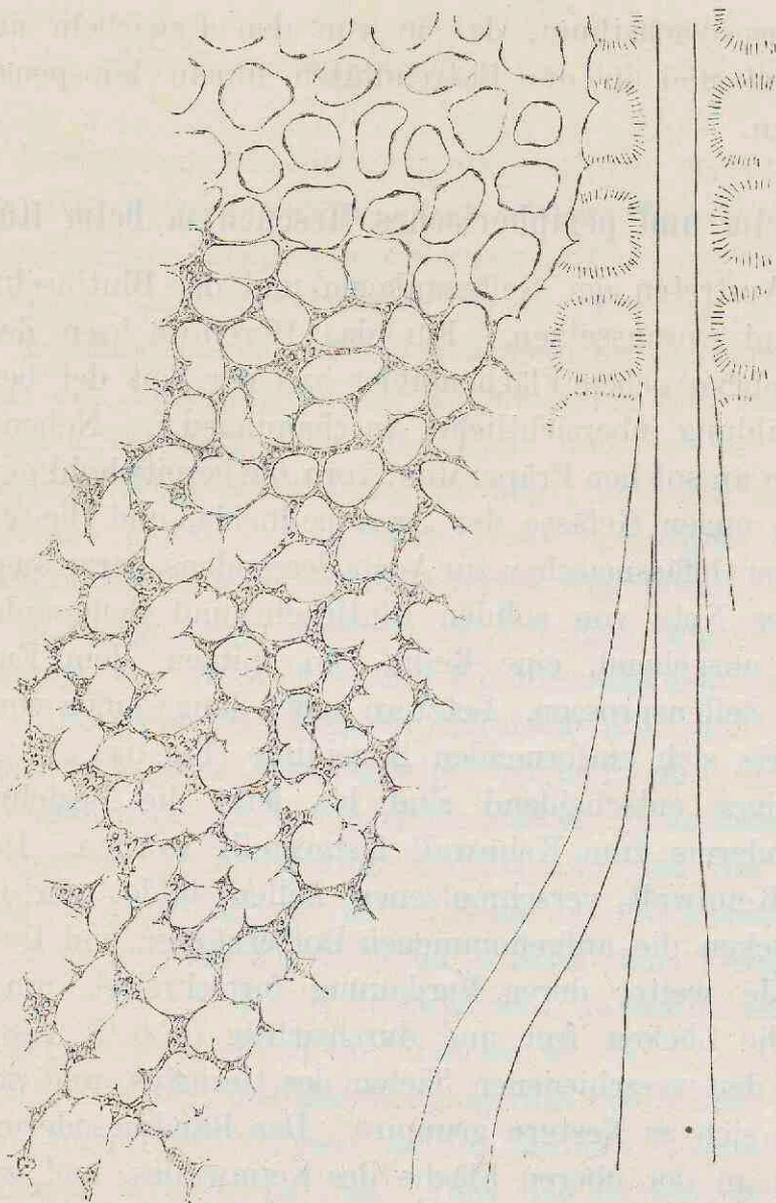


Fig. 91. Gefässkeim des Hühnchens, Stufe V (7 Urvirbel). Vergr. 160fach. Flächenbild. Im oberen Ende sind die Gefässe schon durchgängig, unten bilden sie noch solide Sprossen.

pellucida aus peripheriewärts vordringen, wobei daran zu denken ist, dass die Ablösung des Keimwalls vom Ectoderm, durch die vordringenden Zellen eingeleitet wird. In dem einen Fall haben wir also eine Entstehung an Ort und Stelle, im anderen Fall eine Bildung aus nachträglich eingedrungenem Material.

Die Entscheidung obiger Frage ist nicht leicht, und sie verlangt ein Zurückgreifen auf frühere Stufen. Da finden sich während der Stufen I—II im Keimrand dotterreiche Zellen in 3 bis 4facher Schicht übereinander und bis dicht an den Epiblast heranreichend. Noch sind es gröbere oder feinere Dotterkörner, die in die betreffenden Zellen Aufnahme gefunden haben. Zur Aufnahme vollständiger Cytoide kommt es erst später und in weiter peripherisch gelegenen Zonen der Keimscheibe. Wenn die Lösung des Dotters am inneren Rande des Keimwells beginnt, so hellt sich dieser auf und nun liegen die oberen Kerne in einem Plasmagerüst, das von durchsichtigen Lücken durchbrochen ist. Diese obersten Schichten sind es, die sich von ihrer Verbindung mit dem übrigen Hypoblast ablösen und zu Mesodermzellen werden (Fig. 6 S. 199).

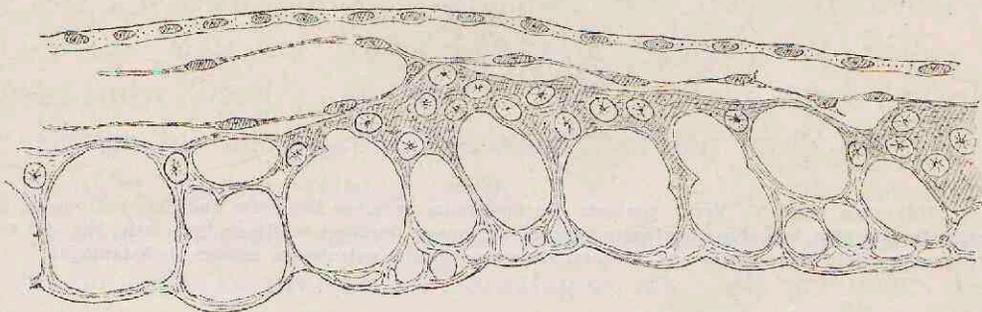


Fig. 92. Hähnchen, Stufe V. Vergr. 500fach. Die Lücken des Keimwalles sind leer, im freien Zwischenraum zwischen ihm und dem Ectoderm liegt eine Schicht Randmesenchym. Der oberen Fläche des Keimwalles anhaftend und theilweise tief in den Keimwall eingeschoben, liegen Anlagen der Blutinseln.

Der Prozess fällt in die Zeit der II. bis III. Stufe d. h. in die Zeit der ersten Primitivrinnenbildung.

Sowie einmal die Lösung erfolgt ist, d. h. schon von Stufe III ab, bildet das ausserembryonale Mesoderm eine aus zackigen Zellen bestehende Schicht, die sich medialwärts ohne erkennbare Gränze den embryonalen Seitenplatten anschliesst, peripheriewärts bis zum Beginn des äusseren Keimwalles reicht. In dieser Schicht tritt während der Stufen IV bis V eine Kette von gefässähnlichen Lückenräumen auf, den Vorläufern des ausserembryonalen Coeloms. Letzteres bildet sich durch deren Zusammenfliessen, und nun bleibt die obere Wand des entstehenden Spaltraumes medialwärts mit der Somatopleura, die untere mit der Splanchnopleura verbunden, und es kommt zur Verbindung zwischen embryonalem und ausserembryonalem Coelom. Im Gebiet des Hinterkopfes bleibt die Pericardialhöhle in bekannter Weise lateralwärts geschlossen.

Etwas später als das Material der ausserembryonalen Seitenplatten und im Allgemeinen auch mehr peripheriewärts sondern sich die Anlagen der Gefässe und Blutinseln. Vor ihrer Ablösung erscheinen diese an senkrechten Durchschnitten als unregelmässige, der Oberfläche des Keimwalles dicht anhaftende Plasmaplatten (Fig. 92).

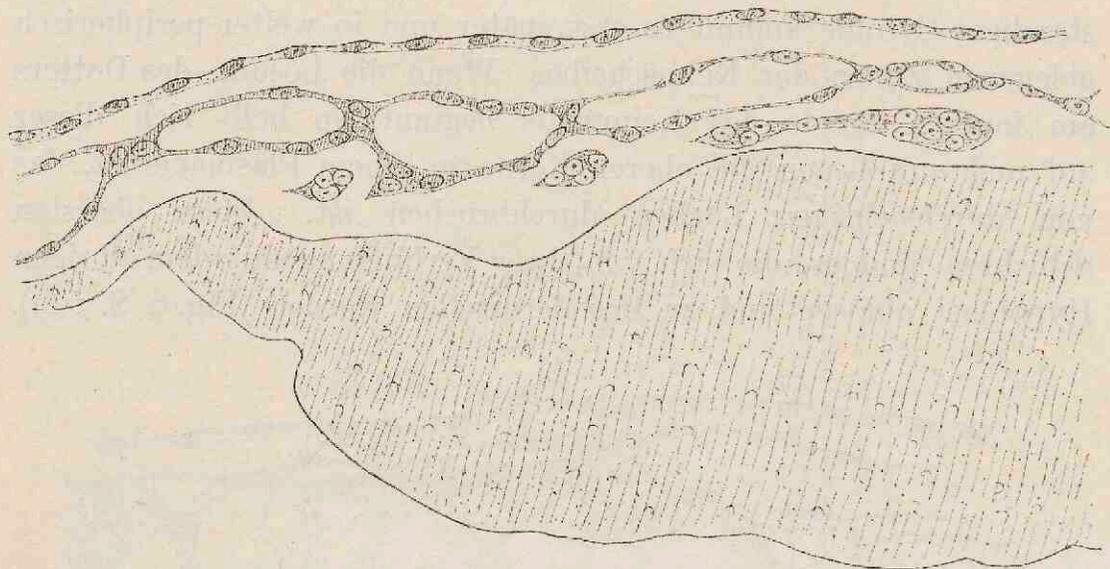


Fig. 93. Hühnchen, Stufe V. Vergr. 500fach. Im Spaltraum zwischen Ectoderm und Keimwall liegen, scharf von einander getrennt, die von einer Kette von Lückenräumen durchsetzte Mesenchymplatte, bez. die ausserembryonale Seitenplatte und darunter die vom Schnitte getroffenen soliden Gefässanlagen.

Nach oben hin pflegen sie glatt umgränzt zu sein, nach unten greifen sie mit längeren oder kürzeren Zacken in den Keimwall ein. Die Kerne liegen in mehreren Reihen übereinander,

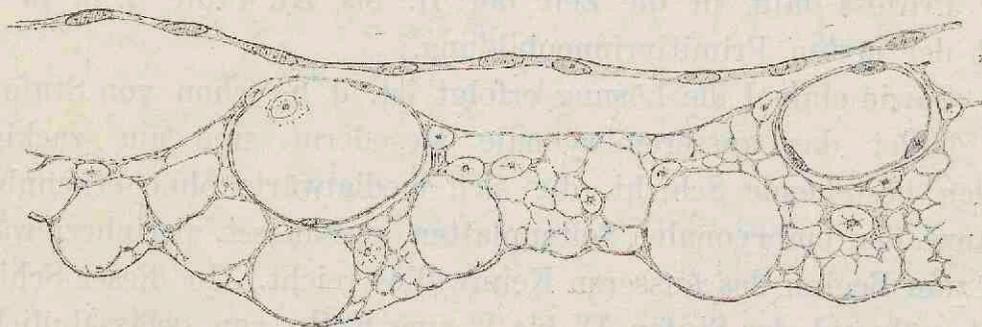


Fig. 94. Hühnchen, Stufe VI. Vergr. 500fach. Die Mesenchymplatte zieht knapp über den klaffenden Gefässen weg und letztere liegen in Rinnen des Keimwalles eingebettet.

stets finden sich auch reichliche Mitosen darunter. Die Lösung von der Unterfläche geschieht durch Auftreten einer Anfangs feinen Spalte. Die zu innerst gelegenen Blutinseln lösen sich zuerst, diese können völlig frei sein, wenn die nach auswärts davon befindlichen dem Keimwall noch fest anhaften. Die ausser-

embryonale Mesenchymschicht pflegt da, wo die Blutinseln auftreten, nur unbedeutend angelegt zu sein, sie liegt über den Blutinseln und den Gefässanlagen und bleibt von ihnen jederzeit scharf geschieden (Fig. 93 u. 94). Die Bildung von Blutinseln geht nur in einem ganz bestimmten Bezirke des Keimes vor sich. Ist dieser Bezirk nach aussen überschritten, so treten neue Bedingungen der Gefässbildung ein.¹⁾

Der nach Einschmelzung des Dotters und nach Ablösung des ausserembryonalen Mesoderms zurückbleibende Rest des Keimwalles ist das Material, aus dem das Dottersackepithel hervorgeht. Der Vorgang beginnt am innern Keimwallrand und schreitet nach der Peripherie zu weiter. Er leitet sich damit ein, dass die weiten Maschenräumen des Plasmagerüsts sich verkleinern und die Keimwallplatte erheblich dünner wird.

Eine Vergleichung zwischen den Verhältnissen im Selachier- und im Hühnchenkeim ergiebt eine Reihe von gemeinsamen Zügen.²⁾ In beiden Fällen entsteht durch Aufnahme von Dotter in die tieferen Keimschichten ein reich entwickelter Lecithoblast von syncytialem Gefüge. Mit zunehmender Verdauung des Dotters scheidet sich an der der Keimhöhle zugewendeten Oberfläche ein kernreiches Plasmalager ab. Je schärfer dieses hervortritt, um so mehr nimmt es die Eigenschaften eines mehr oder minder engmaschigen Morphoplasmagerüsts an. Von dem übrigen Lecithoblast unterscheidet es sich dadurch, dass es eine von fremden Bestandtheilen freie, oder doch an solchen sehr arme Schicht von lebender Substanz ist. Von dieser Schicht lösen sich nun kleinere oder grössere Bruchstücke ab und treten in die überliegende Keimhöhle. Das Gefüge der also abgelösten Bestandtheile kann lockerer oder dichter sein. Die Ablösung von locker gefügten Massen geht der von dichter gefügten voraus, sie liefert zunächst ein Mesenchymgewebe, das aus dem syncytialen

1) In seiner grossen Arbeit über Blutbildung (*Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs Arch. de biologie XII 1892*) bespricht VAN DER STRICHT auch die Blutinseln des Hühnerkeimes. Er verlegt sie von vornherein in das Mesoderm, wobei aber zu bemerken ist, dass seine Darstellung nicht an die oben besprochenen frühesten Stufen anknüpft. Die Trennung der Gefässwandungen von den Seitenplatten tritt an seinen Figuren nur andeutungsweise hervor.

2) Die Hauptunterschiede liegen im Fehlen von Riesenkernen im Lecithoblast der Vögel und in dessen scharfer Abgränzung nach dem Dotter zu.

Gerüst des Lecithoblasts unmittelbar hervorgeht, und das weiterhin zu den ausserembryonalen Seitenplatten wird. Auch die etwas später sich ablösenden dichteren Massen haben, wenigstens bei Selachiern, Anfangs noch den Gerüstcharacter. Weiterhin glätten sie sich an der Oberfläche, ihre inneren Zellen lösen sich von einander und so entstehen daraus Blutinseln und Gefässanlagen, die von da ab in selbstständiger Weise weiter sprossen. Eine Hauptbedingung zur Bildung von Blutinseln scheint die reichliche Anhäufung kernhaltigen Plasmas zu sein. Diese Bedingung tritt aber nur in gewissen Bezirken des Lecithoblast und nur während einer ganz bestimmten Phase der Entwicklung ein.

Die dem Lecithoblast entstammenden Elemente des ausserembryonalen Mesoderms entsprechen keineswegs den vollständigen, in jenen übergegangenen Keimzellen. Ausser den Kernen enthalten sie nur einen Theil und zwar vorwiegend den kinetischen Theil von deren Protoplasma. Sie sind insofern „Merocyten“ im ursprünglichen Sinn von RÜCKERT. Hervorzuheben ist endlich die bei Selachiern und beim Hühnchen übereinstimmende Art der ausserembryonalen Coelombildung durch Bildung und nachträgliches Zusammenfließen kleinerer Lückenräume. Das Verhalten dieser Räume auf senkrechten Schnitten erinnert so sehr an das von Blutgefässen, dass ich und wohl auch noch andere Beobachter uns durch den Schein haben täuschen lassen. Die Täuschung liegt um so näher, als ja die Blutgefässe des Aussenhofes bald sehr weit und ihre Netze sehr dicht werden. Wo während der Stufen IV—V noch Coelomlücken waren, da finden sich bei Stufe VI ebenso dicht beisammenliegende, körperchenhaltige Blutgefässe, von einer sehr unscheinbaren Splanchnopleura überlagert. Bei genauerem Zusehen findet man aber, auch während der Zeit der unverschmolzenen Coelomlücken, die darunter liegenden soliden Gefässanlagen scharf nach oben und nach unten hin gesondert.

Das embryonale Mesoderm des Hühnchens.

Das embryonale Mesoderm zeigt während seiner früheren Entwicklungsstufen ein sehr lockeres protenchymatöses Gefüge. Seine Zellen senden Anfangs noch nach verschiedenen Richtungen Ausläufer aus, und sie hängen theilweise mit einander zusammen. Mit Zunahme der Zellen wird ihre Lagerung dichter, die dicht gelagerten Massen beginnen sich weiterhin einseitig zu glätten

und mit einer gemeinsamen Gränzschrift zu umgeben. So glätten sich verhältnissmässig früh die Seitenplatten an ihrer dem Coelom zugekehrten Seite, während die abgewendete Seite, vorübergehend oder bleibend, ihren aufgelockerten Character beibehält; ähnliches gilt später von den Urwirbeln.

So lange eine Zellschicht nach Art der Splanchnopleura oder der Somatopleura nur einseitig geglättet ist, nach der anderen Seite zu in getrennte, oder in netzförmig verbundene Fortsätze ausläuft, haben wir kein Recht sie als typisches Epithel zu bezeichnen. In dem Sinn wird der grössere Theil der beiden genannten Zellschichten niemals zum typischen Epithel. Dazu gehört eine Glättung nach beiden Seiten hin. Eine solche erfolgt an der Splanchnopleura nur stellenweise und zwar zuerst in dem Theil, der zur Herzwand wird. Während der Stufe IV zeigt der cardiale Abschnitt der Splanchnopleura an seiner dem Vorderdarm zugekehrten Fläche noch einen dichten Wald von conischen, in Fäden auslaufenden Fortsätzen. Schon von Stufe V ab glättet sich diese Fläche, und wenn das Herz als selbständiges Organ von der Darmwand sich gesondert hat, so erscheint seine Muskelwand nach beiden Seiten hin glatt (Stufe VI). Die Glättung der Urwirbel beginnt im vorderen Abschnitt des Rumpfes und schreitet allmählich caudalwärts fort. Wenn sie am hinteren Rumpfe eintritt (Stufe VII), ist die Rinde der vorderen Urwirbel bereits wieder in mesenchymatöser Auflösung begriffen, und deren Zellen entsenden spitze, frei hervortretende Ausläufer.

Mehr noch als im Verlauf der Selachierentwicklung zeigt sich bei der Entwicklung des Hühnchens, dass die Epithelien weder die primärste Gewebsform sind, noch dass sie in durchgreifendem Gegensatz zum Protenchym stehen. Bei der Bildung des Mesoderms treten zuerst protenchymatös gefügte lockere Zell-complexe auf. Durch dichteres Zusammendrängen kann sich deren Verbindung der epithelialen annähern, dabei treten verschiedene Zwischenstufen auf, bis zu der endgültig typischen Form des Urogenitalepithels. Aus den mehr oder minder unvollkommen ausgebildeten Epithelformen, wie sie in den Seitenplatten und in der Urwirbelrinde vorliegen, kann durch Auflockerung neuerdings Mesenchymgewebe hervorgehen. Wanderzellen, denen man gerade hinsichtlich der Mesenchymbildung eine so hervorragende Rolle zugeschrieben hat, kommen dabei in keinen oder in nur untergeordneten Betracht.

Die Gefäßbildung im Reptilienkeim.

Mein Material über die Blut- und Gefäßbildung im Reptilienkeim ist leider nur fragmentarisch. Ich bedauere

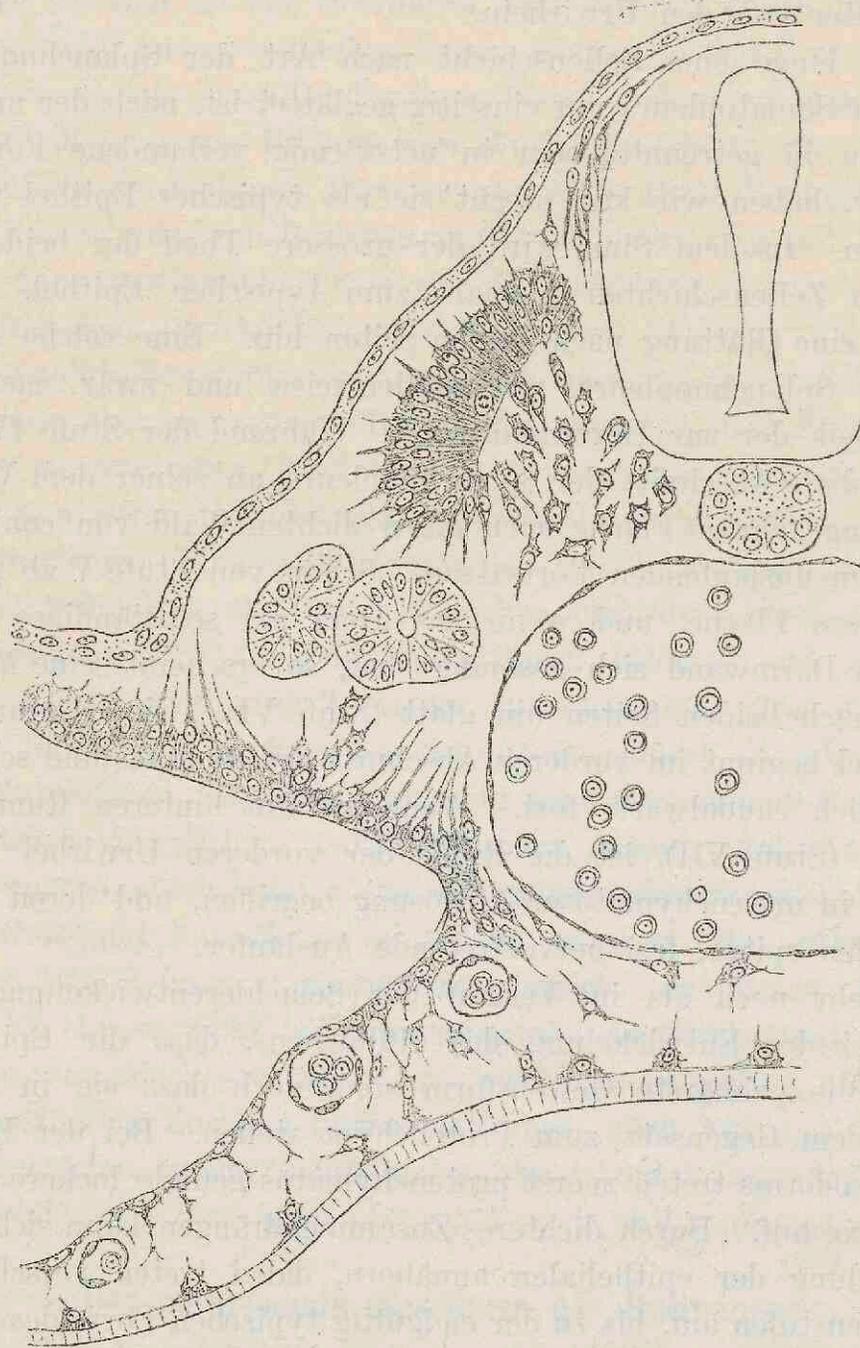


Fig. 95. Querschnitt durch einen Eidechsenembryo von 4 mm. Der Schnitt zeigt die verschiedenen von den Urwirbeln und von den Seitenplatten ausgehenden Mesenchymanlagen, beachtenswerth ist dabei auch die sub-epitheliale zellenhaltige Gränzschiht der Darmwand. Die Gefässröhren sind vom Mesenchym getrennt.

dies besonders deshalb, weil ich gewünscht hätte, einestheils die Beobachtungen von C. KUPFFER¹⁾, anderentheils die von

1) C. KUPFFER, Die Gastrulation etc. in His u. Braune's Archiv 1882 S. 20.

H. STRAHL¹⁾) mit etwas stärkeren Vergrößerungen wiederholen zu können. STRAHL tritt KOLLMANN entgegen, indem er für die Eidechse

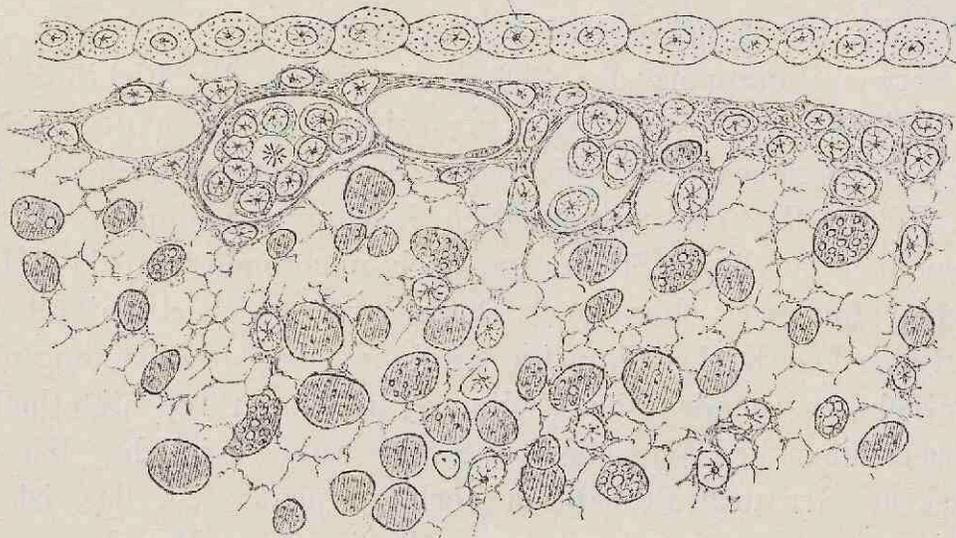


Fig. 96. Keimwall desselben Präparates mit eingelagerten Gefäßen und Blutinseln. Vergr. 500fach.

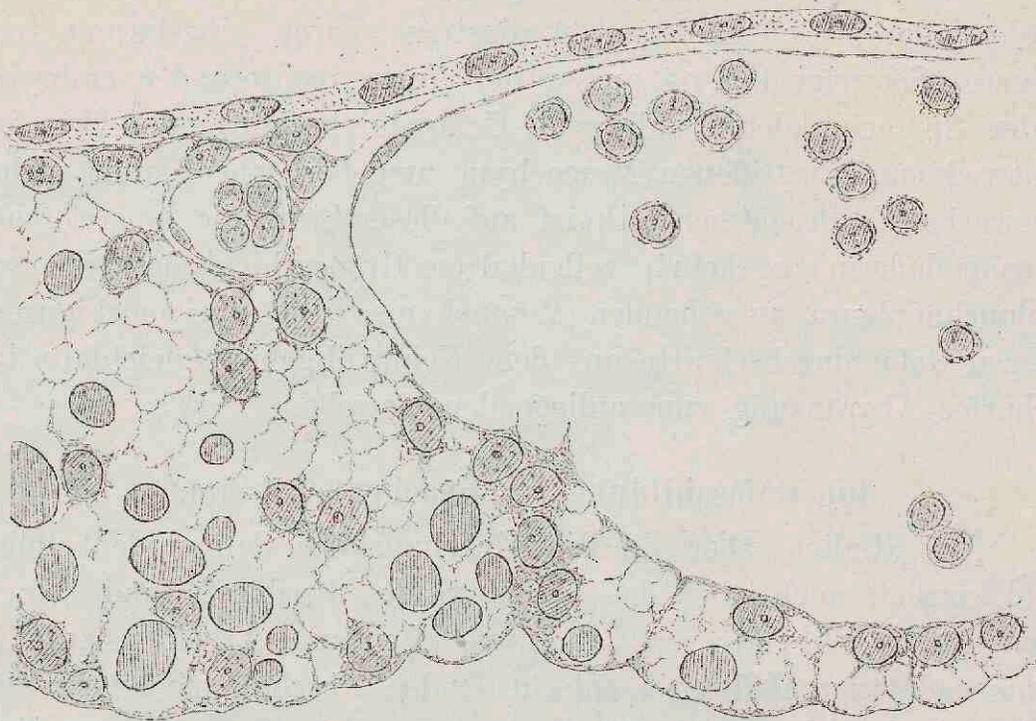


Fig. 97. Rand des inneren Keimwalles, darüber ein mächtiger Gefäßdurchschnitt (Sinus terminalis). Vergr. 600fach.

eine Entstehung der Blutinseln über dem Keimwall in Abrede stellt. STRAHL's Area vasculosa liegt noch im durchsichtigen Theil des Keimes.

1) H. STRAHL, Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Ztschr. für wissenschaftl. Zoologie Bd. XLV S. 295 ff.

Ich glaube meinerseits mit STRAHL nicht in principiellen Gegensatz zu treten. Die Blutinseln, die er zeichnet, liegen durchweg extraembryonal, und STRAHL giebt ausdrücklich zu, dass die Gefässe in den Embryo hineinwachsen, oder wie er dies ausdrückt, dass ein Entwicklungsgang des Gefässsystemes in der Richtung von der Peripherie nach dem Centrum stattfindet. STRAHL zeichnet seine Gefässanlagen als Verdickungen des Mesoblast nach einwärts vom Keimwall. Die mitgetheilten Zeichnungen jüngerer Stufen zeigen aber an dieser Stelle eine noch ungesonderte dicke Zellschicht. Inwieweit diese noch Dotter aufgespeichert enthält und damit den Lecithoblastcharacter trägt, ist aus der Zeichnung nicht zu entnehmen, aus den oben (Seite 203 u. Fig. 9 u. 10) mitgetheilten Beobachtungen erscheint dies aber sehr wahrscheinlich. Was zunächst an STRAHL'S Präparaten noch zu prüfen ist, das ist die Beziehung der Gefässanlagen zum überliegenden Mesoderm. Ich erwarte, dass sie davon unabhängig sind. Ich theile nach eigenen Schnitten einige Zeichnungen (Fig. 95—97) mit, die zeigen, dass die capillaren Gefässanlagen, wenigstens später, ringsherum frei liegen. So zeigt Fig. 95 ausser der Aorta mehrere der embryonalen Splanchnopleura anliegende Gefässdurchschnitte von dem in Entwicklung begriffenen Mesenchym umgeben, aber damit nicht verwachsen. Beachtenswerth ist auf dieser Stufe die innere, dem Darmendoderm zugekehrte zellenhaltige Gränzschicht des von der Splanchnopleura ausgehenden Mesenchyms. Die übrigen Figuren zeigen Gefässdurchschnitte aus dem Keimwallgebiet, gleichfalls in scharfer Abgränzung vom anliegenden Gewebe.

Die Gefässbildung im Knochenfischkeim.

Auf Studien über die Entwicklung des Salmonidenkeimes und speziell auch über das Verhalten des Periblasts und seiner Kerne habe ich zwar seit Jahren viel Zeit und Arbeit verwandt, ohne indessen zu allseitig entscheidenden Abschlüssen gelangt zu sein. Auch bedaure ich, zur Beobachtung lebender kleinerer Eier seit Langem keine Gelegenheit gefunden und bei den mir zugänglichen Salmonideneiern nur die nächste Umgebung der Embryonen fixirt und aufgehoben zu haben. Diese Lücke hoffe ich später einmal ausfüllen zu können.

Von den älteren Beobachtern über Fischentwicklung haben sowohl C. VOGT, als LEREBoullet erkannt, dass sich ein thätiges

Herz und Gefäßstämme bilden, bevor körperliches Blut vorhanden ist.¹⁾ Ueber die Herkunft der Blutkörperchen lauten die Angaben unbestimmt. LEREBoulLET lässt sie frei im Blut entstehen. C. VOGT nimmt an, dass es Anfangs keine besonderen Blutbildungsherde giebt, sondern dass sich das Blut in den Organen überall da bildet, wo Gefäße entstehen. Für später nimmt er eine über dem Dotter sich ausbreitende hämatogene Schicht an. Von VOGT's prächtigen Zeichnungen zeigt Figur 136 noch keine Gefäße des Aussenhofes, aber eine scharf umgränzte Pericardialhöhle und im Rumpftheil des Embryo eine kleinzellige Masse, die die Bezeichnung als Niere trägt, möglicherweise aber die Intermediärmasse von OELLACHER ist.¹⁾ Figur 137 und Figur 140 zeigen ein weites bluthaltiges Gefäßnetz in der unmittelbaren Umgebung des Embryo, bei der jüngeren Stufe weniger weit sich ausbreitend als bei der älteren. Die Bilder sprechen dafür, dass die Ausbreitung blutführender Gefäße vom Seitentheil des embryonalen Hinterkopfes aus peripheriewärts fortschreitet. — Uebrigens giebt es einige Angaben von neueren Autoren über peripherisch gelegene Blutinseln bei Fischeiern. So giebt GOETTE (1874) an, sich von deren Vorkommen überzeugt zu haben, und seitdem sind noch C. KUPFFER und sein Schüler GENSCHE (1882²⁾), sowie C. K. HOFFMANN (1880) für eine peripherische Entstehung des Blutes auf dem Periblast eingetreten. Ihre Angaben sind aber vielfach angegriffen worden. Die Forscher, deren Angaben zur Zeit am meisten Zustimmung erfahren haben, sind H. E. ZIEGLER und WENKEBACH.³⁾ Diese beiden Autoren trennen die Geschichte des Blutes von der der Gefässanlagen. Die Blutkörperchen entstehen nach ihnen nicht auf dem Dotter, sondern aus einem schon von OELLACHER als intermediäre Masse beschriebenen Zellenstrang, der an der Bauchseite der Chorda auftritt und der, wie ZIEGLER darthut, später zur Stammvene wird. Die Blutgefäße aber bilden sich zuerst

1) C. VOGT, Embryologie des Salmones 1842. Neuchâtel Taf. VI u. S. 198 ff. — LEREBoulLET, Recherches d'embryologie comparée 1853. Mémoires des savants étrangers Bd. XVII S. 564 ff.

2) In Max Schultze's Archiv Bd. X S. 196. GENSCHE, Im Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIX S. 144 ff.

3) H. E. ZIEGLER, Die embryonale Entw. von Salmo Salar Inaugdiss. Freibg. 1882 und die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. 1887 Bd. XXX S. 596. — K. F. WENKEBACH, Beiträge zur Entwgesch. der Knochenfische. Ebendass. Bd. 28 (1886) S. 241.

als offene Spalten oder Rinnen über dem Dotter, in denen das Blut strömen soll, schon bevor es von besonderen Gefässröhren umgeben ist. Die Gefässwandungen sollen nachträglich durch amöboide, aus dem Mesoderm des Embryo auswandernde Zellen gebildet werden. Letztere Darstellung steht im Widerspruch mit dem, was wir sonst über die Bildung von Blutgefässen wissen, und sie bedarf jedenfalls einer besonderen Nachprüfung.

Bei der Beobachtung von unzerschnittenen Forellen-Keimen, finde ich seitlich vom Embryo im Aussenhof liegende solide Gefässanlagen, bevor Blut auftritt. Diese Anlagen zeigen die bekannten charakteristischen Eigenschaften, es sind Stränge von

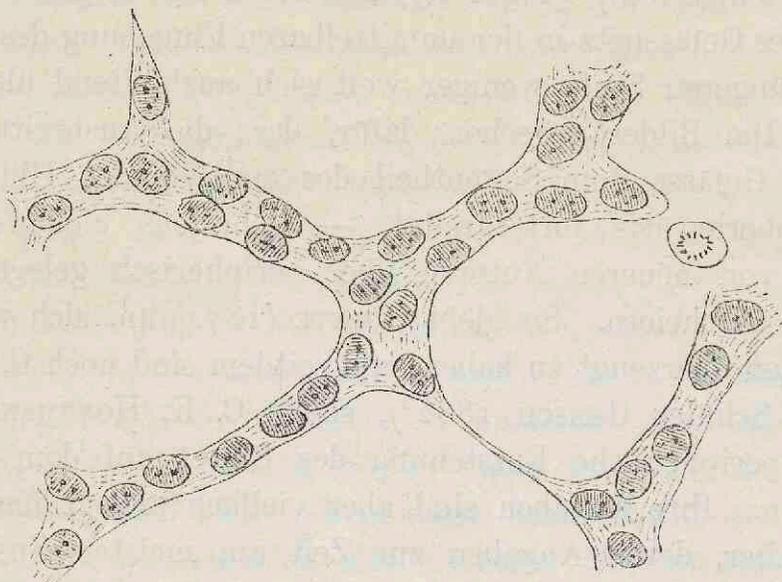


Fig. 98. Gefässanlagen des Aussenhofes eines Forellenkeimes. Die Länge des Embryo betrug $3\frac{1}{2}$ mm, die Einwachsung des Dotters war noch nicht vollendet. Flächenansicht des unzerschnittenen Keimes. Vergr. 500fach.

Zellen mit längsovalen Kernen. Die Stränge wechseln in ihrer Dicke, stellenweise zu dünnen Fäden ausgezogen, enthalten sie an anderen Orten zwei oder selbst drei Kerne neben einander, sie sind zu ziemlich weitmaschigen Netzen verbunden und laufen noch hier und da in blinde Sprossen spitz aus. Diese Gebilde sind am Forellenkeim schon sichtbar, bevor die Dotterumwachsung vollendet ist. (Die Figuren 98 u. 99 stammen von einem Präparat, dessen Embryo 3 mm lang war). Sie werden leicht übersehen, weil sie einestheils von geronnenen Dottermassen, anderseits von den unfänglichen Periblastkernen gekreuzt und theilweise überlagert werden. Grössere Blutinseln sind mir, wenigstens in der unmittelbaren Umgebung des Embryo, nicht begegnet.

Hinsichtlich dieser Gefässanlagen des Aussenhofes ist es schwer eine überzeugende Ableitung zu geben. Für ein Hereinwachsen aus peripherischen Gebieten kenne ich bis jetzt keine Anhaltspunkte, und eine Abstammung vom unterliegenden Periblast ist mir deshalb unwahrscheinlich, weil sich die mächtigen und meistens sehr langgestreckten Periblastkerne zu den Gefässanlagen indifferent verhalten. Sie kreuzen sie vielfach und verdecken sie dabei, ohne jemals damit in Verbindung zu treten. Dagegen darf man daran denken, dass die ausserembryonalen Gefässanlagen aus dem Embryonalgebiete stammen. Sowohl ZIEGLER als WENKEBACH geben an,

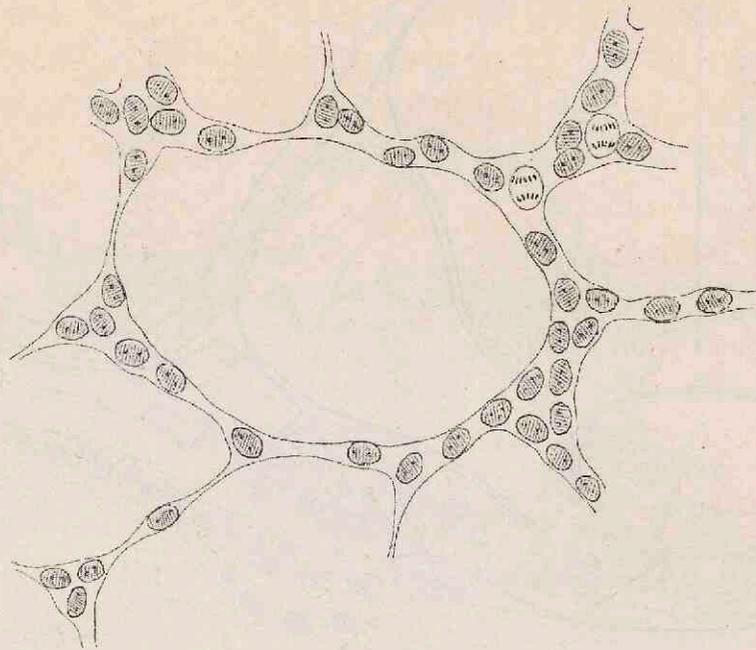


Fig. 99. Aehnliches Bild mit Mitosen. Vergr. 350fach.

bei lebenden Fischeiern eine Auswanderung amöboid beweglicher Zellen beobachtet zu haben, und sie nehmen an, dass ein Theil dieser Elemente zu pigmentirten Mesenchymzellen, andere zu Gefässwandungen, werde. Die Flächenansicht fixirter Keime steht mit dieser Annahme nicht in Widerspruch. Die innersten Gefässanlagen lassen sich bis zu einem neben dem Hinterkopf sich ausbreitenden Zellenfeld verfolgen, das dem extraembryonalen Theil des Hinterkopfcoelomes entspricht. Unter diesem verlieren sie sich.

An Durchschnitten durch die Hinterkopfgegend findet sich schon vor dem Auftreten von Gefässanlagen eine Anfangs sehr unscheinbare, dünne, zwischen den Periblast und die Seitenplatten eingeschobene Zellschicht. ZIEGLER hat diese Schicht bereits

gesehen und als Ursprungsgebiet des Herzendothels und der extraembryonalen Wanderzellen erkannt.¹⁾ Er leitet die Elemente dieser Schicht vom Kopfmesoderm ab, von dem sie durch die Seitenplatten abgelöst worden seien. Diese Ableitung ist unklar und hält den Beobachtungen gegenüber nicht stich. Beim Zurückgehen auf die Stufe vor Anlage des Herzens und vor Schluss des Hinterkopfdarmes findet sich unter der Splanchnopleura und theilweise noch unter dem Rande des Darmendoblasts eine schmale Kette von Zellen, die medialwärts bis zur virtuellen

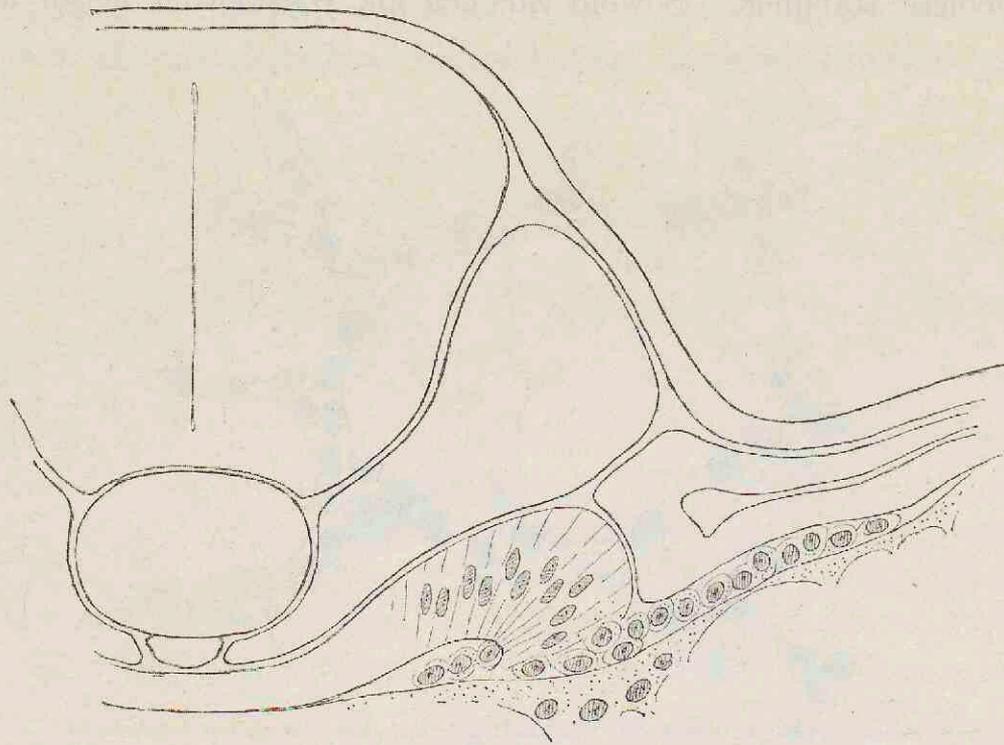


Fig. 100. Subpleurale Schicht eines Lachsembryo vor der Zeit der Herzbildung. Vergr. 350fach.

Darmlichtung verfolgbar ist und lateralwärts etwas zugeschärft ausläuft (Fig. 100). Ich werde diese Schicht der Kürze halber als Subpleuralschicht bezeichnen. Ihre morphologische Bedeutung scheint zu der Zeit unverkennbar, sie stellt den umgebogenen und frei auslaufenden Randtheil des Darmendoblasts dar. Das Verhalten dieser Gegend entspricht dem der früher beschriebenen Contactränder unter der noch offenen Darmanlage des Selachierkeimes, nur mit dem Unterschied, dass hier die Theile vielmehr zusammengedrängt sind. Wie dort, so läuft auch hier das auf dem Periblast aufruhende Fussstück des Endoblastes nach der Keimhöhle zu als eine aufgelöste Zellenreihe aus.

1) Von ZIEGLER abgebildet Taf. XXXVIII Fig. 32.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass der Periblast auch bei Knochenfischen am Wachsthum der subpleuralen Schicht Theil nimmt. Seine Kerne sind in der an den Endoblast anstossenden Schicht meistens klein, das Plasma auf dünne Schichten reduziert und die Ablösung selbständiger Zellen würde unter den gegebenen Verhältnissen unschwer zu verstehen sein. Ich möchte indessen diese Frage bis auf Weiteres offen lassen, da ich weder in einem, noch im anderen Sinn völlig entscheidende Anschauungen gewonnen habe. Die meisten Kerne des Periblast, auch wenn sie gleich

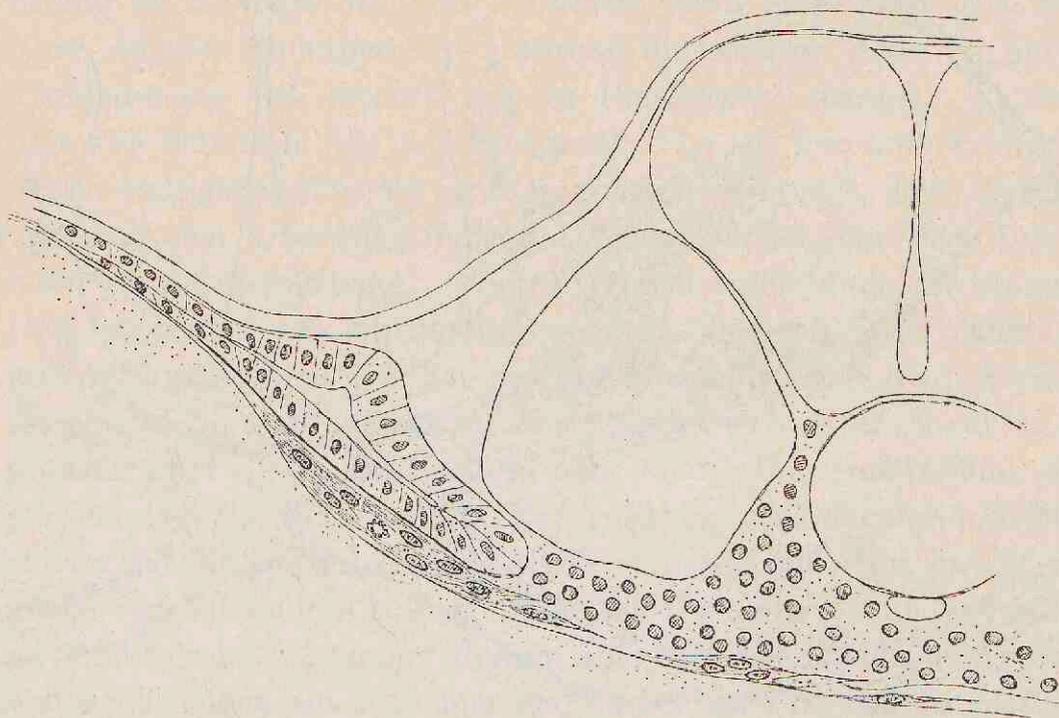


Fig. 101. Subpleurale Schicht eines Lachsembryo, etwas wenig später. Die Zellen der Schicht haben gestrecktere Formen und bilden theilweise solide Stränge, auch zeigen sich Mitosen. Vergr. 350fach.

gross sind, wie Zellenkerne, haben einen etwas anderen Habitus, sie sind durchsichtiger, von schärfer gezeichneten Chromatinnetzen durchsetzt; andere haben zwar das Aussehen wie Endoblastkerne, aber gerade bei solchen kann man wieder an zufällige Verschiebungen denken. Die Theile drängen sich eben auf sehr engem Raum zusammen.

In etwas weiter vorgerückten Stadien, aber immer noch vor Eintritt der Herzbildung, zeigen die subpleuralen Zellen vorwiegend gestreckte Formen, und sie legen sich theilweise dicht aneinander an, wobei auch zwei Kerne übereinander liegen können. Das Bild ist also jetzt das von mehr oder minder compacten Strängen, entsprechend denen, die wir als Gefässanlagen kennen (Fig. 101).

Zu der Zeit finden sich in der subpleuralen Schicht zahlreiche Mitosen.

Beim Beginn der Herzbildung können die Anlagen von dessen Endothel noch solid oder nur wenig gehöhlt sein, dann aber bildet sich unter zunehmender Ausweitung des Hinterkopfoelomes und,

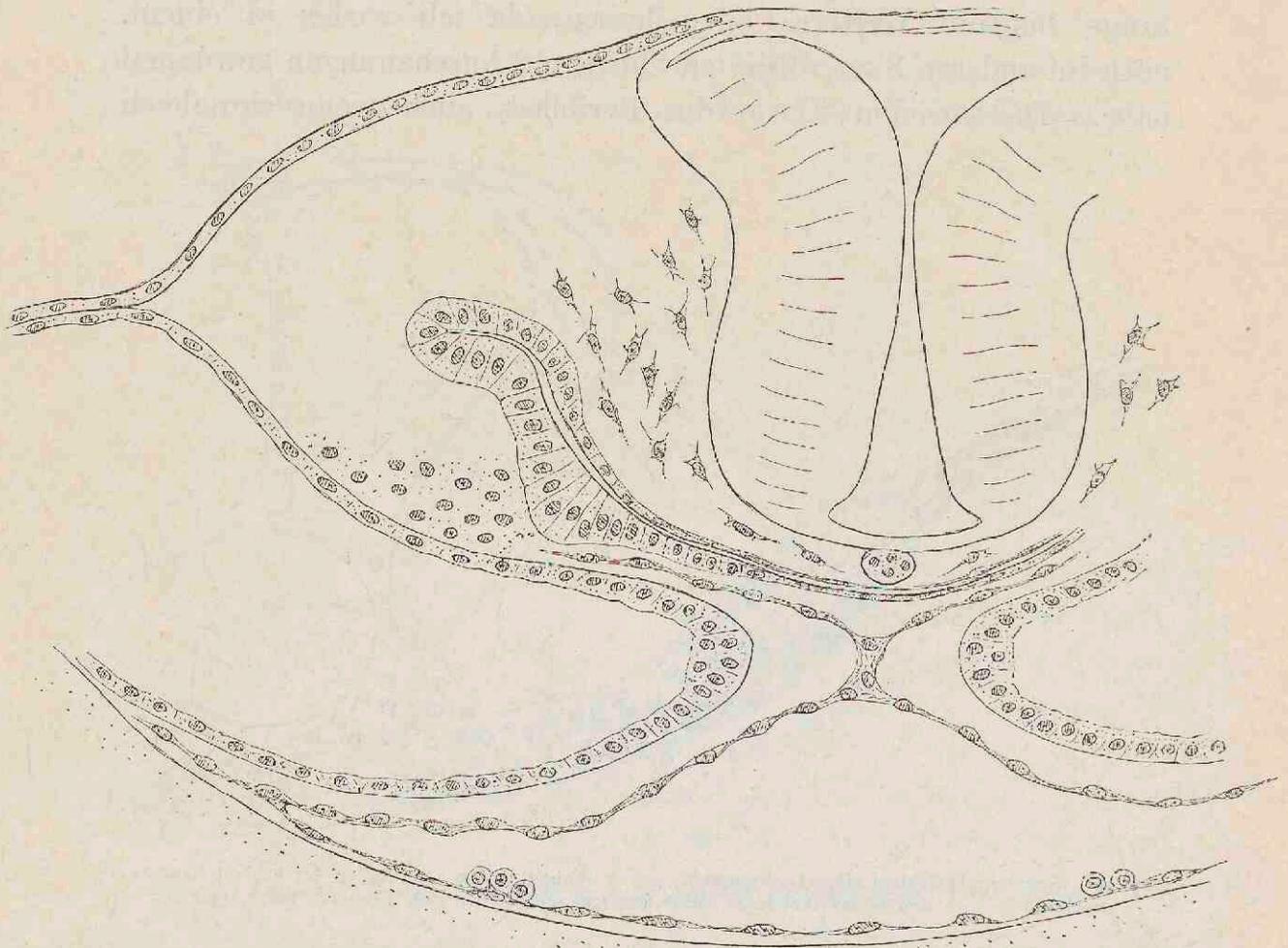


Fig. 102. Regenbogenforelle. Anlage des Herzens; von der Endothelplatte, die den unteren Raum zwischen den auseinander weiehenden Cardiopleuren einnimmt, geht nach dem Vorderdarm ein solider in 2 Sprossen auslaufender Fortsatz. Die beiden Seitensprossen hängen frei zwischen Darmendoderm und Splanchnopleura auf und sind als werdende Aortenbogen zu verstehen. Vergr. 280fach.

wie es scheint, durch Zusammenfließen Anfangs getrennter Lichtungen, ein geräumiger Endothelschlauch mit vereinzelt, der Wand anliegenden runden Zellen.¹⁾ Von dessen dorsaler Seite gehen dünne

1) Gute Darstellungen der subpleuralen Schicht und ihrer Bedeutung für die Bildung des Herzendothels giebt B. NOELDEKE in der Ztschr. für wiss. Zool. Bd. 65 1899 S. 517 ff. u. Taf. XXVII. Bemerkenswerth ist vor Allem der Anspruch S. 523, wonach NOELDEKE eine Vermehrung der „Herzzellen“ vom Dotter aus für möglich erklärt.

Zellensprossen ab, die am Vorderdarm vorbei in die Kopfwand eintreten. Es sind dies die Vorläufer von Aortenbogen, und wie andere Gefässanlagen, so bleiben auch sie von ihrer Umgebung isolirt und sie endigen schliesslich mit freien Spitzen (Fig. 102).

Als Quelle der Blutbildung wird seit den Arbeiten von H. E. ZIEGLER ein dicker Zellenstrang angesehen, der im Rumpfgebiet des Embryo (d. h. caudalwärts vom Herzen) zwischen der Chorda und dem Darmrohr auftritt, und den OELLACHER bereits gekannt und als intermediäre Masse beschrieben hatte.¹⁾ Dieser Strang ist Anfangs unscharf umgränzt, dann umgiebt er sich mit einer dünnen Endothelhaut, während die inneren Zellen in ihren Verbindungen sich lockern und zu Blutkörpern werden. Er verhält sich demnach wie eine Blutinsel. Das aus ihm hervorgehende Gefäss bezeichnet ZIEGLER als Stammvene. Wie sich diese Stammvene mit den arteriellen Gefässanlagen verbindet, das bedarf noch besonderer Untersuchung. Wahrscheinlich treibt auch die Stammvene nach Art von Blutinseln Sprossen, die sich unter einander und mit arteriellen Capillarsprossen verbinden und hohl werden. Ist einmal Blut vorhanden, so überschreitet es bald die Embryonalgränzen und tritt zunächst in das weite Röhrennetz ein, das jenseits davon sich ausbreitet. Die Annahme wandungsloser Gefässrinnen, für die sowohl ZIEGLER als WENKERACH eintreten, beruht auf einem unzweifelhaften Missverständniss. Die dünnen Wandungen der unverhältnissmässig weiten Röhren können leicht übersehen werden, vielleicht mögen sie auch hier und da bei der Präparation platzen.

Woher stammt nun aber die intermediäre Masse? OELLACHER lässt sie von den Seiten her in der Mitte zusammenrücken, ZIEGLER leitet sie von den Urwirbeln, FELIX von den Seitenplatten ab.²⁾ Meinerseits finde ich eine lockere, unterhalb der

1) OELLACHER, Beiträge zur Entwgesch. der Knochenfische 1872. Z. f. wiss. Zool. XXII Heft 4 S. 102 u. Taf. IV Fig. XII 4, XIII 3 u. XIV 5.

2) W. FELIX, Beiträge zur Entwgesch. der Salmoniden 1897 in MERKEL und BONNET's anatom. Heften Bd. VIII S. 342 unterscheidet das, was ich oben subchordale Mesenchymspanne genannt habe, als „Mesenchymaortenstrang“ von seinem „Venenstrang“ oder von OELLACHER's intermediärer Masse. Letztere Bildung leitet er vom medialen Abschnitt der Seitenplatten ab. Die seitliche Hervorwölbung der betreffenden Massen habe ich zwar während bestimmter Stufen auch gesehen, aber die scharf geprägten Bilder, die FELIX zum Beweis eines Hervorgehens aus den Seitenplatten zeichnet, habe ich bis jetzt nicht bekommen. Es ist abzuwarten, ob andere Fischspezies günstigere Anschauungen bieten, als die Salmoniden.

Chorda liegende Mesenchymspange, die seitwärts mit dem Urwirbelgewebe zusammenhängt. Sie bildet aber nur das Lager für die Aorten, und, soweit ich sie verfolgen kann, hat sie mit der Bildung der intermediären Masse Nichts zu thun. Diese stammt m. E. von unten her, vom Darmendoblast. Der Rumpf des Embryo liegt Anfangs mit seinem ausgebreiteten Darmendoblast dem Periblast flach auf. Die Darmrinne ist nur als seichte Furche angedeutet, und die Chorda berührt zu der Zeit fast unmittelbar den Endoblast. Eine niedrige Spalte wird durch das Vorhandensein der Subchorda bedingt, und in sie können sich schon ziemlich früh einzelne Mesenchymzellen einschieben. Während nun der Embryo schmaler wird, erheben sich seine Axialgebilde über ihre Unterlage, der Raum zwischen der subchordalen Gewebsspange und dem Periblast nimmt um das mehrfache seiner ursprünglichen Höhe zu, und er wird nun von einem Complex dicht zusammengedrängter Zellen erfüllt. Dieser Complex kann stellenweise zweilappig aussehen. Während früherer Entwicklungsstufen vermag ich ihn vom Darmendoblast nicht zu trennen, auch lässt sich unter ihm noch keine Anlage einer Darmlichtung entdecken. Das Ganze bildet eine ungesonderte Masse, die Verbindungen nach abwärts, aber nicht nach oben hin unterhält. Ich kann die Masse nicht anders deuten, denn als den zusammengeschobenen, seines epithelialen Gefüges baar gewordenen Darmendoblast. In gegebenen Stadien (Lachs von 4 mm) kann man, vom Kopf aus caudalwärts den Schnitten folgend, erkennen, wie der zwischen die Seitenplatten eingeklemmte Endoblast dorsalwärts bis zum Subchordalgebiet heraufreicht, während er ventralwärts mehr und mehr zu einem compacten Strange sich anhäuft. Unter diesem Strange erhält sich der umgebogene Endoblaststreifen als dünne Lage. Bei der Sonderung der Anfangs ungegliederten Masse entsteht die Darmlichtung mit verhältnissmässig dünner Epithelwand in der ventralen Hälfte des Stranges. Seitlich davon, zwischen ihr und der Splanchnopleura, erhält sich die Verbindung der Strangmasse mit den subintestinalen und subpleuralen Zellschichten. Diese zelligen Verbindungsstreifen werden in der Folge in die Gefässbildung mit einbezogen.¹⁾ Subpleurale, subintestinale

1) Ich kann für obige Verhältnisse auf die Abbildungen ZIEGLER's verweisen in dessen Aufsatz über die Entst. d. Blutes Taf. XXXVIII Fig. 42 ff. bes. auf Fig. 46.

und suprainestinale Gefäss- und Blutanlagen muss ich bis zu besserer Belehrung von dem primären Endoblast ableiten.

Als positives Ergebniss obiger Notiz ist festzustellen, dass die Gefässbildung bei Knochenfischen, gleich wie bei anderen Wirbelthieren, auf Grund von Anfangs soliden, netzförmig zusammentretenden Zellensprossen erfolgt. Demzufolge tritt die Gefäss- und Blutbildung der Knochenfische hinsichtlich ihres histologischen Verhaltens nicht aus dem Rahmen der Vorgänge heraus, die wir sonst bei Wirbelthieren beobachten. Unbefriedigend bleibt vorerst noch die eine Abweichung, dass bei Knochenfischen der Angioblast einen anderen Ausgangsort haben soll, als bei den übrigen Wirbelthieren. Diese Abweichung kommt zusammen mit anderen Eigenthümlichkeiten der Knochenfischentwicklung, und es bleibt späteren Forschern vorbehalten, ihr Verständniss anzubahnen. Vorerst kann darauf hingewiesen werden, dass die bei Knochenfischen vorkommende Blutbildung aus dem intraembryonalen Endoblast sich der bei anderen Wirbelthieren vorkommenden secundären Blutbildung in der Leber zur Seite stellen lässt.

Die Gefäss- und Blutbildung bei Batrachiern.

GOETTE, dessen grosses Unkenwerk man bei Studien über Amphibienentwicklung wohl noch auf lange Zeit hinaus als Ausgangspunkt wählen wird, schreibt dem Mesenchym, oder wie er es nennt, dem Bildungsgewebe eine eigenthümliche Rolle bei der Gefässbildung zu. Die ersten Blutgefässe sollen aus schlauchförmig sich erweiternden Lücken des interstitiellen Bildungsgewebes hervorgehen, die später auftretenden dagegen durch intracelluläres Hohlwerden aneinander gereihter Zellen entstehen. In einer seiner Tafeln (XII Fig. 211) bildet GOETTE sehr charakteristische, in spitze Sprossen auslaufende Gefässanlagen ab, von denen er allerdings einige in unmittelbarem Zusammenhang mit Mesenchymzellen zeichnet. Solch ein Zusammenhang ist m. E. nur scheinbar vorhanden und auf eine Ueberlagerung der beiderseitigen Elemente zurückzuführen. In einer anderen Figur derselben Tafel (Fig. 213) wird das Capillarnetz eines Larvenschwanzes in correcter Weise frei von Mesenchymverbindungen dargestellt. Soviel geht jedenfalls aus GOETTE's Darstellung hervor, dass auch bei den Batrachiern Gefässanlagen schon frühzeitig in der bekannten Form von Zellsträngen mit spitz auslaufenden Sprossen auftreten. Das Weiter-

sprossen bereits durchgängiger Capillaren ist für den Schwanz der Batrachierlarven seit langen Jahren, im Grunde schon seit den Arbeiten von TH. SCHWANN, bekannt und vielfach beschrieben worden.¹⁾ Ausdrücklich darf ich hier auf den auch neuerdings wiederholten Ausspruch von KOELLIKER hinweisen, wonach bei der Bildung der Blut- und Lymphgefäße des Schwanzes von Froschlarven keine Parenchymzellen zur Bildung verwendet werden, die neueren Gefäße vielmehr nur durch Sprossenbildung der endothelialen grösseren Röhren unter fortgesetzter Theilung ihrer Endothelkerne entstehen.²⁾

Das Blut entsteht, wie GOETTE gezeigt hat, ringsherum an der Oberfläche des sogenannten Dotters (oder correcter ausgedrückt des Lecithoblasten). Hier bilden sich, unter Zerklüftung oberflächlicher Dotterzellen, Blutinseln. Es ist dies eine Beobachtung, die unschwer zu bestätigen ist.

Die Gefässbildung bei Säugethieren und beim Menschen.

Auch bei diesem Abschnitt fasse ich mich kurz und knüpfe an litterarische Angaben an. Ein zwischen Splanchnopleura und Endoblast frei ausgebreitetes Gefässblatt und ein gesondertes Herzendothel sind bei Säugethierembryonen von V. HENSEN³⁾ zuerst gesehen und abgebildet worden. Auf das Verhalten ausserembryonaler Gefässanlagen und Blutinseln hat man erst in neuerer Zeit einige Aufmerksamkeit gerichtet. So liegen Angaben von BONNET und von SAXER über die Gefässanlagen der Nabelblase bei Wiederkäuern, beim Schwein und bei der Katze vor. BONNET lässt die Blutzellen intravasculär aus den Endothelien entstehen, wogegen SAXER⁴⁾ dafür eintritt, dass Blutzellenherde frei in den Mesenchymaschen der Nabelblase, d. h. ausserhalb der Gefässbahnen auftreten sollen. Die Wandung bilde sich erst secundär, und secundär trete auch die Verbindung mit dem Gefässsystem ein. Die Anfangs

1) SCHWANN mikroskop. Untersuchungen etc. 1839. S. 184 ff.

2) A. KOELLIKER, Erinnerungen 1899. S. 216.

3) V. HENSEN 1875, Beob. über die Befruchtung und Entw. des Kaninchens und Meerschweinchens. His u. Braune, Zeitschr. f. Anat. u. Entwggesch. Bd. I S. 367 u. Taf. X Fig. 37.

4) SAXER, Ueber die Entwicklung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der rothen und weissen Blutkörperchen in Merkel u. Bonnet's Anat. Heften 1896. S. 460 ff. In betreff der Rolle der Wander- und der Riesen- zellen verweise ich auf das Original.

in mannigfachen Formen auftretenden Blutzellen sollen aus sog. primären Wanderzellen hervorgehen. Diese Angaben der beiden Forscher weichen von einander und von denen von Graf v. SPEE und von HUBRECHT ab. HUBRECHT's Beobachtungen beziehen sich auf die frühe Entwicklung von Tarsius.¹⁾ Dieser kleine, von HUBRECHT zu den Primaten gerechnete Säuger schliesst sich in seiner Entwicklung dem Menschen insofern an, als er eine nur wenig umfängliche, die Keimblase nicht erfüllende Nabelblase und einen dicken Bauchstiel besitzt. Bevor es in der Nabelblasenwand zur Bildung von Gefässen und von Blutinseln kommt, treten solche Anlagen zwischen dem peripherischen Mesoderm und der placentaren Trophoblastwucherung, sowie im Gewebe des Bauchstieles auf. Ueber die histologischen Einzelheiten macht HUBRECHT keine Angaben; als Bildungsstätte der Gefäss- und Blutanlagen sieht er den Mesoblast an. Dem gegenüber weist Graf v. SPEE²⁾ dem in der Nabelblasenwand auftretenden Blut eine ganz andere Entstehungsweise an. Er schildert in eingehenderer Weise die Bildung eines eigenthümlichen, der Leber vergleichbaren Drüsenapparates in der Wand der Nabelblase. Innerhalb dieser Dottersackdrüsen treten blutkörperchenhaltige Zellen auf, als Abkömmlinge ächter endodermaler Drüsenzellen.

Meine eigenen Erfahrungen über die Nabelblase von menschlichen und von Kaninchenembryonen sind nicht abgeschlossen genug, um mich zu einer zusammenhängenden Mittheilung zu berechtigen. Ich begnüge mich mit Constatirung der Thatsache, dass auch bei Säugethieren Blut- und Gefässe zuerst extraembryonal entstehen und dass die Gefässe, wenn sie einmal gebildet sind, vom umgebenden Mesenchym scharf getrennt bleiben.

Histogenetische Verallgemeinerungen.

Eine Zusammenfassung der histogenetischen Ergebnisse dieser Arbeit führt nicht zu den übersichtlichen Ergebnissen, die ich seit Jahrzehnten von der histologischen Durcharbeitung der Ent-

1) HUBRECHT, Die Keimblase von Tarsius 1896. Aus der Festschrift für CARL GEGENBAUR S. 152 ff. und the descent of the Primates. New-York 1897.

2) F. Graf v. SPEE, Neue Beob. über sehr frühe Entwicklungsstufen des menschlichen Blies. His u. Braune Archiv 1896 u. Zur Demonstration der Drüsen des m. Dottersackes 1896. Anat. Anz. Bd. XII S. 76.

wickelungsgeschichte erhofft hatte. Gleichwohl sind diese Ergebnisse weder unwichtig noch uninteressant.

Gehen wir von den im Verlauf der Furchung entstandenen Blastomeren als den primitivsten Gliedern des werdenden Organismus aus, so sehen wir diese von einem gewissen Zeitpunkt ab, theils zu Keimblättern, theils zu Syncytien zusammentreten. Als eine besondere, durch ihre weitmaschigen Gerüste ausgezeichnete Form von Syncytien haben wir die schon von früh ab so weit verbreiteten Protenchyme zu verstehen.

Die Keimblätter pflegt man kurzweg als Epithelien zu bezeichnen. Das Wort ist für fertige, wohl differenzirte Gewebsformen geschaffen worden, und wenn wir es ohne weitere Beschränkung auf die Keimblätter anwenden, so laufen wir Gefahr, diesen Eigenschaften zuzuschreiben, die ihnen in Wirklichkeit nicht zukommen. Mit Recht hat schon KOLLMANN, gegenüber von KOELLIKER hervorgehoben, dass wir nicht befugt sind, die Keimblattepithelien schon als „Gewebe“ zu bezeichnen, sie sind wie KOLLMANN¹⁾ sich ausdrückt, „Zellenlager“, aus denen erst Gewebe entstehen werden. Eine ähnliche Erwägung gilt auch für die primären Syncytien und für die Protenchyme. Auch sie stellen noch undifferenzirtes, oder doch unvollkommen differenzirtes Material dar. Primäre Epithelien und primäre Syncytien und Protenchyme sind die Formen, in denen die lebende Substanz des Keimes sich zeitweise anordnet, und zwischen diesen Formen besteht noch kein tieferer Gegensatz. Aus primären Epithelien, bez. aus Halbepithelien können, wie dies die Geschichte des Mesoblast darthut, Mesenchyme hervorgehen. Andererseits legen sich Theile protenchymatös an, die in der Folge einen mehr oder minder ausgesprochenen Epithelcharacter annehmen. Dies gilt von den Urwirbeln und von den Seitenplatten, es gilt insbesondere auch vom Dotterendoblast von Selachiern, der aus einem freien Zellengerüst schliesslich zum geschlossenen Dottersackepithel wird.

Allein auch in Betreff der primären Epithelien bedarf es noch einer Verständigung, wie weit der Begriff reichen soll. Ich habe oben (S. 297) typische Epithelformen von unvollkommenen Formen unterschieden und darauf hingewiesen, dass nur ein Theil der

1) KOLLMANN im Nachwort zu seinem Aufsatz über den „Randwulst und den Ursprung der Stützsubstanz“ in HIS u. BRAUNE'S Archiv 1884 S. 464.

Keimschichten die typische, nach beiden Seiten hin durch eine Zona limitans geglättete Form erreicht. Gerade bei den Mesoblastschichten tritt die Oberflächenglättung in weiter Ausdehnung nur einseitig ein, und hier wächst die ungeebnet bleibende (basale) Fläche früher oder später zum Mesenchym aus. So liegen uns in den Seitenplatten zwei Zellschichten von halbpithelialeml Gefüge vor, an ihrer dem Coelom zugekehrten Fläche glatt, an der davon abgewendeten in ein Zellengerüst sich auflösend. Hat dies Zellengerüst die glatte Basalfläche des zugehörigen epithelialen Gränzblattes erreicht, so kann es sich nach diesem hin durch eine dünne Limitans nachträglich nochmals abgränzen (Fig. 95).

Der Gegensatz ausgebildeter Epithelien und Mesenchyme äussert sich, abgesehen von der Form der Zellen, im Grad der Raumerfüllung. Für primäre Epithelien trifft indessen der Character nicht durchgehend zu. Sowohl im Ectoderm als im Endoderm treten Auflockerungen des epithelialen Gefüges in weiter Verbreitung auf, meistens als vorübergehende Erscheinung. Zwischen den Zellen können breite Spalten entstehen, wobei der Zusammenhang der Elemente noch durch die beiderseitigen Limitantes gewahrt bleibt (Leiterepithelien).¹⁾ Gehen auch diese verloren, so kann sich das Epithel in eine unterbrochene Reihe von Zellen auflösen.

Eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit ausgebildeter Mesenchymgewebe gegenüber von den Epithelien liegt im relativen Uebergewicht der Kerne über das Plasma. Bei Blastomeren und bei voll ausgebildeten Epithelien ist in der Verhältnisszahl $\frac{\text{Kern}}{\text{Plasma}}$ der Nenner des Bruches im Allgemeinen grösser, oft sogar erheblich grösser als der Zähler, wogegen die beiden Werthe sich bei den Mesenchymzellen nahestehen, oder der Zähler selbst grösser sein kann, als der Nenner. Dazu kommt, dass die Kerne junger Mesenchymzellen im Allgemeinen sehr chromatinreich zu sein und unverhältnissmässig grosse Kernkörper zu enthalten pflegen.

Auch das Verhältniss zwischen Morphoplasma und Hyaloplasma ist, wenigstens in den ausgebildeten Epithelzellen, ein anderes, als in älteren Mesenchym- und Gefässkeimzellen. Was den Blasto-

1) Eine Darstellung dieser Verhältnisse findet sich in meinem Aufsatz „über mechanische Grundvorgänge etc.“ S. 72 ff.

meren und den aus ihnen hervorgehenden Epithelzellen die plastische Rundung giebt, das ist das Vorhandensein des weichen, bez. flüssigen, einer eigenen Gestaltung entbehrenden Hyaloplasmas. In den Mesenchym- und Gefässkeimzellen tritt das Hyaloplasma im Allgemeinen sehr zurück, und es kann schliesslich soweit reduziert sein, dass manche Mesenchymzellen nur aus Morphoplasma und aus Kern zu bestehen scheinen.

Fassen wir die physiologischen Leistungen der beiderlei Plasmabestandtheile, die STRASSBURGER mit den Bezeichnungen Kinoplasma und Trophoplasma characterisirt hat, ins Auge, so ist es leicht verständlich, dass Zellen, die fast ausschliesslich aus Kinoplasma bestehen, ganz andere Eigenschaften haben werden, als solche, in denen das Trophoplasma im Uebergewicht ist. Die ursprüngliche Beweglichkeit der Gefässkeim- und Mesenchymzellen und ihre frühzeitige trophische Verkümmern sind Eigenschaften, die sich ungezwungen aus deren vorwiegender Zusammensetzung aus Kinoplasma ableiten lassen, während andererseits die chemischen Leistungen von Epithelzellen mit dem Reichthum an Trophoplasma in Beziehung gesetzt werden können.

Mesenchymähnliche, aber von diesen verschiedene Bildungen treten auf, wenn in eingeschlossenen Epithelmassen das Hyaloplasma mächtig zunimmt, während das Morphoplasma auf ein feines Fadengerüst reduziert wird. Solche Pseudomesenchyme kennen wir schon lange aus dem Schmelzorgan der Säugethiere und aus den vorgerückten Stufen der Chorda dorsalis. Sie sind ja auch vielfach, obwohl mit Unrecht für Bindesubstanzen angesehen worden.

Bei der Entwicklung des Dotterendoblasts der Selachier entsteht Protenchym unmittelbar aus dem Syncytium des Periblast. Dabei geht das eine Plasmagerüst direct in das andere über. Die Plasmochoren des Syncytiums unterscheiden sich von ausgebildeten Zellen dadurch, dass sie nicht von Gränzsichten umschlossen sind. Es sind, wenn man den Ausdruck brauchen will, offene Zellen. Wir dürfen demnach auch die aus ihnen hervorgehenden Protenchymzellen als offene Zellen auffassen. Wandelt sich das Endoblastprotenchym nachträglich in Epithel um so kommt es zu einer Umgränzung seiner Elemente, d. h. zu einem Prozess, der als eine Art von Nachfurchung aufgefasst werden kann.

Es fragt sich nun, ob wir den Begriff von offenen Zellen auch auf die Mesenchymzellen übertragen dürfen, die aus dem Mesoblast hervorgehen, und deren Gerüstverbindungen erst secundär entstanden sind. Es lässt sich darauf schwer eine entscheidende Antwort geben. Gerade hinsichtlich der Binde-substanzzellen hat der Begriff offener Zellen viel Verlockendes, weil damit sofort auch die Beziehungen der Zellen zur Intercellularsubstanz in ein klares Verhältniss gebracht werden können. Diese tritt an die Stelle des den Epithelzellen zukommenden Trophoplasmas.

Von einem bestimmten Zeitpunkt ab beginnt die Differenzirung spezifischer Gewebsanlagen. Im Ectoblast sondern sich Medullarplatte, Ganglienanlagen und Hornblatt und in ersterer wiederum die Neuroblasten und die Spongioblasten. Aus den Urwirbeln sondern sich die Muskelzellen oder Myoblasten der Rumpfmuskulatur, aus der Cardiopleura die des Herzens, aus der Splanchnopleura das glatte Muskelgewebe des Eingeweiderohres etc. Mit der Zeit treten dann auch bei verschiedenen Epithelien etwas verschiedene Charactere zu Tage. Jede von diesen Gewebsanlagen hat ihren gegebenen Zeitpunkt der Differenzirung, der in der Regel auf nur kurze Termine beschränkt ist. Auch das Binde-substanzmesenchym hat seine bestimmte Differenzirungsperiode, die für die verschiedenen Mesenchymanlagen nicht allenthalben dieselbe ist.

Zu den am frühesten sich sondernden Gewebsanlagen gehört der Gefässkeim oder Angioblast. Seine Sonderung erfolgt sehr scharf, und sein Wachsthum geht nach durchaus eigenthümlichen Gesetzen vor sich. Man hat sich viel darüber erwärmt, ob der Gefässkeim aus dem Mesoderm, oder ob er aus dem Endoderm stamme. Das Eine ist sicher, er stammt aus dem Hypoblast, d. h. aus einer histologisch noch ungesonderten Anlage, und er liegt nach erfolgter Abgliederung zwischen Endodermanlage und Mesenchym eingeschoben. Sowie man das Wort Mesoderm als eine topographische Bezeichnung für alle zwischen dem Ectoderm und dem Endoderm liegenden Zellenlagen gebraucht, so kann man mit gutem Gewissen den Gefässkeim zum Mesoderm mit hinzu rechnen. Im Uebrigen erscheint die Reihenfolge der Ablösung unwesentlich. Ob sich eine Schicht als Mesoderm vom Endoderm löst und dann in Mesenchym und Gefässkeim spaltet, oder ob die beiden letzteren Anlagen eine nach der anderen frei

werden, das ist offenbar keine Frage von principieller Bedeutung. Sie würde es sein, wenn der Nachweis geliefert wäre, dass das ausserembryonale Mesoderm nach dem HERTWIG-RABL'schen Schema entsteht, dieser Nachweis steht aber bis heute noch aus.

Soll ich zum Schluss noch einmal versuchen, die histologischen Rollen der Keimschichten zu sondern, so komme ich zu folgender Aufstellung:

Der Epiblast liefert das Nervengewebe und die Horngewebe.

Der Hypoblast gliedert sich in

den embryonalen Mesoblast, die gemeinsame Anlage für das quergestreifte und glatte Muskelgewebe, für die Epithelien des Genitalapparates und für die embryonalen Bindsesubstanzen,

das ausserembryonale Mesenchym,

den Angioblast, die Anlage des Blutes und der Blutcapillaren,

das Endoderm, die Anlage der Epithelien und Drüsen des Eingeweiderohres.

Der Lecithoblast, da, wo er zur Entwicklung kommt, bildet einen Theil des Hypoblast.

Das alte Räthsel erweist sich zur Zeit immer noch ungelöst: noch können wir nicht sagen, weshalb ein Theil der gegebenen Anlagen zu glattem, ein anderer zu quergestreiftem Muskelgewebe, ein dritter zu Bindsesubstanzen wird, und was die Blut- und Capillarzellen bestimmt, so frühzeitig und so scharf sich von ihren scheinbar so nahen Verwandten, den Zellen der Bindsesubstanzen, zu scheiden.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	173
Ueber den Dotter der meroblastischen Eier und dessen Umbildung	176
Begriffe des Dotters oder Deutoplasmas	176
Verschiedene Formen desselben	177
Bezeichnungsweise: Dotterkörner, Dotterplättchen und Dottercytoide . . .	179
Dottercytoide des Vogeleies	181
Dottercytoide des Selachiereies	183
Das Verhalten des Eiplasmas zum Dotter. Die Begriffe von Periblast, Lecithoblast, Dotterorgan u. s. w.	187
Die Scheidung von Keimplasma und Dotter	187
Der Lecithoblast als Zwischenorgan und seine Rolle	188
Lecithoblast und Trophoblast	192
Der Lecithophor von VAN BENEDEEN	193
Haupttypen der Lecithoblastbildung bei Wirbelthieren	194
Keimwallbildung beim Hühnchen	195
Der Lecithoblast des Reptilieneies	200
Der Periblast der Selachier	208
Die Bildung des Selachierperiblasts	208
Die Auffassung von RÜCKERT	208
Kerngruppen und Brutnester	211
Innerer Bau der Periblastkerne	213
Kerne mit centrirt angeordnetem Chromatin	214
Kerne mit körnig dissociertem Chromatin	215
Uebergangsformen und deren Einreihung	216
Bildung polycentrischer Riesenkerne	218
Ueber die angeblich amitotische Theilung der Periblastkerne	219
Auffassung der Amitose	220
Vorgänge beim Umbau der Kerne	223
Die Riesenkernbildung im Lichte der allgemeinen Zellenlehre	223
Nucleoli und Centrosomen	225
Periblastkerne und umgebendes Plasma	226
Vermehrung der Chromatinsubstanzen	227
Ueber das Verhältniss des Periblasts zu den Schichten des Blastoderms	228
Bezeichnungen und deren Feststellung	228
Vorgänge bei der Embryobildung	230
Districteintheilung des Keimes	232
Die Contactränder des Blastoderms mit dem Periblast	234
Fussstück des Darmendoblasts	236
Der Dotterendoblast	238
Die BALFOUR'sche Höhle	242

	Seite
Ueber das Auftreten und die Vertheilung der Brutnester	244
Die Zellen des Aussenhofes	245
Die Vorgeschichte des Dotterendoblasts vor Bildung des Embryo	245
Die Herkunft der Zellen des Dotterendoblasts	247
Austritt von Zellen aus dem Periblast	247
Die weitere Entwicklung des Dotterendoblasts	256
Der rostrale Contactwulst	258
Zusammenfassung	259
Die Bildung des Dotterendoderms	260
Die Ergänzung des Darmendoderms vom Periblast aus	262
Aus der weiteren Geschichte des Periblasts	263
Das Randmesoderm	264
Zusammensetzung des ausserembryonalen Randmesoderms	268
Das Randmesenchym	269
Der Gefässkeim im Flächenbild	273
Histologischer Character des Gefässkeimes	275
Brutnester und Blutinseln	277
Der embryonale Mesoblast	278
Höhlenbildung	281
Die Bildung von Mesenchymgewebe aus dem Mesoblast	283
Die Trennung der Gefäss- und Bindesubstanzenanlagen	284
Die Herkunft von Mesenchym aus dem Mesoblast	286
Das Auftreten der ersten Blutgefässe im Embryo	288
Das Hereinwachsen der Blutgefässanlagen	289
Gefässsprossen im Selachierkeim	290
Allgemeines über Mesenchym	291
Die Endothelbezeichnung	293
Ueber Epithelien	295
Begriffsbestimmungen	297
Die Ausbreitung des embryonalen Mesenchyms	299
Das Weiterwachsen des Mesenchyms	300
Gefässkeim und peripherisches Mesenchym beim Hühnchen	301
Vergleichung der Verhältnisse im Selachier- und im Hühnerkeim	305
Das embryonale Mesoderm des Hühnchens	306
Die Gefässbildung im Reptilienkeim	308
Die Gefässbildung im Knochenfischkeim	310
Die subpleurale Schicht und der intermediäre Strang	314
Die Gefäss- und Blutbildung bei Batrachiern	319
Histogenetische Verallgemeinerungen	321
Epithelien, Syncytien und Protenchyme	322
Offene und geschlossene Zellen	324
Differenzirung der primären Gewebsanlagen	325

- ZEHNTER BAND. (XV. Bd.) Mit 7 Tafeln. hoch 4. 1874. brosch. Preis 21 M.
- W. WEBER, Elektrodynam. Maassbestimmungen, insbes. über das Princip der Erhaltung der Energie. 1871. 1 M 60 S.
- P. A. HANSEN, Untersuch. d. Weges e. Lichtstrahls durch e. belieb. Anzahl v. brechenden sphär. Oberflächen. 1871. 3 M 60 S.
- C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien. 1872. 2 M.
- W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 9. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. 2 M.
- Elektr. Untersuch. 10. Abhdl.: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Taf. 1872. 2 M.
- C. NEUMANN, Ueber die den Kräften elektrodynam. Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. 3 M 80 S.
- P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Theilungsfelder eines gradlinigen Maassstabes. 1874. 4 M.
- Ueber d. Darstell. d. grad. Aufsteig. u. Abweich. d. Mondes in Funktion d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. 1 M.
- Dioptr. Untersuch. mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. 2 M.
- ELFTER BAND. (XVIII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 21 M.
- G. T. FECHNER, Ueber den Ausgangswert der kleinsten Abweichungssumme, dessen Bestimmung, Verwendung und Verallgemeinerung. 1874. 2 M.
- C. NEUMANN, Ueber das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. 3 M.
- W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 11. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylls, des Idocrases und des Apophyllites. Mit 3 Taf. 1875. 2 M.
- P. A. HANSEN, Ueber die Störungen der grossen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. 6 M.
- W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Gypses, des Diopsids, des Orthoklases, des Albits und des Periklins. Mit 4 Taf. 1875. 2 M.
- W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansen'sche Objectiv. 1876. 3 M.
- C. NEUMANN, Das Weber'sche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise. 1876. 1 M.
- W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbes. über die Energie der Wechselwirkung. Mit 1 Taf. 1878. 2 M.
- ZWÖLFTER BAND. (XX. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1883. brosch. Preis 22 M.
- W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 13. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brocits, Coelestins, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinitis. Mit 3 Taf. 1878. 2 M.
- W. SCHEIBNER, Zur Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1879. 5 M.
- Supplement zur Abhandlung über die Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. 1 M 50 S.
- W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 14. Abhdlg.: Ueb. d. photo- u. thermoelektr. Eigensch. d. Flussspathes. M. 3 Taf. 1879. 2 M.
- C. BRUHNS, Neue Bestimmung der Längendifferenz zwischen der Sternwarte in Leipzig und der neuen Sternwarte auf der Türkenschanze in Wien. 1880. 2 M 40 S.
- C. NEUMANN, Ueber die peripolaren Coordinaten. 1880. 1 M 50 S.
- Die Vertheilung der Elektrizität auf einer Kugelcalotte. 1880. 2 M 40 S.
- W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 15. Abhandlung: Ueber die aktino- und piezoelektrischen Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. 2 M.
- Elektr. Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Ueb. die thermoelektr. Eigensch. d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Phenakits, Pennins, Dioptrases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Enklases und Titanits. Mit 3 Taf. 1882. 2 M.
- Elektr. Untersuch. 17. Abhdlg.: Ueber die bei einigen Gasentwicklungen auftretenden Elektrizitäten. 1883. 1 M 80 S.
- DREIZEHNTER BAND. (XXII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 30 M.
- G. T. FECHNER, Ueber die Frage des Weber'schen Gesetzes u. Periodicitätsgesetzes im Geb. d. Zeitsinnes. 1884. 2 M 80 S.
- Ueber die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maassbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. 7 M.
- W. BRAUNE und O. FISCHER, Die bei der Untersuchung von Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläutert am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. 2 M.
- F. KLEIN, Ueber die ellipt. Normalcurven der n ten Ordnung u. zugehörige Modulfunctionen der n ten Stufe. 1885. 1 M 80 S.
- C. NEUMANN, Ueber die Kugelfunctionen P_n und Q_n , insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n(xz + \sqrt{1-x^2}\sqrt{1-z^2}\cos\Phi)$ und $Q_n(xz + \sqrt{1-x^2}\sqrt{1-z^2}\cos\Phi)$. 1886. 2 M 40 S.
- W. HIS, Zur Geschichte des menschl. Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Taf. u. 10 Holzschn. 1886. 2 M.
- H. BRUNS, Über eine Aufgabe der Ausgleichsrechnung. 1886. 2 M.
- R. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Taf. 1887. 7 M.
- C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg. Mit 11 Holzschn. 1887. 3 M 20 S.
- VIERZEHNTER BAND. (XXIV. Bd.) Mit 54 Taf. u. 1 geolog. Karte. hoch 4. 1888. brosch. Preis 42 M.
- J. WISLIZENUS, Über die räumliche Anordnung der Atome in organischen Molekulan und ihre Bestimmung in geometrisch-isomeren ungesättigten Verbindungen. Mit 186 Fig. 2. Abdruck. 1889. 4 M.
- W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. 1. Th.: Das Ellenbogengelenk von O. Fischer. 2. Th.: Das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 12 Holzschn. u. 15 Taf. 1887. 5 M.
- J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Mit 6 Taf. 1887. 5 M.
- W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzschn. 1887. 1 M.
- O. DRASCH, Untersuch. über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Taf. 1887. 1 M.
- W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 18. Abhandlung: Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Borackitkrystalle. Mit 3 Taf. 1887. 2 M.
- W. HIS, Zur Gesch. des Gehirns, sowie der centralen u. peripher. Nervenbahnen. Mit 3 Taf. u. 27 Holzschn. 1888. 3 M.
- W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Antheil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Taf. 1888. 1 M 60 S.
- G. HEINRICIUS und H. KRONCKER, Beiträge zur Kenntniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme. Mit 5 Taf. 1888. 1 M 80 S.
- J. WALTHER, Die Korallenriffe d. Sinaibalbinsel. Mit 1 geolog. Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 34 Zinkotyp. 1888. 6 M.
- W. SPALTEHOLZ, Die Vertheilung der Blutgefässe im Muskel. Mit 3 Taf. 1888. 1 M 80 S.
- S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen. 1888. 1 M.
- C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. Zweite Abhandlung. Mit 19 Holzschn. 1888. 6 M.
- FÜNFZEHNTER BAND. (XXVI. Bd.) Mit 42 Tafeln. hoch 4. 1890. brosch. Preis 35 M.
- B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 und G. C. 4440, sowie einer Sterngruppe bei σ Piscium. Mit 2 Taf. und 2 Holzschn. 1889. 4 M.
- W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrössen organ. Säuren u. ihre Bezieh. zur Zusammensetz. u. Constitution ders. 1889. 5 M.
- W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Taf. und 6 Holzschn. 1889. 3 M.
- W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 1 Taf. 1889. 3 M.
- W. PFEFFER, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. 5 M.
- A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicula Cotta. Mit 3 Taf. 1889. 2 M.
- W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Mit 17 Taf. und 18 Fig. 1889. 8 M.
- W. HIS, Die Formenwickl. des menschl. Vorderhirns vom Ende des 1. bis z. Beginn des 3. Monats. Mit 1 Taf. 1889. 2 M 80 S.
- J. GAULÉ, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Mit 10 Taf. 1889. 3 M.
- SECHZEHNTER BAND. (XXVII. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 21 M.
- P. STARKE, Arbeitsleistung u. Wärmeentwicklung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Taf. u. 3 Holzschn. 1890. 6 M.
- W. PFEFFER, I. Über Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper. — II. Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen nebst Bemerk. über d. Aggregatzustand d. Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge. Mit 2 Taf. und 1 Holzschn. 1890. 7 M.
- J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den ägyptischen Wüsten. Mit 8 Taf. und 29 Zinkätzungen. 1891. 8 M.
- SIEBZEHNTER BAND. (XXIX. Bd.) Mit 43 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 33 M.
- W. HIS, Die Entw. d. menschl. Rautenhirns v. Ende d. 1. b. z. Beginn d. 3. Monats. I. Verläng. Mark. M. 4 Taf. u. 18 Holzschn. 1891. 4 M.
- W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die Beweg. d. Kniegelenks, u. a. neu. Meth. am leb. Mensch. gemess. Mit 19 Taf. u. 6 Fig. 1891. 5 M.
- R. HAHN, Mikrometr. Vermess. d. Sternhaufens Σ 762, ausgef. am zwölffüss. Äquatoral d. Leipz. Sternwarte. M. 1 Taf. 1891. 6 M.
- F. MALL, Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Taf. 1891. 5 M.
- L. KREHL, Beiträge zur Kenntniss der Füllung und Entleerung des Herzens. Mit 7 Taf. 1891. 5 M.
- J. HARTMANN, Die Vergrösserung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Taf. u. 3 Textfig. 1891. 8 M.

ACHTZEHNTER BAND. (XXXI. Bd.) Mit 26 Tafeln. hoch 4. 1893. brosch.	Preis 24 M.
W. HIS jun., Die Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbelthieren. Mit 4 Taf. 1891.	5 M.
C. NEUMANN, Über einen eigenthümlichen Fall elektrodynamischer Induction. Mit 1 Holzschm. 1892.	8 M.
W. PFEFFER, Studien zur Energetik der Pflanze. 1892.	4 M.
W. OSTWALD, Ueber die Farbe der Ionen. Mit 7 Taf. 1892.	2 M.
O. EICHLER, Anatom. Untersuch. über die Wege des Blutstromes im menschl. Ohrlyabirinth. Mit 4 Taf. u. 3 Holzschm. 1892.	8 M.
H. HELD, Die Beziehungen des Vorderseitenstranges zu Mittel- und Hinterhirn. Mit 3 Taf. 1892.	1 M. 20 S.
W. G. HANKEL und H. LINDENBERG, Elektrische Untersuchungen. 19. Abhandlung: Über die thermo- und piezo-elektrischen Eigenschaften der Krystalle des chloresauren Natrons, des unterschwefelsauren Kalis, des Seignettesalzes, des Resorcin, des Milchsüßers und des dichromsauren Kalis. Mit 3 Taf. 1892.	1 M. 80 S.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Bestimm. d. Trägheitsmomente d. menschl. Körpers u. sein. Glieder. Mit 5 Taf. u. 7 Fig. 1892.	4 M.
NEUNZEHNTER BAND. (XXXII. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1893. brosch.	Preis 12 M.
J. T. STERZEL, Die Flora des Rothliegenden im Plaucnschen Grunde bei Dresden. Mit 13 Taf. 1893.	12 M.
ZWÄHNZIGSTER BAND. (XXXIII. Bd.) Mit 6 Tafeln. hoch 4. 1893. brosch.	Preis 21 M.
O. FISCHER, Die Arbeit der Muskeln u. die lebendige Kraft des menschlichen Körpers. Mit 2 Taf. u. 11 Fig. 1893.	4 M.
E. STUDY, Sphärische Trigonometrie, orthogonale Substitutionen und elliptische Functionen. Mit 16 Fig. 1893.	5 M.
W. PFEFFER, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Mit 14 Holzschm. 1893.	8 M.
H. CREDNER, Zur Histologie der Faltenzähne paläozoischer Stegocephalen. Mit 4 Taf. u. 5 Textfig. 1893.	4 M.
EINUNDZWÄHNZIGSTER BAND. (XXXV. Bd.) Mit 17 Tafeln. hoch 4. 1895. brosch.	Preis 27 M.
O. EICHLER, Die Wege des Blutstromes durch den Vorhof u. d. Bogengänge d. Menschen. Mit 1 Doppeltaf. 1894.	1 M.
W. G. HANKEL und H. LINDENBERG, Elektrische Untersuchungen. 20. Abhandlung: Über die thermo- und piezo-elektrischen Eigenschaften der Krystalle des brom- und überjodsäuren Natrons, des Asparagins, des Chlor- und Brombaryums, sowie des unterschwefelsauren Baryts und Strontians. Mit 2 Taf. 1894.	1 M. 60 S.
S. LIE, Untersuchungen über unendliche continuirliche Gruppen. 1895.	5 M.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Der Gang d. Menschen. I. Th.: Vers. am unbelast. u. bel. Mensch. M. 14 Taf. u. 26 Textfig. 1895.	12 M.
H. BRUNS, Das Eikonol. 1895.	5 M.
J. THOMAE, Untersuchungen über zwei-zweideutige Verwandtschaften u. einige Erzeugnisse derselben. 1895.	3 M.
ZWEIUNDZWÄHNZIGSTER BAND. (XXXVII. Bd.) Mit 12 Tafeln. hoch 4. 1895. brosch.	Preis 20 M.
H. CREDNER, Die Phosphoritknollen d. Leipz. Mittelloigeäns u. d. norddeutschen Phosphoritzone. Mit 1 Taf. 1895.	2 M.
O. FISCHER, Beitr. zu e. Muskeldynamik. 1. Abhdlg.: Ü. d. Wirkungsweise eingelenkig. Muskeln. M. 8 Taf. u. 13 Textfig. 1895.	9 M.
R. BOEHM, D. südamerik. Pfeilgift Curare in chem. u. pharmakolog. Beziehg. I. Th.: Das Tubo-Curare. Mit 1 Taf. 1895.	1 M. 80 S.
B. PETER, Beob. am sechsölligen Repsoldischen Heliometer der Leipz. Sternwarte. Mit 4 Textfig. u. 1 Doppeltaf. 1895.	6 M.
W. HIS, Anatom. Forsch. ü. Joh. Seb. Bach's Gebeine u. Antlitz nebst Bemerk. ü. dessen Bilder. Mit 15 Textfig. u. 1 Taf. 1895.	2 M.
DREIUNDZWÄHNZIGSTER BAND. (XL. Bd.) Mit 12 Tafeln. hoch 4. 1897. brosch.	Preis 29 M.
P. DRUDE, Über die anomale elektrische Dispersion von Flüssigkeiten. Mit 1 Taf. und 2 Textfig. 1896.	2 M.
— Zur Theorie stehender elektrischer Drahtwellen. Mit 1 Taf. 1896.	5 M.
M. v. ERBEY, Untersuch. ü. d. Sinnesfunctionen d. menschl. Haut. 1. Abhdlg.: Druckempfindg. u. Schmerz. M. 16 Textfig. 1896.	5 M.
O. FISCHER, Beiträge zur Muskelstatik. Erste Abhandlung: Ueber das Gleichgewicht zwischen Schwere und Muskeln am zweigliedrigen System. Mit 7 Taf. und 21 Textfig. 1896.	6 M.
J. HARTMANN, Die Beobachtung der Mondnisterisse. Mit 4 Textfig. 1896.	5 M.
O. FISCHER, Beiträge zu einer Muskeldynamik. Zweite Abhandlung: Über die Wirkung der Schwere und beliebiger Muskeln auf das zweigliedrige System. Mit 4 Taf. und 12 Textfig. 1897.	6 M.
VIERUNDZWÄHNZIGSTER BAND. (XLII. Bd.) Mit 12 Taf. hoch 4. 1898. brosch.	Preis 23 M. 50 S.
R. BOEHM, Das südamerikanische Pfeilgift Curare in chemischer und pharmakologischer Beziehung. II. Theil (Schluss). I. Das Galebassencurare. II. Das Topfenurare. III. Über einige Curarerinden. Mit 4 Taf. u. 1 Textfig. 1897.	3 M.
W. WUNDT, Die geometrisch-optischen Täuschungen. Mit 65 Textfiguren. 1898.	5 M.
B. PETER, Beobacht. am sechsöll. Repsoldischen Heliometer d. Leipz. Sternwarte. II. Abhdlg. M. 2 Textfig. u. 1 Taf. 1898.	5 M.
H. CREDNER, Die Sächs. Erdbeben während der J. 1889 bis 1897. Mit 5 Taf. u. 2 in d. Text gedruckt. Kärtch. 1898.	4 M. 50 S.
W. HIS, Über Zellen- und Syncytienbildung, Studien am Salmonidenkeim. Mit 14 Figuren im Text. 1898.	4 M.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 21. Abhandlung: Über die thermo- u. piezo-elektrischen Eigenschaften der Krystalle des arsensauren Baryts, Bleioxyds, Strontians und Kalkes, des salpetersauren Baryts und Bleioxyds, des schwefelsauren Kalis, des Glyocolls, Taurins und Quercits. Mit 2 Taf. 1898.	2 M.
FÜNFUNDZWÄHNZIGSTER BAND. (XLIII. Bd.) Mit 25 Taf. u. 62 Textfig. 1900. Preis 26 M. 30 S.	
O. FISCHER, Der Gang des Menschen. II. Theil: Die Bewegung des Gesamtschwerpunktes und die äusseren Kräfte. Mit 12 Taf. und 5 Textfig. 1899.	8 M.
W. SCHEIBNER, Ueber die Differentialgleichungen der Mondbewegung. 1899.	1 M. 50 S.
W. HIS, Protoplasma-Studien am Salmonidenkeim. Mit 3 Taf. und 21 Textfig. 1899.	5 M.
W. OSTWALD, Period. Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Erste Mittheil. Mit 6 Taf. 1899.	3 M.
S. GARTEN, Beitr. zur Physiologie des elektr. Organes d. Zitterrochen. Mit 1 Lichtdruck- u. 3 lithograph. Taf. 1899.	5 M.
W. SCHEIBNER, Zur Theorie des Legendre-Jacobischen Symbols ($\frac{n}{m}$). 1900.	1 M. 80 S.
W. OSTWALD, Dampfdrucke ternärer Gemische. Mit 36 Textfig. 1900.	2 M.
SECHSUNDZWÄHNZIGSTER BAND.	
ERNST BECKMANN, Neue Vorrichtungen zum Färben nichtleucht. Flammen (Spektrallampen). Mit 2 Taf. 1900.	2 M.
W. OSTWALD, Period. Erschein. bei der Auflösung d. Chroms in Säuren. Zweite Mittheil. M. 16 Textfig. 1900.	2 M. 50 S.
O. FISCHER, Der Gang des Menschen. III. Theil: Betrachtungen über die weiteren Ziele der Untersuchung und Überblick über die Bewegungen der unteren Extremitäten. Mit 7 Tafeln und 3 Textfiguren. 1900.	6 M.
W. HIS, Lecithoblast und Angiolblast der Wirbelthiere. Histogenetische Studien. Mit 102 Textfiguren. 1900.	8 M.

Leipzig, November 1900.

B. G. Teubner.

SITZUNGSBERICHTE DER KÖNIGL. SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN. KLEINERE ABHANDLUNGEN.

BERICHTE über die Verhandlungen der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Erster Band. Aus den Jahren 1846 und 1847. Mit Kupfern. gr. 8. 12 Hefte.

— Zweiter Band. Aus dem Jahre 1848. Mit Kupfern. gr. 8. 6 Hefte.

Vom Jahre 1849 an sind die Berichte der beiden Classen getrennt erschienen.

— Mathematisch-physische Classe. 1849 (3) 1850 (2) 1851 (2) 1852 (2) 1853 (3) 1854 (2) 1855 (2) 1856 (2) 1857 (3) 1858 (3) 1859 (4) 1860 (3) 1861 (2) 1862 (1) 1863 (2) 1864 (1) 1865 (1) 1866 (5) 1867 (4) 1868 (3) 1869 (4) 1870 (5) 1871 (7) 1872 (4 mit Beihoff) 1873 (7) 1874 (5) 1875 (4) 1876 (2) 1877 (2) 1878 (1) 1879 (1) 1880 (1) 1881 (1) 1882 (1) 1883 (1) 1884 (2) 1885 (3) 1886 (4 mit Supplement) 1887 (2) 1888 (2) 1889 (4) 1890 (4) 1891 (5) 1892 (6) 1893 (9) 1894 (3) 1895 (6) 1896 (6) 1897 (3) 1898 (5) 1899 (6).

— Naturwissenschaftliche Reihe. 1898 1899.

— Philologisch-historische Classe. 1849 (5) 1850 (4) 1851 (5) 1852 (4) 1853 (5) 1854 (6) 1855 (4) 1856 (4) 1857 (1) 1858 (2) 1859 (4) 1860 (4) 1861 (4) 1862 (1) 1863 (3) 1864 (3) 1865 (1) 1866 (4) 1867 (2) 1868 (3) 1869 (3) 1870 (3) 1871 (2) 1872 (1) 1873 (1) 1874 (2) 1875 (2) 1876 (1) 1877 (2) 1878 (3) 1879 (2) 1880 (2) 1881 (2) 1882 (1) 1883 (2) 1884 (4) 1885 (4) 1886 (2) 1887 (5) 1888 (4) 1889 (4) 1890 (3) 1891 (3) 1892 (3) 1893 (3) 1894 (2) 1895 (4) 1896 (3) 1897 (2) 1898 (5) 1899 (3).

Druck von B. G. Teubner in Leipzig.

1128