

# Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere

https://hdl.handle.net/1874/276896

# STUDIEN

ÜBER

# ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER THIERE

VON

# D. EMIL SELENKA

PROFESSOR IN ERLANGEN.

Universited to UTDEOHE

ERSTES HEFT.

# KEIMBLÄTTER UND PRIMITIVORGANE

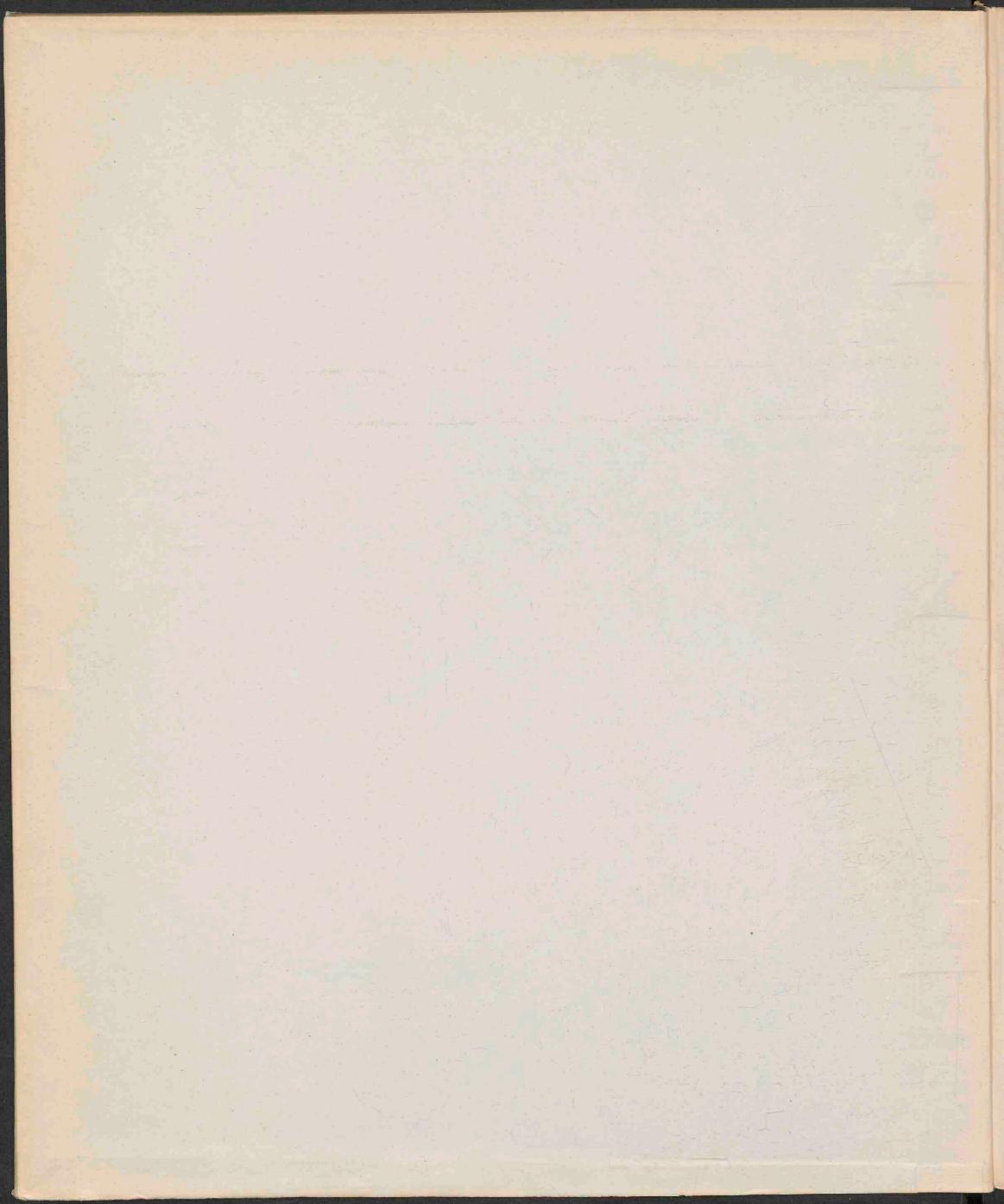
DER

# MAUS.

MIT VIER TAFELN IN FARBENDRUCK.

## WIESBADEN.

C. W. KREIDEL'S VERLAG. 1883.



# STUDIEN

ÜBER

# ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN VON

## EMIL SELENKA.

#### ERSTER BAND.

I. DIE KEIMBLÄTTER UND PRIMITIV-ORGANE DER MAUS.
II. DIE KEIMBLÄTTER DER ECHINODERMEN.
III. DIE BLÄTTERUMKEHRUNG IM EI DER NAGETIERE.

IV. DAS OPOSSUM (DIDELPHYS VIRGINIANA).

V. BEUTELFUCHS UND KÄNGURUHRATTE. KANTJIL. AFFEN OSTINDIENS. KALONG.

MIT 3 TEXTABBILDUNGEN UND 42 TAFELN.

WIESBADEN
C. W. KREIDELS VERLAG.
1883—1892.

When the course of the course

5000

Alle Rechte vorbehalten.

and the supplementation of the supplementatio

AND THE TREE STORY OF THE PARTY OF THE PARTY OF THE PARTY OF THE PARTY OF THE PARTY.

Druck der Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

TATELL TO THE WAR

# Inhaltsverzeichnis.

I. Heft. Keimblätter und Primitivorgane der Maus. Von Dr. Emil Selenka.	N.T.	Seite
vier Tafeln in Farbendruck		1-24
I. Vorbemerkung		3-7
II. Überblick über den Entwicklungsgang		7-8
III. Dic freie Keimblase. Deckzellen und formative Zellen		8-9
IV. Die Deckschicht und der Träger		9—12
V. Die Grundschicht des Ektoderms		13-15
VI. Das Entoderm, der Dottersack und die Chorda		16—17
VII. Primitivrinne und Mesoderm		17—18
VIII. Das Amnion		18-20
IX. Die Allantois		20-21
X. Der Uterus		21-22
XI. Vergleichung der Keimblätter von Arvicola arvalis und Mus musculus	sthet	22-23
		22 23
II. Heft. Die Keimblätter der Echinodermen. Von Dr. Emil Selenka. Mit se	echs	
Tafeln in Farbendruck		25-62
Vorbemerkung		28
I. Die Furchung		29-43
I. Synapta digitata	100	29-33
2. Die Echiniden		33-37
3. Die Ophiuriden		
4. Schlussfolgerungen	•	37—40
II. Das Mesenchym		40-43
1. Echiniden		43-47
2. Ophiuriden		44-45
3. Synapta digitata	* 12	45
4. Histologische Differenzierung der Mesenchymzellen		45-46
III. Die Mesodermeäcke	* .	46-47
III. Die Mesodermsäcke	9 <b>*</b> ; 9 <b>*</b> ;	48-53
I. Der Urdarm		48-49
2. Das Wassergefässsystem		49-51
3. Die Cölomsäcke		51 - 53

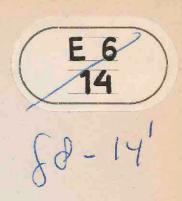
#### Inhaltsverzeichnis.

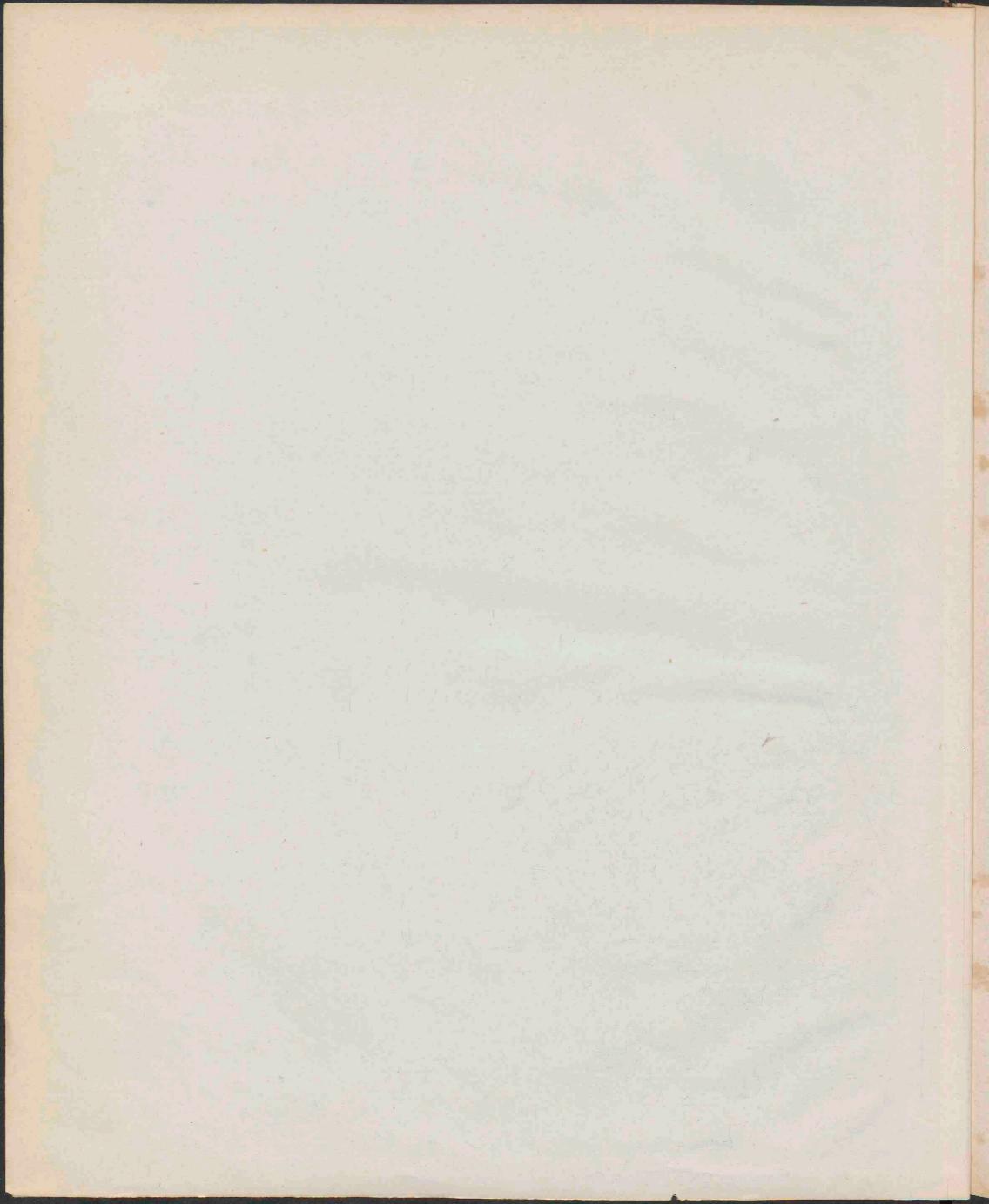
	Seite
IV. ZAUGULZO , , , , , , , , , , , , , , , , , , ,	53-58
I. Das Nervensystem der Synapta digitata	53-54
2. Mund und After der Synapta digitata	55
3. Cucumaria Planci	56-58
V. Resumé und Schlussfolgerungen	58-61
v. Resume and Demastrogorange.	
III. Heft. Die Blätterumkehr im Ei der Nagetiere. Von Dr. Emil Selenka. Mit	a seed
sechs Tafeln in Farbendruck	63—100
I. Vorbemerkung	67-69
II. Überblick über den Prozess der Blätterumkehr bei verschiedenen Nagern	70-72
III. Meerschweinchen, Cavia cobaya	73-88
I. Historisch-kritisches	73-80
	81-82
	83-84
3. Abkapselung der Keimblase	84-86
4. Ektoderm und Entoderm. Falsches und wahres Amnion	86-88
5. Primitivrinne und Mesodermanlage	88
6. Allantois. Placenta embryonalis	
IV. Matte und VValdinaus (mus decumental)	88-94
I. Eigene Beobachtungen	88—92
2. Historisch-kritisches	92-94
V. Die Feldmaus (Arvicola arvalis)	94-95
VI. Über die Ursachen der Blätterumkehrung	95-99
IV. Heft. Erste und zweite Hälfte. Das Opossum (Didelphys virginiana). Von	101—172
Dr. Emil Selenka. Mit vielzem Tutem in Tutem	
1. VOLWOLI	101—108
II. Überblick über den Entwickelungsverlauf	108—110
III. Furchung und Gastrulation	110—118
IV. Vergleichende Betrachtung der Furchung und Gastrulation bei den Knochenfischen,	
Sauropsiden und Mammalien	118-124
V. Die Keimblase circa 21/2 Tage nach Beginn der Furchung	124-125
VI. Keimblasen im Alter von 3 Tagen	125-127
VII. Entwickelung der Leibesform, der Ei- und Embryonalhüllen	127-140
	128-129
I. Die Granulosa  2. Der Eiweissmantel	129
	130-133
2. 1745 Allimon	
4. Chorion	139—140
5. Elliwickchang der Beibesterm	
VIII. DIC Milatitolis	
IX. Das Gefässsystem	140—150
X. Chorda dorsalis	151-153
XI. Die Gaumentasche	153—156
XII. Epidermis und Mundhöhle	156-157
XIII. Das Beuteljunge	157-161
XIV. Der Uterus	161-162
XV. Verwandtschaftliche Bezichungen der Beuteltiere zu den Sauropsida und Mammalia	
placentalia	162-16
XVI. Literatur	168-172
Avi. Literatur	

### Inhaltsverzeichnis.

	Scite
V. Heft. Erste Hälfte. Mit sieben Tafeln in Farbendruck	173—206
A. Beutelfuchs und Känguruhratte (Phalangista et Hypsiprymnus). Von	
Dr. Emil Selenka	173—185
	173-175
II. Überblick über den Verlauf der Entwickelung. Allgemeiner Entwickelungstypus	175-180
III. Keimblasen, Eilinge und Beuteljunge	180—185
I. Zweiblätterige Keimblase	180
2. Keimblase von circa zwei Tagen	181
3. Keimblase von drei Tagen	181-182
4. Keimblase von circa vier Tagen	182-183
5. Eiling von fünfeinhalb Tagen (zweidreiviertel Tage vor der Geburt)	183-184
6. Das Beuteljunge	185
B. Zur Entstehungsgeschichte des Amnion. Von Dr. Emil Selenka	186—189
C. Das Kantjil (Tragulus javanicus). Von Dr. Emil Selenka.	189-194
D. Affen Ostindiens. Von Dr. Emil Selenka	195-206
I. Vorbemerkung	195-196
II. Überblick über den Verlauf der Entwickelung.	197-206
I. Einleitende Bemerkungen	197-201
	201-202
	202-204
4. Keimblase C. Cercocebus cynomolgus, L., Javaaffe von Tandjong Priok (Java)	204-205
5. Keimblase F. Cercocebus cynomolgus, Autt., Javaaffe, von Java	205—206
Zweite Hälfte. Mit fünf Tafeln in Farbendruck	207-233
D. Affen Ostindiens (Ergänzungen)	207-208
E. Keimbildung des Kalong (Pteropus edulis). Von Dr. Emil Selenka	209-217
Vorbemerkung	209-210
I. Die Keimblasen	210-213
I. Zweischichtige Keimblase	211-212
2. Das Mittelblatt	212-213
II. Die Blattumkehr	
F. Dottersack und Placenta von Pteropus edulis. Von Dr. Rudolph Göhre	218-233
Vorbemerkung	
I. Das älteste Entwickelungsstadium	220-225
I. Uterus und Fötus	220-222
2. Dottersack	222-223
3. Placenta	223225
II. Anlage und Umbildung von Dottersack, Allantois und Placenta	225-230
I. Dottersack	225-228
2. Placenta	229-230
III. Schlussbetrachtung	230-231
IV Literatur	231-232

ade, it is a second of a constraint of the II and III went of the





# STUDIEN

ÜBER

# ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER THIERE

VON

# D. EMIL SELENKA

PROFESSOR IN ERLANGEN.



N.1078

ERSTES HEFT.

### KEIMBLÄTTER UND PRIMITIVORGANE

DER

# MAUS.

MIT VIER TAFELN IN FARBENDRUCK.

## WIESBADEN.

C. W. KREIDEL'S VERLAG. 1883.

DRUCK VON CARL RITTER IN WIESBADEN.

8701.4.

### 1. Vorbemerkung.

Das räthselhafte Phänomen der Blätterumkehrung im Eie einiger Nager wurde fast gleichzeitig von Reichert und Bischoff entdeckt.

Wie Reichert<sup>1</sup>) im Jahre 1860 mittheilt, hatte er bereits im März 1842 "die eigenthümliche Lage der Darmrinne an der Aussensläche des Eies" bei einem Meerschweinchen aus einer späteren Entwickelungsperiode beobachtet. Die gleichen Lagerungsverhältnisse entdeckte er später auch bei der Ratte und der Maus; auf Seite 101 der unten eitirten Abhandlung heisst es wörtlich: "ich fand, dass die Ratten und Mäuse ganz ähnliche Bildungsverhältnisse wie die Meerschweinehen darboten, und machte die Beobachtung, welche ich zugleich in dem dortigen (Dorpater) naturwissenschaftlichen Vereine 1849 vortrug, dass die umgekehrte Lage des Rückens und der Darmrinne an der angeblichen Eiblase schon zur Zeit der Bildung der primitiven Rückenplatten auftrete."

Unabhängig von Reichert machte Bischoff<sup>2</sup>) am Meerschweinchen-Ei die Entdeckung, dass der Embryo mit seiner Rückenseite nicht nach aussen hin, sondern gerade umgekehrt liege: "er liegt mit seiner Bauchseite nach aussen, mit seinem Rücken gegen die Eihöhle." Bischoff, nachdem er in der Entwickelung der Eier vom Kaninchen und Hunde, sowie der Wiederkäuer und Schweine erkannt hatte, dass sie "in allen wesentlichen Punkten grosse Uebereinstimmung zeigten", verfolgte die Entwickelung des Meerschweinehens zunächst auf Veranlassung einer Mittheilung Leuckart's, dass das Ei des Meerschweinehens "schon früh vor Auftreten des Embryos an den Uterus festwachse, sowie dass ferner die Allantois bei diesem Thiere sich sehr früh entwickele." Nach seinen, an Hypudaeus amphibius gemachten Beobachtungen, hält es Bischoff für wahrscheinlich, "dass sich Ei und Embryo desselben in ähnlicher Weise wie bei dem Meerschweinehen entwickeln, und wahrscheinlich finde sich alsdann dieselbe Entwickelungsweise auch noch bei anderen Nagern".

2) Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Giessen, 1852.

<sup>1)</sup> Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens, in: Abhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin (aus dem Jahre 1861) 182. Erste Abtheilung, pag. 97—216; Tafel I—VIII.

Sowohl Reichert wie Birchoff versuchten eine Erklärung dieses räthselhaften Phänomens; aber obwohl beide Forscher in ihren Ansichten über die Bedeutung der Blätterumkehrung wesentlich auseinander gingen, so blieb die Frage lange Zeit ruhen, bis erneute Studien über die Entwickelung der Säugethiere auch das Problem der Blätterumkehrung wieder in den Kreis der Forschung hineinzogen.

HENSEN's 1) Untersuchungen über die Keimblätter des Meerschweinchens brachten die Frage nach dem Zustandekommen und der Bedeutung der Blätterumkehrung dem Verständnisse näher, ohne dass es diesem Forscher, wie er selber eingesteht, gelungen wäre, ohne Zuhilfenahme von Hypothesen das Problem auf jene Bildungsgesetze zurückzuführen, welche bei den übrigen Thieren eine allgemeine Gültigkeit haben.

Ich entschloss mich daher im Frühling 1881, die Anlage der Keimblätter bei der weissen Varietät der Hausmaus zu studiren, in der Hoffnung, dass dieses Thier ein günstigeres Object für die Untersuchung der Blätterumkehr abgeben würde. Embryologische und anatomische Arbeiten anderer Art, welche der Erledigung harrten, veranlassten mich jedoch, jene Untersuchungen zu unterbrechen. Im Sommer 1882 griff ich das Thema wieder auf, und war bis August in Besitz von 200, in Schnittserien zerlegter Embryonen gelangt.

Am 8. October desselben Jahres besuchte ich Kupffer, der gleichzeitig die Entwickelung der Feldmaus (Arvicola arvalis) untersucht hatte und mich, nach Durchsicht meiner Präparate und Zeichnungen veranlasste, eine vorläufige Mittheilung<sup>2</sup>) meiner Befunde zu geben, wozu ich um so mehr Veranlassung sah, als von Fraser<sup>3</sup>) eine kurze Bemerkung über die Entwickelung der Ratte und Maus zur Veröffentlichung gelangt war; letztere Arbeit erhielt ich erst später.

Die Resultate, zu denen Kupffer<sup>4</sup>) gekommen, stimmten im Allgemeinen mit den meinigen überein. Wir waren Beide zu der Anschauung gelangt, dass der Process der Blätterumkehr auf die Einwucherung des "Zapfens" zurückzuführen sei, welcher die Grundblätter vor sich her schiebe, d. h. die Keimscheibe gegen das Centrum des Eies zu convex vorwölbe, und somit das Ektoderm zum inneren, das Entoderm zum äusseren

<sup>1)</sup> V. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens, in: Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgegeben von W. His und W. Braune. Erster Band. 1876, pag. 213—273, Tafel VIII—XII; pag. 353—423, Tafel X—XII.

<sup>2)</sup> Selenka, Keimblätter und Gastrulaform der Maus, in: Biologisches Centralblatt, II, 1882, Nr. 18, November; pag-550-80, nebst 9 Holzschnitten.

<sup>3)</sup> Fracer, The British Association Reports, in: Nature, September 14, 1882. (Vol. XXVI. — No. 672) pag. 493. — Die ganze Mittheilung lautet wörtlich folgendermassen: Dr. Fraer proceeded to the description of his results on the early development of certain rodents, illustrating his remark by drawing on the board. He showed that the guinea-pig, instead of standing isolated among mammalia by its peculiar form of development, shared this isolation among rodents with the rat and the mouse. He traced the history of the ovum from the sixth day after union of the sexes, up to the formation of the allantoic circulation. Dr. Fraer, whose work is still incomplete, but who is at present busy with the earliest condition of the ovum, offered no explanation of this important result. He insisted, however, upon the hypoblastic layer being external from the close of segmentation, and that the inversion of the layer therefore existed in these three animals from the earliest segmentation phenomena.

<sup>4)</sup> Kuppper. Das Ei von Arvicola arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben (mit 1 lithogr. Tafel), in: Sitzungsber. d. K. Bayr. Akad. d. Wiss. II. Classe, 1882; V. Sitzung vom 4. November, pag. 621-637.

Keimblatt mache. Kupffer war geneigt, den "Zapfen" vom Uterusepithel abzuleiten, was ich entschieden bestreiten musste; nach Durchmusterung einiger Schnittserien schloss sich Kupffer meiner Ansicht an, dass der Zapfen ein Gebilde des Eies selbst sei. Dagegen überzeugten mich Kupffer's Präparate, dass der Zapfen nicht vom eigentlichen Ektoderm der Keimscheibe abstamme, von welchem er frühzeitig räumlich und histologisch getrennt war, während ich aus meinen Präparaten nicht zu erkennen vermochte, ob der Zapfen vom Ektoderm oder aber von den Deckzellen gebildet werde. Mehrere ganz junge Keimblasen der Hausmaus, welche ich Anfangs November schnitt, gaben mir die Bestätigung, dass auch bei der Hausmaus der Zapfen nicht von dem eigentlichen (formativen) Ektoderm (Grundschicht des Ektoderms) abzuleiten sei, sondern durch lokale Wucherung der Deckzellen (RAUBER) entstehe.

Im Laufe des Winters und Frühjahrs studirte ich sodann die Entwickelung des Meerschweinchens und der Ratte (weisse Varietät). Es zeigte sich, dass bei der Ratte nicht, wie Fraser behauptet, die Inversion der Keimblätter schon während der frühesten Furchungsstadien zur Ausprägung gelangt, sondern dass dieselbe erst später, und zwar grade so wie bei der Hausmaus von Statten geht. Auch die Anlage des Mesoderms, des Amnion, der Allantois vollzieht sich in der nämlichen Weise wie bei der Hausmaus. Bei dem Meerschweinehen dagegen zeigen sich beträchtliche Abweichungen von diesem Bildungsmodus, indem ein Dottersack gar nicht entsteht, während die Bildung des Amnion, des wahren wie des falschen, bereits lange vor Auftreten der Primitivrinne und des Mesoderms beginnt.

Im dritten Hefte der "Studien", welches noch im Laufe des Jahres zur Publication gelangt, werde ich diese Verhältnisse ausführlich besprechen und durch Abbildungen illustriren.

Die Keimblasen und Embryonen der weissen Hausmaus wurden in folgender Weise gewonnen und verarbeitet.

Nachdem im Juni eine grössere Anzahl von männlichen und weiblichen Mäusen vierzehn Tage lang nach Geschlechtern isolirt geblieben waren, wurden dieselben zusammen gelassen. Die Begattung geschah meist gegen Abend, selten während des Tages. Von hundert weiblichen Exemplaren waren, wie die nachfolgende Section ergab, etwa die Hälfte am zweiten bis fünften Tage, ungefähr dreissig Stück am sechsten bis siebenten Tage, und die übrigen kurz vor oder nach dem genannten Termine belegt.

Nach mehreren wenig glücklichen Versuchen, die Keimblasen und Embryonen aus den der Länge nach am freien Rande aufgeschnittenen Uterushörnern intact herauszulösen, wurden die trächtigen Uteri in toto ausgeschnitten und in angewärmter oder kalter Lösung von Pikrinschwefelsäure einige Stunden belassen, nach Extraction der Säure in Boraxcarmin durchgefärbt u. s. w., und endlich in Paraffin eingebettet. Behufs Anfertigung von feineren Schnitten empfiehlt es sich, die äussere muskulöse Uteruswand,

welche gewöhnlich während des Verbleibens in Terpentin und Paraffin sehr hart wird, nach dem Einspannen in die Schlittenklammer mit einem Skalpel abzuschneiden: es lassen sich dann Schnitte von ½,00 bis ½,00 mm mit Leichtigkeit anfertigen. Durchschnittlich erweisen sich Schnitte von ½,00 bis ½,00 mm Dicke als die brauchbarsten. Empfehlenswerth ist es, zugleich einige Keimblasen im unverschrten Zustande zu beobachten; um diese zu erhalten, fertigt man die Schnitte von der Dicke der Keimblase an und schneidet, wenn nöthig, mit einem erwärmten Skalpel die Uteruswand vorsichtig ab, sodass die Embryonalanlage allein übrig bleibt. Diese Behandlungsweise gewährt die grossen Vortheile, dass die Keimblase nicht der Gefahr der Schrumpfung ausgesetzt wird, und dass die mit dem Ei in Verbindung getretenen Gewebe des Uterus intact und uuverrückt erhalten bleiben.

Im Ganzen wurden über 200 Embryonen der verschiedensten Entwickelungsphasen in Schnittserien zerlegt. Jüngere Keimblasen, welche noch keine sichtbaren Anschwellungen der Uteruswand bewirkt hatten, deren Anwesenheit im Uterus aber aus dem Vorhandensein von gelben Körpern erschlossen werden konnte, wurden in der Weise gewonnen, dass der ganze Uterus in Schnitte zerlegt wurde.

Die Erfahrung lehrte, dass die jungen ellipsoidischen oder cylindrischen Keimblasen mit ihrer Längsaxe stets senkrecht zur Längsaxe des Uterushorns und mit ihrer Basis, dem Träger (Zapfen), in denjenigen Theil der Uteruswand eingefügt stehen, welcher zunächst dem Mesometrium liegt. Längsschnitte des Eicylinders erhält man demnach sowohl durch Schnitte, welche den Uterus quer, als durch solche, welche denselben der Länge nach parallel dem gespannten Mesometrium treffen. Später senkt sich die "Kuppe des Eicylinders" (nach Kuppfen's Nomenklatur) entweder gegen die Vulva oder gegen das Ovarium hin; da jedoch die Lage des in Paraffin eingebetteten Eies meist recht gut mit Hilfe einer Loupe erkannt werden kann, sobald nur die Schnittfläche demselben nahe gekommen ist, so kann durch passende Umlegung des Schnittblockes jede gewünschte Schnittrichtung erzielt werden. Längsschnitte durch die Primitivrinne erhielt ich meist durch Schnitte, welche dem gespannten Mesometrium parallel gingen.

Die Behandlung der trächtigen Uterushörner in toto hat den grossen Vortheil, dass die Einwirkung der zur Verwendung kommenden Flüssigkeiten auf die Embryonen eine ganz allmäliche ist. Keines der so gewonnenen Präparate zeigt sehr erhebliche und störende Schrumpfungen, sodass alle Zeichnungen direkt mit der Camera angefertigt werden konnten; dass immerhin geringe Veränderungen in Bau und Lage der Gewebe bei der Behandlung mit härtenden und entwässernden Flüssigkeiten eintreten, ist zu erwarten; doch habe ich auf diese keine Rücksicht genommen.

Die Zahl der Embryonen in einem Mutterthiere schwankt zwischen 2—9; meist finden sich 5—7. Ganz junge Weibehen tragen oft nur 2—3 Junge. Die Embryonen eines und desselben Uterus stehen immer auf nahezu gleicher Entwickelungsstufe.

Ueber das Alter der verschiedenen Entwickelungsstufen bedaure ich keine exacten Angaben machen zu können. Die Loslösung der Eier scheint in den Sommermonaten durch die Begattung provocirt zu werden; bisweilen aber, zumal im Frühjahr, waren einzelne Weibehen nach vierzehntägigem Beisammensein mit den Männehen noch nicht oder erst kürzlich befruchtet. Da es aber nur selten gelingt, die Begattung zu beobachten, und ich kein anderes praktisches Mittel gefunden habe, den Termin der Befruchtung zu bestimmen, so sehe ich mich veranlasst, auf absolute Zeitangaben gänzlich zu verzichten.

## 2. Ueberblick über den Entwickelungsgang.

Die Modificationen, welche die Anlage der Primitivorgane bei der Maus in Folge der Blätterumkehrung erleidet, lassen sich durch die Vergleichung mit dem normalen Entwickelungstypus, wie dieser beim Kaninchen am genauesten erforscht worden ist, am klarsten darlegen.

In Figur 42 auf Tafel III sind die frühen Entwickelungsphasen des Kaninchens unter K<sub>1</sub> bis K<sub>3</sub>, die der Maus unter M<sub>1</sub> bis M<sub>4</sub> in schematischer Weise dargestellt; das Ektoderm ist durch schwarze, das Mesoderm durch rothe und das Entoderm durch grüne Farbe markirt.

Als gemeinsame Ausgangsform für beide Thiere ist die Keimblase KM zu betrachten, in welcher die formativen Zellen in Gestalt einer Scheibe dem Deckzellenmantel R an einer Stelle anliegen, das Ektoderm peripherisch, das Entoderm nach innen gekehrt.

Der wesentliche Unterschied in der Weiterentwickelung beider Thiere beruht auf einer lokalen Wucherung der Deckzellen bei der Maus im Umfang der Keimscheibe, welche Wucherung in Gestalt eines Hohlkegels gegen das Centrum der Keimblasenhöhle D hervorwächst und somit die Keimscheibe vor sich her drängt. Beim Kaninchen, wo diese Wucherung der Deckzellen und damit auch eine Dislocation der Keimscheibe vollständig unterbleibt, breiten sich zunächst die Entodermzellen in Form einer continuirlichen Schicht innerhalb des Deckzellenmantels aus und schliessen sich zur Hohlkugel (Dottersack), worauf dann auch die Ektodermzellen sich in gleicher Weise zu einer Hohlkugel vergrössern, indem sie sich zwischen Deckschicht und Entoderm zwischendrängen. Eine derartige frühzeitige Ausbreitung der beiden Grundblätter zu einer doppelwandigen Hohlkugel wird bei der Maus verhindert durch das Vordringen des "Trägers"; denn noch ehe die Keimscheibe Zeit gewann, die Deckschicht von innen auszutapezieren, wurde dieselbe durch den Träger abgehoben und ins Centrum der Keimblase vorgeschoben. Allerdings vollzieht sich auch bei der Maus nach erfolgter Dislocation der Keimscheibe eine Ausbreitung des Ektoderm- und Entodermkeims

zur Hohlkugelform; aber während das Entoderm in typischer Weise zum Dottersack auswächst, bleibt das Ektoderm bei seiner Vergrösserung auf die Grenzen des Trägers beschränkt (M<sub>1</sub>).

Sämmtliche weitere Differenzen sind lediglich als Consequenzen der Blätterumkehrung zu betrachten und auf diese zurückzuführen. Bei der Maus wird durch den geschilderten Process der Einstülpung der Keimscheibe die ursprüngliche Lage der Keimblätter in der Art geändert, dass nun das Ektoderm nach innen, das Entoderm nach aussen zu liegen kommt. Trotz dieser Umkehrung der Keimblätter bei der Maus bleibt aber die Integrität und morphologische Bedeutung der Keimblätter vollkommen bewahrt: die Primitivrinne, das Amnion, die Allantois etc. bilden sich genau nach dem gleichen Modus wie beim Kaninchen, wobei jedoch stets zu beachten ist, dass was hier als Ausstülpung auftritt, dort als Einstülpung erscheint, und umgekehrt. Aeltere Embryonen der Maus und des Kaninchens ähneln sich aber auch äusserlich wieder sehr, wie schon Reichert und Bischoff angegeben, und wie eine Vergleichung der Figuren K3 und M3 zeigt. Die letzten Dokumente einer frühzeitigen Inversion der Grundblätter bei der Maus finden sich schliesslich nur noch ausgeprägt in der Persistenz der falschen Amnionhöhle, in der Anwesenheit des Trägers, in dem Mangel eines Belegs von Ektodermzellen auf der Binnenseite der Reichert'schen Membran (Umhüllungshaut), in der eigenthümlichen Gestalt des Darmnabels und im abweichenden Verlaufe der Nabelgefässe.

#### 3. Die freie Keimblase. Deckzellen und formative Zellen.

Die Art der Furchung ist mir unbekannt geblieben; die jüngsten Entwickelungsstadien, deren ich habhaft werden konnte, zeigten schon die Form der Keimblase. Sie wurden dadurch erlangt, dass solche Uterushörner, die noch keinerlei Anschwellungen zeigten, deren zugehörige Ovarien aber gelbe Körper aufwiesen, in Schnittserien zerlegt wurden. Auf diese Weise erhielt ich nach und nach sechs frei im Uteruslumen liegende Keimblasen, welche alle nahezu die gleiche Beschaffenheit zeigten und von denen zwei, welche zufällig senkrecht zur Keimscheibe geschnitten waren, auf Tafel I. Fig. 1 und 2 im Medianschnitte abgebildet sind.

Eine einfache Lage unregelmässig gestalteter "Deckzellen" bildet die Wandung der rundlichen Keimblasen. Ungefähr die Hälfte oder ein Drittel des Binnenraumes ist erfüllt von den zur Linsenform gruppirten formativen Zellen, der übrige Raum enthält Flüssigkeit. Die formativen Zellen liessen überall schon eine Scheidung in die beiden Grundblätter erkennen: die den Innenraum begrenzenden Zellen unterscheiden sich durch stärkere Tinctionsfähigkeit ihrer Kerne und durch zungenförmige Ausläufer ihres gekörnelten Protoplasmas von den helleren, peripherisch gelagerten Zellen: diese stellen die

Grundschicht des Ektoderms (Kupffer), jene das Entoderm dar. Jedes dieser beiden Grundblätter besteht aus einem unregelmässig einschichtigen Zellenlager, in dem hier und da die Zellen sich in einander keilen oder auch wohl zu zweien schräg über einander liegen.

Die Zellen der "Deckschicht" (RAUBER) scheinen von den (formativen) Zellen der Keimscheibe in den meisten Schnitten durch einen scharfen Contur, zum Theil auch durch die abgeplattete Gestalt ihrer Kerne und ihres Leibes, unterschieden.

Wesentlich gleiche Beschaffenheit zeigten zwei Keimblasen eines seit 4 Tagen belegten Mutterthieres. Diese Keimblasen waren bereits mittels einer (Fig. 3a) oder mehrerer (Fig. 4) Deckzellen an die Uteruswand festgeheftet; im ersteren Falle hatte sich die das Uterusepithel tangirende Deckzelle auffallend vergrössert, im letzteren waren zwischen Ei und Uterusepithel einige Zellen eingeschoben, welche ich für Leucocyten halten möchte (Fig. 4 DD). Das Ektoderm ex erschien bei der in Fig. 4 abgebildeten Keimblase schon unregelmässig zweischichtig.

#### 4. Die Deckschicht und der Träger.

Nach der Entdeckung Rauber's') besteht die Keimblase des Kaninchens bei einer Grösse von 5/4 bis 3 mm Durchmesser 1) aus einer äussersten Lage von platten Zellen, welcher im Innern die eigentliche Keimscheibe anliegt, bestehend aus 2) dem einschichtigen Ektoderm, 3) dem einschichtigen Entoderm; ein Theil der Keimblase ist von Serum erfüllt. Die äusserste Lage von platten Zellen im Bereiche der Keimblase nennt Rauber Deckschicht; dieselbe stelle ein transitorisches Keimblatt dar, indem es schon bei Eiern von 6 mm Grösse nicht mehr wahrzunehmen sei. Die im Bereiche der Keimscheibe gelegenen Deckzellen bezeichnet Kölliker²) als "Rauber'sche Zellen". Ich möchte vorschlagen, künftighin die gesammte äusserste Schicht platter Zellen mit Rauber als Deckzellen resp. Deckschicht zu bezeichnen, die im Bereiche der Keimscheibe gelegenen speciell mit Kölliker als Rauber'sche, die ausserhalb derselben gelegenen, den inneren Hohlraum der Keimblase umfassenden Deckzellen als Reichert'sche Zellen, Reichert'sche Membran.

Nach der Angabe Ed. van Beneden's, 3) der unabhängig von Rauber eine region tridermique du blastoderme an der jungen Keimblase des Kaninchens nachwies, soll die

<sup>1)</sup> RAUBER. Die erste Entwickelung des Kaninchens, in: Sitzungsbericht der Naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig. 1875. Sitzung vom 3. December, pag. 103-109, nebst lithographirter Tafel.

<sup>2)</sup> v. Kölliker. Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens, in: Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg. Leipzig, 1882.

<sup>3)</sup> Ed. van Beneden. Bullet. de l'Acad. de Belgique, 2 Série, Tom. LX, Decembre 1875, pag. 686-736. — Recherches sur l'embryologie du lapin, in: Archives de Biologie, Vol. I, 1880; 88 Seiten nebst Tafel IV—VI.

Selenka, Entwickelungsgeschichte der Th'ere. I.

RAUBER'sche Deckschicht nicht verloren gehen, sondern zum bleibenden Ektoderm werden. Nachdem jedoch durch Lieberkühn¹) das Verschwinden der Deckschicht im Bereiche der Keimscheibe beim Kaninchen mit Deutlichkeit beobachtet, beim Maulwurf mit Wahrscheinlichkeit erschlossen, nachdem durch Kölliker die schnelle Vergänglichkeit derselben beim Kaninchen im Detail dargethan, kann an der Richtigkeit der RAUBER'schen Beobachtung, dass nicht die Deckschicht, sondern vielmehr die (zweite) darunter gelegene Zellenschicht das "eigentliche" (formative) Ektoderm darstelle, nicht mehr gezweifelt werden. - Gleichwohl scheint die Frage nach dem Verbleib der RAUBER'schen Zellen noch nicht definitiv gelöst. Entgegen der Auffassung Kölliker's, dass beim Kaninchen die Deckzellen untergehen, lässt Balfour<sup>2</sup>) die Rauber'schen Zellen in die Reihe der formativen Ektodermzellen einrücken, und zu dem gleichen Resultate gelangte Lieberkühn.3) Wenn sich diese letztere Deutung als richtig erwiese, so wäre die Bildung eines Trägers bei den Nagern mit invertirten Keimblättern, sowie die intime Verbindung des Trägers mit der Grundschicht des Ektoderms dem Verständnisse schr nahe geführt; das verschiedenartige Verhalten der RAUBER'schen Zellen bei beiden Entwickelungstypen gipfelte dann darin, dass beim Kaninchen und anderen Säugern die Deckzellen vereinzelt in die Grundschicht des Ektoderms aufgenommen würden, während sie bei Maus, Ratte und Meerschweinehen mit einander verbunden bleiben und zur Form eines Kegels heranwachsen, welcher erst secundär mit der Grundschicht des Ektoderms in lockere (Feldmaus), oder in innige (Maus, Ratte), oder endlich in gar keine (Meerschweinchen) Verbindung tritt.

Die Reichert'schen Zellen, d. h. diejenigen Zellen des äusseren Deckzellenmantels der Keimblase, welche nicht mit der Grundschicht des Ektoderms in Contact stehen, erleiden beim Ei der Hausmaus die folgende Umwandlung.

Nachdem einige, meist benachbart gelegene Reichert'sche Zellen, mit dem Uterus in Verbindung gekommen sind, vergrössert sich der mit Serum erfüllte Hohlraum der Keimblase (I, d) und dieselbe nimmt eine birnförmige oder cylindrische Gestalt an. Zugleich aber vergrössern sich die Reichert'schen Zellen auf Kosten der mit ihnen in Berührung gelangenden Uterusepithelzellen, welche letztere zum grössten Theile schwinden und untergehen (Tafel I, Fig. 6, 7, 11), hier und da jedoch zu persistiren scheinen, um später als Suspensorien des Eicylinders zu fungiren. Eine Vermehrung der Reichert'schen Zellen findet, wenn überhaupt, so doch nur in sehr beschränktem Maasse statt, wie aus der Vergleichung der jüngeren und älteren Keimblasen erschlossen werden

<sup>1)</sup> Lieberkühn. Ueber die Keimblätter der Säugethiere, mit 1 Tafel. Gratulationsschrift f. Nasse. Marburg, 1879.

2) Balfour. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von Vetter. II. Band. Jena. 1881. Seite 196; Figur 136.

<sup>3)</sup> Lieberkühn. Ucber die Chorda bei Säugethieren, in: Archiv f. Anat. u. Physiol. 1882. Anatom. Abthlg. pag. 401.

kann. Sehr bald gelangt der Eicylinder seiner ganzen Länge nach in die innigste Verlöthung mit der Uteruswand, nur die Enden desselben bleiben anfangs frei (Fig. 11 u. 15). Mit dem Längenwachsthum der Keimblase erweitert und vergrössert sich auch der Mantel der Reichert'schen Zellen (Reichert's "Umhüllungshaut"), schrumpft dann aber sehr bald zu einer resistenten Membran zusammen. Die Kerne lassen sich noch auffinden zu einer Zeit, wo längst die Urwirbel aufgetreten sind.

Diese REICHERT'sche Membran wird während des Fötallebens in ihrer ganzen Ausdehnung direkt vom mütterlichen Blute umspült (Taf. II, Fig. 18—19; Taf. III, Fig. 29; Taf. IV, Fig. 43). Durch ziemlich zahlreiche vereinzelte riesige Bindegewebszellen (und einzelne vergrösserte Uterusepithelzellen?) wird die Membran in situ erhalten.

Auffallend ist die Gestaltung des Trägers. Ich bezeichne mit diesem Namen jenes Gebilde, welches Bischoff bei dem Meerschweinchen "Zapfen" nennt; da letztere Bezeichnung aber für die verschiedenartigen Formen, die dieser Abschnitt der Deckschicht im Laufe der Entwickelung oder bei verschiedenen Nagern mit invertirten Blättern zeigt, nicht gut passt, so ersetze ich das Wort durch ein anderes, welches sich nicht sowohl auf die wechselvolle Gestalt, sondern auf die allgemeine functionelle Bedeutung bezieht.

In den jüngsten Keimblasen bildeten die Deckzellen einen Mantel gleichartiger, unregelmässig gestalteter Zellen (Tafel I, Fig. 1-4). Auf einigen Schnitten sind die Deckzellen da, wo sie mit der Grundschicht des Ektoderms ex in Berührung stehen, durch einen scharfen Contour von diesen getrennt, in anderen Präparaten lässt sich solche Grenze nicht erkennen; fast ausnahmslos sind aber die Kerne der Deckzellen durch ihre linsenförmige Gestalt deutlich unterschieden von den kugligen, zum Theil auch grösseren Kernen der eigentlichen Keimscheibe. Während sich nun die Keimblase zur Cylinder- oder Citronenform vergrössert, beginnen die auf der Keimscheibe lagernden Deckzellen, d. h. die RAUBER'schen Zellen, sich zu vermehren, und, nunmehr stets scharf von der Grundschicht des Ektoderms unterschieden, in Gestalt eines Blindsacks gegen das Centrum der Keimblase hin zu wuchern, dabei die kuglig gewordene Keimscheibe vor sich her drängend. Bei acht Keimblasen habe ich die RAUBER'schen Zellen oder den Träger in der Gestalt, wie derselbe auf Tafel I in Fig. 11 bis 12 abgebildet ist, angetroffen, sodass diese Form ohne allen Zweifel als die normale zu betrachten ist. Die Wandung des Trägers wird aus einem unregelmässig ein- bis zweischichtigen Lager von cylindrischen Zellen dargestellt, deren Längsaxe schräg gegen die ganz unregelmässig geformte Eingangsöffnung gerichtet ist. Entsprechend der mehr oder weniger umfangreichen Verwachsung der Trägerfläche mit dem Uterusepithel (welches hier erst relativ spät zu Grunde geht) ist die Gestalt des Trägers eine mehr oder weniger regelmässige. Gegen das Ektoderm ex ist der Träger zeitweilig so weit abgehoben,

dass beide Gebilde sich öfter fast nur in einem Punkte berühren (Fig. 11). Die Zellen des Trägers besitzen ein körneliges Protoplasma und gestreckt ellipsoidische Kerne; die Zellen des Ektoderms sind heller und bergen etwas grössere Kerne von rundlicher Gestalt.

Die weiteren Schieksale des Trägers lassen sich folgendermassen zusammenfassen.

Nachdem sehr bald das Lumen desselben verschwunden und das Ektoderm die Form einer gestreckten, einschichtigen Blase angenommen hat, verlöthet sich der Träger mit dieser Ektodermblase so innig, dass eine Grenze zwischen beiden Gebilden zwar anfangs noch aus den Grössendifferenzen und der verschiedenen Tinctionsfähigkeit ihrer Kerne erkannt werden kann, bald aber, nachdem die Ektodermblase Cylinderform angenommen und ihre Kerne sich getheilt und verkleinert haben, durchaus nicht mehr zu bemerken ist (Tafel II, Fig. 16—17).

Dazu kommt, dass das Lumen der Entodermblase sich in den Träger hinein zu verlängern beginnt, indem — so muss ich aus meinen Präparaten schliessen — die Entodermblase sich gegen den Träger zu öffnet (Taf. II, Fig. 17) und damit zu einem glockenartig gestalteten Zellenblatte wird (Taf. III, Fig. 42 M<sub>1</sub>). Bei der Ratte vollzieht sich der Verschmelzungsprocess von Träger und Ektoderm in ganz der nämlichen Weise; nur liegen hier die Verhältnisse viel klarer, weil der Träger der Ratte relativ weit grösser und länger ist als der der Maus. Beim Meerschweinehen hingegen hebt sich bekanntlich schon ehe noch eine Ektodermhöhle (welche hier als Markamnionhöhle zu bezeichnen ist) entstand, das Ektoderm vollständig vom Träger ab, um nicht wieder mit ihm in Berührung zu kommen.

Bei wiederholter Durchsicht der betreffenden Schnittserien bin ich stets wieder zu dem Schlusse gedrängt, dass die Grundschicht des Ektoderms bei Weitem nicht bis zum Niveau des Umschlagsrandes des Entoderms (wo dieses in den Dottersack übergeht) hinabreicht, sondern etwa nur bis zur Höhe des Buchstab E' in Fig. 20 und 21, oder vielleicht noch etwas weiter gegen den Fusspol des Eies hin.

Die weiteren Gestaltveränderungen des Trägers sind aus den Abbildungen ersichtlich. Derselbe tritt bald mit dem Uterus in Contact und Verlöthung: das umgebende Gewebe des Uterus, sowohl Epithel wie auch ein Theil der Bindegewebszellen, geht vollständig zu Grunde, und der Träger erscheint schliesslich durch Zellenstränge und vereinzelte Bindegewebszellen suspendirt.

Nach erfolgter Schliessung der Deciduahöhle lockert sich das Uteringewebe und es öffnen sich die Blutgefässe in die Deciduahöhle; die RAUBER'schen Zellen (RAUBER'sche Membran) sowie der Träger werden von nun an direkt umspült vom mütterlichen Blute.

### 5. Die Grundschicht des Ektoderms.

Die Entdeckung RAUBER's, dass die äussere Zellenschicht der Säugethierkeimblase sich garnicht am Aufbau des Embryos betheilige, sondern nur ein hinfälliges transitorisches Keimblatt darstelle, liefert einen glänzenden Beleg für die Integrität der Keimblätter einerseits, für die Macht der Anpassung anderseits.

Wir wissen freilich noch nicht bestimmt, ob das Ei der Säugethiere auf das holoblastische Ei uns unbekannter Reptilien oder aber auf das meroblastische Ei der bekannten Reptilien und Vögel zurückzuführen sei; weder die Paläontologie noch die vergleichende Anatomie giebt uns einen Fingerzeig, in welchem der uns bekannten Geschöpfe wir die nächsten Verwandten der Säugethiere zu suchen haben. Wir sind nur zu der Annahme berechtigt, dass die Säugethiere von echten Amnioten abstammen. Da nun aber alle bekannten Amnioten sich aus meroblastischen Eiern entwickeln - wie ja auch die ursprüngliche Entstehung einer ringförmigen Amnionfalte durch das Einsinken des Embryos in die Dottermasse ganz plausibel erklärt werden kann - so liegt der Gedanke am nächsten, die holoblastischen Eier der Säugethiere auf die meroblastischen Eier ihrer Vorfahren zurückzuführen. Die ganz eigenthümliche Art der Gastrulation des Säugethiereies, wie sie ED. VAN BENEDEN so vortrefflich beim Kaninchen schildert und welche nicht etwa eine einfache Embolie ist, sondern, nach HAECKEL's 1) lichtvoller Darstellung, "stark cenogenetisch verändert ist", weist darauf hin, dass wir es hier nicht nur mit einer gewöhnlichen Modification der Embolie zu thun haben, sondern mit einem Processe, der nur dann verständlich wird, wenn wir denselben als abgekürzte und vereinfachte Recapitulation jener Gastrulation auffassen, wie sie sich bei den meroblastischen Eiern der Reptilien und Vögel vollzieht. Bei diesen Thieren bewirkt die Anwesenheit des enormen Nahrungsdotters eine eigenthümliche Lageveränderung des Orts der Mesodermbildung. Die nahen lokalen Beziehungen, in denen bei nahezu allen holoblastischen Eiern der Thiere das Mesoderm zum Entoderm steht, indem das Mesoderm entweder im Centrum des Entodermfeldes der Blastula und also am vegetativen Polende des Eies seinen Ursprung nimmt, oder aus dem Umschlagsrande des Blastoporus, oder endlich auch aus dem eingestülpten Entoderm in Form von paarigen Darmsäckehen hervorgeht — diese nahen Beziehungen werden bei den meroblastischen Eiern der Reptilien und Vögel in der Weise gelockert und verschoben, dass sich der Blastoporus sozusagen spaltet und in einen dorsalen und ventralen Abschnitt räumlich scheidet. Der erstere, die Primitivrinne, übernimmt aber einzig und allein den Aufbau des Mesoderms. 2) Das

<sup>1)</sup> HAECKEL, die Gastrula und die Eifurchung der Thiere, nebst: Nachträge zur Gastraea-Theorie. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. 9 u. 11.

<sup>2)</sup> Im dritten Hefte dieser Studien habe ich diese Beziehungen näher erörtert bei Besprechung der Primitivrinne und Mesodermanlage im Ei der Ratte und des Meerschweinchens. — Betreffs der Deutung der Primitivrinne siehe Rauber, Die Lage der Keimpforte. Zoolog. Anz. 1879, No. 38. — Die Gastrula der Wirbelthiere und die Allantois, ebenda, 1880, No. 53, — ferner L. Geblach, Die Entstehung der Doppelmissbildungen bei den höheren Wirbelthieren. Mit 9 Tafeln. 1882, pag. 209 u. ff.

holoblastische Ei der Säugethiere zeigt nun ganz dieselbe Trennung der Keimpforte wie die meroblastischen Eier der Sauropsiden, steht aber durchaus im Gegensatz zu den holoblastischen Eiern des Amphioxus, der Amphibien, sodass es gradezu gezwungen erscheinen würde, wenn man den Bildungsmodus der Primitivrinne und des Mesoderms beim Säuger nicht auf den der Sauropsiden zurtickführen wollte.

Auch die Hinfälligkeit der Reichert'schen Zellen bei den Säugern erscheint von diesem Gesichtspunkte aus erklärlich, indem dieselben, grade ebenso wie bei Vogel und Reptil das Hautsinnesblatt im Bereiche des falschen Amnion, eine passive Rolle spielen und sich am Aufbau des Embryonalleibes garnicht betheiligen.

Was durch diese Deductionen aber nicht erklärt wird, ist das Vorkommen einer Deckschicht auch im Bereiche der Keimscheibe. Vermuthlich ist im Säugethierei die frühzeitige Schichtung des Ektoderms in die peripherische Rauber'sche Schicht und die innere Grundschicht als Folge einer Hypergastrulation anzusehen, d. h. eines Processes, bei welchem nicht nur das Entoderm, sondern zugleich auch noch ein Theil des Ektoderms sich einstülpt bezw. einwuchert, so dass nach Verschluss das Blastoporus das Ektoderm hier in zwei Lager geordnet erscheint, von denen das äussere jedoch seine ursprüngliche Bedeutung als Baumaterial für den Embryo einbüsst und also ein ähnliches Schicksal erleidet wie die übrigen Deckzellen.

Diese naheliegenden Folgerungen, die ähnlich auch schon von anderen Seiten gezogen sind, lassen es nun ganz unstatthaft erscheinen, die Deckschicht als "primäres", die Grundschicht als "secundäres Ektoderm" zu bezeichnen. Denn diese Begriffe involviren eine morphologische Umprägung der Keimblätter, nämlich die Annahme, dass die beiden Grundblätter, nachdem sie bereits angelegt sind, wieder indifferent werden, indem das eine derselben untergeht, um durch ein neues, vom inneren Grundblatte sich abspaltendes Blatt, welches dann die typische Rolle eines Ektoderms spielt, ersetzt zu werden. Diese Anschauung aber steht mit allen entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen in gellem Widerspruch. Seitdem es gelungen ist, im Ei zahlreicher Thiere die Bildungsstätte der Keimblätter, ja sogar die Längsaxe des zukünstigen Embryos schon von dem Augenblick an zu bestimmen, wo das erste Richtungskörperchen auszutreten beginnt, seitdem man, gestützt auf zahlreiche Thatsachen, sich gewöhnt hat, die Keimblätter als morphologische Primitivorgane aufzufassen, kann an eine ernsthafte Vertheidigung der Hypothese von der Umprägung der Keimblätter bei Säugethieren nicht die Rede sein. Die Ansicht, dass die Deckzellen ein primäres Ektoderm darstellen, welches nur dadurch zu Grunde gehe, dass es mit dem Uterus in Connex trete und dadurch gleichsam zum Aufbau des Embryos untauglich werde, ist also aus mehrfachen Gründen von der Hand zu weisen.

Das Verlorengehen der Deckzellen oder ihre Umbildung zur Schutzhülle, ihre Nichtbetheiligung am Aufbau des Embryos ist im Grunde genommen doch auch nicht merkwürdiger, als die später erfolgende Verwendung von Abschnitten der Keimblätter zur Bildung des Amnion, der Allantois, welche ebenfalls hinfällige Organe darstellen.

Diesem Raisonnement gemäss rechne ich die Reichert'schen Zellen, die Rauber'schen Zellen (Träger), und die formativen Ektodermzellen (Grundschicht des Ektoderms) zum eigentlichen Ektoderm. Für die ersteren beiden Abschnitte gebrauche ich in Zukunft den Rauber'schen Sammelnamen "Deckzellen", für die formativen Ektodermzellen vorläufig noch die Kupffer'sche Bezeichnung der Grundschicht des Ektoderms, später, wo Verwechselungen nicht mehr zu fürchten sind, schlechthin den Namen Ektoderm.

In den jüngsten Keimblasen, welche ich Gelegenheit hatte zu beobachten, bildete die Grundschicht (ex) ein unregelmässig einschichtiges Lager; entweder keilen sich die Zellen in einander, oder sie liegen zum Theil in Form von Würfeln neben, hie und da auch über einander. Ihre Abgrenzung von den RAUBER'schen Zellen wurde oben besprochen; von den Entodermzellen unterscheiden sie sich durch den helleren Zellenleib und durch den Mangel von Ausläufern. Nach erfolgter Anheftung der Keimblase (am Kuppenpole oder in der Nähe desselben) vermehren sich die Zellen der Grundschicht und lagern sich zur Kugel oder zum Ellipsoid zusammen (Taf. I, Fig. 6-10), ohne dass sich jedoch eine regelmässige Form oder Anordnung erkennen liesse. Bald tritt im Centrum dieses Gebildes eine Höhle auf, die ich schlechthin als Ektodermhöhle E bezeichnen will, da aus derselben nicht nur die Markamnionhöhle, sondern auch noch die, bei der Hausmaus bis zum Ende des Fötallebens persistirende falsche Amnionhöhle hervorgeht (Taf. III, Fig. 42 M, E und E'). Die Zellen erscheinen nunmehr in einer Lage und radiär um die centrale Höhle geordnet (Taf. I, Fig. 11—12). Unter stetiger Vermehrung ihrer Zellen und gleichzeitiger Vergrösserung dieser Höhlen streckt sich die Ektodermblase in die Länge und tritt in der oben beschriebenen Weise mit dem Träger in die innigste Verbindung. In weiter entwickelten Keimblasen bemerkt man sodann, wie die der Eikuppe zugewendete Hälfte der Ektodermblase sich intensiver färbt, ein Ausdruck der hier beschleunigten Zellvermehrung. Das Ektoderm erscheint hier doppelschichtig, in Wahrheit stellt es vor der Hand jedoch auch hier nur ein einschichtiges Zellenlager dar, indem jede oder fast jede Zelle durch die ganze Dicke des Ektoderms reicht und die Grenzflächen berührt; nur die Kerne stehen alternirend (Taf. II, Fig. 18—20).

Die nächste Veränderung des Ektodermeylinders äussert sich im Auftreten von zwei Ringfurchen, von denen die der Eikuppe zunächst gelegene den Ort markirt, wo sich später die seitlichen Amnionfalten erheben. Die zweite Einschnürung ist nicht von Bestand und verstreicht später wieder.

Die in Figur 18—20 abgebildeten Eicylinder waren, wie die Querschnitte durch gleichaltrige Eier ergaben, noch drehrund und liessen keine Spur einer lateralen Symmetrie erkennen.

Einige weitere Veränderungen des Ektoderms sind in den folgenden Abschnitten besprochen.

## 6. Das Entoderm, der Dottersack und die Chorda.

Bei den jüngsten der zur Beobachtung gelangten Keimblasen hatte sich die Scheidung der Grundblätter bereits vollzogen. Die Entodermzellen besassen sämmtlich zungenförmige Fortsätze, welche sich in die Keimblasenhöhle erstrecken; durch Körnelung ihres Inhaltes unterschieden sie sich sehr deutlich von den hellen Zellen der Grund- und Deckschicht.

Mit der Vergrösserung der Grundschicht des Ektoderms (ex) zur Kugelform breitet sich auch das Entoderm aus, indem es das erstere kappenförmig überwächst (Fig. 10). In den Figuren 1 bis 9 findet sich von der künftigen Umkehrung der Keimblätter noch keine Andeutung. Die Blätterumkehr wird vielmehr erst durch die Einwucherung des Trägers bewerkstelligt, welcher in Form eines Hohlkegels gegen das Innere der Keimblase vordringt, und hiebei das Ektoderm vor sich her schiebt. Die Entodermkappe wird durch diesen Vorgang ebenfalls vorgebuchtet und ist bei ihrer Flächenvergrösserung genöthigt, der Gestalt der Ektodermblase, auf welcher sie ruht, zu folgen, d. h. die letztere zu umwachsen und damit zum äusseren Keimblatt zu werden. In den meisten der einschlägigen Präparate sehe ich den Träger so weit in's Innere der Keimblase vorgedrungen, dass seine centrale Hälfte noch von der wuchernden Entodermkappe umfasst wird (wie das bei der Ratte in noch viel ausgedehnterem Maasse der Fall ist). Nachdem die Ränder der Entodermkappe bis an den Umbiegungssaum des Trägers in die REICHERT'sche Schicht gelangt sind, biegen sie sich bei weiterschreitendem Wachsthum nach aussen auf die Reichert'sche Schicht über, und beginnen die letztere auszukleiden, d. h. einen Dottersack zu bilden (Taf. II, Fig. 16 u. f.).

Auffallender Weise hat aber die Bildung des Dottersacks auch von einer andern Seite her bereits früher begonnen. Aus dem Verbande der Entodermzellen lösen sich schon sehr frühzeitig vereinzelte, offenbar mit amöboider Bewegung begabte wandernde Entodermzellen los, um sich an beliebigen Stellen der inneren Wand der Reichert'schen Schicht festzuheften. Ob diese Entodermzellen sich nach erfolgter Isolirung noch theilen, kann ich nicht entscheiden, halte dies jedoch für sehr wahrscheinlich. Aus den Präparaten älterer Embryonen habe ich den Eindruck gewonnen, als ob etwa die dem Träger zugekehrte Hälfte oder ein Viertel der Innenwand der Reichert'schen Schicht von einem continuirlichen, der übrige der Eikuppe zugewandte Theil von einem unterbrochenen Lager von Dottersackzellen ausgekleidet sei; wahrscheinlich entsteht das erstere durch Flächenvergrösserung der Ektodermkappe, das letztere aus isolirten, durch Theilung sich mehrenden wandernden Entodermzellen. Eine definitive Entscheidung vermag ich nicht zu fällen.

Mit der Vergrösserung der Keimblase ändert sich die Gestalt der Entodermzellen. Anfangs von kubischer Form, werden dieselben später cylindrisch (besser gesagt prismatisch), flachen sich aber in der Region der Eikuppe zu platten Zellen mit linsenförmigen Kernen ab. Am höchsten sind die Zellen ungefähr in der Mitte des Eicylinders, verkürzen sich aber plötzlich gegen den Träger zu (Taf. II, Fig. 22—24).

Die Entstehung der Chorda durch rinnenartige Einfaltung des Entoderms habe ich erst constatiren können an Schnitten, welche nach Herstellung der vorliegenden Tafeln angefertigt wurden; die nähere Erörterung dieses Vorganges werde ich daher dem dritten Hefte beigeben. Dass auch bei dem Meerschweinchen die Chorda ein rein entodermales Gebilde sei ("Chordaentoblast" nach O. HERTWIG), scheint mir nach meinen Präparaten ganz unzweifelhalt, obwohl Lieberkühn") kürzlich für die Ableitung der Chorda vom Mesoderm eingetreten ist.

#### 7. Primitivrinne und Mesoderm.

Mit dem Auftreten des Primitivstreifens wird die Lateralsymmetrie der Keimblase erkennbar; früher habe ich dieselbe nicht constatiren können, wenngleich sie in Wirklichkeit von Beginn der Furchung an vorhanden sein mag.

Im Bereiche des Fruchthofes tritt da, wo bald darauf die Primitivrinne erscheint, zunächst eine Zellenwucherung des Ektoderms in Gestalt einer Platte auf, welche sich in den Spaltraum zwischen Ektoderm und Entoderm hineindrängt. Die Anfangsform dieser Mesodermanlage konnte ich nicht genau erkennen, da die betreffenden Präparate stark zerbröckelt waren. Schnittserien mehrerer älterer Keimcylinder gaben aber Aufschluss über die Form und Umgestaltung der Primitivrinne, der paarigen Mesodermlappen und der Allantois.

Figur 21 der Tafel II stellt einen Längsschnitt durch den Keimcylinder, bezw. einen Medianschnitt durch die Embryonalanlage dar. Zur besseren Uebersicht sind die Zellkerne des Mesoderms sowie die angrenzenden Zellen der Primitivrinne durch rothen Tondruck hervorgehoben.

Die Primitivrinne p, im Längsschnitt getroffen, zeigt hier ihre maximale Grösse. Von dem Aussenrande dieser Ausstülpung erstreckt sich eine breite Platte in den Raum zwischen Ektoderm und Entoderm, welche, wie aus Querschnitten einer andern Keimblase gleicher Entwickelungsphase ersichtlich ist, das Ektoderm mantelartig umwächst (Fig. 22—23; Fig. 26—28). Gegen den Träger hin wuchert gleichzeitig aus dem äusseren hinteren Umschlagsrande der Primitivrinne die Allantois als Knospe hervor.

<sup>1)</sup> Ideserkuhn. Ueber die Chorda bei Säugethieren, in: Archiv f. Anat. u. Phys. 1882. Anatom. Abthlg. pag. 399—438, Таб. XX—XXI.

Selenka, Entwicklungsgeschichte der Thiere. I.

Es war unmöglich, aus den Serien der Quer- und Längsschnitte eine klare Vorstellung zu gewinnen von der Gestalt der Mesodermanlage und ihrer Abgrenzung gegen das Ektoderm. Die Kleinheit des Objectes und die ungünstige Lagerung des Embryos bieten der Anfertigung von Querschnittserien durch die Längsaxe der Embryonalanlage unüberwindliche Schwierigkeiten dar. Dazu kommt, dass die Umkehrung der Keimblätter eine Lageveränderung und Umgestaltung der Primitivorgane zur Folge hat, sodass es doppelt schwierig wird, eine klare Einsicht in den Aufbau der Organe zu gewinnen. Ungleich günstigere Verhältnisse bietet in dieser Beziehung der Embryo des Meerschweinehens, wie im dritten Hefte dieser "Studien" näher erörtert ist. Ich besehränke mich daher hier auf Thatsachen.

Das Schicksal der Primitivrinne lässt sich folgendermassen zusammenfassen. Aus der Form einer Längsrinne geht dieselbe, allmählig sich nach hinten verkürzend, in die Gestalt einer Grube über und verstreicht bald vollständig bis auf eine gegen die Allantoisknospe hin sich erstreckende flache Tasche: das zugeschärfte hintere Ende der Markamnionhöhle<sup>1</sup>) (Taf. III, Fig. 37). Ein medianer Längsschnitt durch die Embryonalanlage eines gleichen Entwickelungsstadiums, welchen ich erst nach Herstellung der Tafeln anfertigte und den ich daher nicht mehr abbilden konnte, zeigt sehr deutlich, dass diese Tasche in der Medianlinie dir ekt an das Entoderm grenzt und mit diesem verlöthet ist; ein Canalis neurentericus war aber nicht vorhanden.

Was die Mesodermlappen (Sichelhörner Kupffer's) betrifft, so sind dieselben ja ohne Frage mit den beiden Mesodermsäcken der Amphibien etc. zu homologisiren.<sup>2</sup>) Wie bei Vogel, Reptil und Säugern, so tritt auch bei der Maus eine Höhlung in den Mesodermlappen erst dann auf, nachdem dieselben zur Kappenform herangewachsen sind, eine Modification, welche der Rückführung der soliden Mesodermlappen auf die ursprüngliche Gestalt von Entodermsäcken keine ernstliche Schwierigkeit bietet.

Nahe ihrem Bildungsheerde erscheinen die beiden Mesodermlappen von Anfang an mehr oder weniger deutlich doppelschichtig; ihre freien Ränder weisen eine Lagerung der Zellen auf, welche man als unregelmässig zweischichtig bezeichnen könnte (Tafel II, Fig. 26—28).

#### 8. Das Amnion.

Die Anlage des Amnion erfolgt im Allgemeinen zwar in typischer Weise, indem die Ektodermhöhle E durch Vereinigung der Schwanzscheide mit den Seitenscheiden und

<sup>1)</sup> Beim Meerschweinchen zieht sich diese Tasche auffallend weit an dem Keimcylinder hinab. Ein canalis neurentericus kommt aber auch hier nicht zu Stande.

<sup>2)</sup> Vergl. O. Herrwig. Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena, 1883.

der Kopfscheide in die wahre und falsche Amnionhöhle durchgeschnürt wird; die eigenthümliche Gestalt des Fruchthofes bedingt jedoch folgende Modificationen:

- a) In Folge der concaven Rückenkrümmung der Embryonalanlage sind Kopfund Schwanzpartie einander auffallend nahe gerückt, sodass es nur einer sehr geringen Erhebung der Amnionfalten bedarf, um den Verschluss des Amnionnabels herbeizuführen. Dasselbe gilt von den Seitenfalten.
- b) Die Schwanzfalte oder Schwanzscheide des Amnion erscheint zuerst. Ihre frühzeitige Entstehung scheint verursacht durch die hervorwuchernde Allantoisknospe (Allantoiswulst), welche zunächst nur das einschichtige Ektoderm zu einer Blase vorstülpt (Taf. II, Fig. 21, 22, 25; S Allantoisknospe, N Schwanzfalte des Amnion). Ein Innenbelag von Mesodermzellen ist anfangs durchaus nicht vorhanden; vielmehr treten wie aus mehreren meiner Präparate klar ersichtlich ist vereinzelte Zellen aus der Allantoisknospe heraus, lösen sich aus dem Verbande ihrer Genossinnen und geben die Bildungsheerde ab für den mesodermalen Innenbelag der Schwanzfalte des Amnion, indem sie sich zugleich, wie man annehmen muss, stark vermehren (Fig. 21 u. 25, i). Dieses Hautfaserblatt des Amnion wird also bei der Maus im Bereiche der Schwanzfalte nicht durch eine continuirliche, sich ausbreitende Lamelle gebildet, wie bei den übrigen Amnioten, sondern entsteht, ähnlich wie ein Theil des Dottersacks, aus Wanderzellen!
- c) Die Seitenfalten des Amnion treten später auf, nämlich erst, nachdem das Mesoderm grösstentheils schon deutlich zweischichtig geworden ist. Die Lumina der Seitenfalten (Interamnionhöhle) entstehen ganz getrennt von einander (Taf. III, Fig. 30; schematisch in Fig. 41 A bis D); bald gelangen sie hinten in Communication mit der sich stark vergrössernden Höhle der Schwanzfalte, und fliessen endlich auch vorn zur Kopfplatte zusammen, somit die Interamnionhöhle zum Ringe schliessend. Der Amnionstiel bleibt längere Zeit hindurch ganz nahe dem Kopfende des Embryos liegen und gelangt erst später mehr in die Mitte (Taf. III, Fig. 42, M<sub>4</sub>); von einer eigentlichen Kopffalte des Amnion kann man daher kaum reden. Zur Veranschaulichung dieser eigenthümlichen Verhältnisse diene Fig. 39 u. 40 auf Tafel III. In Figur 40 ist die Interamnionhöhle plastisch dargestellt; sie besitzt hier die Form eines Siegelrings. In Fig. 41 ist die wahre Amnionhöhle mit E, die falsche mit E' und der Amnionnabel mit y bezeichnet; der besseren Orientirung halber ist der zukünftige Embryo ganz schematisch eingetragen.
- d) Durch die Vereinigung der Amnionscheiden im Amnionnabel wird die Ektodermhöhle in zwei Räume getheilt: die Markamnionhöhle E und die falsche Amnionhöhle E'. Während die letztere bei den übrigen Amnioten rasch wieder schwindet, indem die äussere Lamelle des Amnion (die seröse Hülle v. BAER's) sich fest gegen die äussere Eihaut anlegt und mit dieser verschmilzt, persistirt diese falsche Amnionhöhle bei der Maus bis gegen Ende des Fötallebens. Peripherisch wird sie von Trägerzellen, central-

wärts von dem Hornblatt der serösen Hülle begrenzt. Die Gestalt der falschen Amnionhöhle ist anfangs schaufelförmig, später napfförmig. Nähere Aufschlüsse geben die Abbildungen nebst Figurenerklärung.

- e) Auffallenderweise findet sich zwischen den beiden Blättern der serösen Hülle, dem Hornblatt und dem Hautfaserblatt, ausnahmslos ein weiter Spaltraum (Taf. III, x Fig. 32—38), der in Fig. 40 plastisch dargestellt ist. Dieser Spaltraum verkleinert sich ganz allmählig, um endlich ganz zu verschwinden (Taf. IV, Fig. 43).
- f) Sehr lange erhält sich der Amnionnabel (Taf. IV, Fig. 45). Erst kurz bevor die Allantoisknospe sich so bedeutend vergrössert hat, dass ihr freies Ende mit der serösen Hülle in Berührung tritt, schnürt sich der Amnionstiel in der Mitte durch.

Die Existenz einer serösen Hülle bei den Nagern mit invertirten Keimblättern wurde bisher allgemein geläugnet; aus den beigefügten Figuren geht hervor, dass dieselbe, wenn auch in beschränkter Ausdehnung, bei der Maus vorhanden ist. Ebenso und in gleicher Form findet sie sich bei der Ratte, während beim Meerschweinehen die gegen den Embryo schauende Lamelle des sog. "Napfes" als seröse Hülle anzusprechen ist.

#### 9. Die Allantois.

Die Allantois tritt, wie bei anderen Säugethieren, z. B. beim Meerschweinehen und Kaninchen, so auch bei der Maus, als solide Mesodermknospe am hinteren Ende des Primitivstreifs auf (Taf. II, Fig. 21). Das Ektoderm betheiligt sich gar nicht am Aufbau der Allantois, das Entoderm erst später in sehr beschränktem Maasse.

Die Gestalt der Allantoisknospe ist aus den Figuren der Tafel II und III ersichtlich. In der Form eines Knopfes, dessen Oberfläche höckerig erscheint durch die vorspringenden Zellen, drängt dieselbe das Hornblatt des Amnion vor sich her. Während dieses Processes gehen folgende Gebilde aus ihr hervor.

Eine beträchtliche Anzahl von Schnitten lehren, dass das Hautfaserblatt der Schwanzfalte des Amnion sich aus Wanderzellen auf baut, welche aus der Allantoisknospe heraustreten und das Hornblatt austapeziren (Taf. III, Fig. 29).

Gleichzeitig wuchert die äussere, das Entoderm tangirende Fläche der Allantoisknospe in Form einer einfachen Zellenplatte gegen den Träger hin (Taf. III, Fig. 37 bis 38 m) und bildet hier, mit den Mesodermlappen zusammenfliessend, die Randzone des visceralen oder splanchnischen Muskelblatts. Wie bei anderen Allantoiden, so verdickt sich auch hier der freie Rand zum Ringwulst (Taf. III, Fig. 42 M 3 und M 4; Taf. IV, Fig. 43). In dieser Lamelle treten später zahlreiche Gefässe auf.

Die eigentliche Allantois vergrössert sich nun und erhält ein lockeres Gefüge; ihre vereinzelt auftretenden Spalträume fliessen später zusammen und werden zu Blut-

räumen (Taf. IV, Fig. 43). Stets erscheint ihre Oberfläche höckerig. Anfangs frei in die Interamnionhöhle vorragend, verschmilzt ihre stumpfe, unregelmässig gestaltete Spitze endlich mit der serösen Hülle vollständig; sie erlangt damit ihre definitive Bedeutung als "Trägerin der embryonalen Blutgefässe". Weiter habe ich diese Verhältnisse nicht verfolgt. Aufschlüsse über die Gestaltveränderungen der Allantois geben die Figuren der Tafel III und IV.

Ziemlich spät erst betheiligt sich auch das Entoderm an der Bildung der Allantois. Kurz bevor die letztere mit der serösen Hülle in Verschmelzung tritt, stülpt sich das Entoderm in der Form eines breiten flachen Sackes in die Substanz der Allantois ein und dringt allmählig bis dicht an die seröse Hülle vor (Tafel III und IV, Al).

In den Präparaten einer Schnittserie, welcher auch die Figur 43 der Tafel IV entlehnt ist, erschien diese Entodermeinstülpung stellenweise ohne sichtbares Lumen und mehr in Gestalt eines soliden Zellenstrangs; stellenweise war jedoch eine innere Höhlung deutlich zu sehen und der direkte Uebergang des inneren Epithelbelags der Allantois in das Entoderm mit grösster Schärfe erkennbar. Eine Communication der Allantoishöhle mit der hinteren zugeschärften Tasche der Markamnionhöhle kommt sicherlich nicht vor.

#### 10. Der Uterus.

Betreffs der Veränderungen, welche der Uterus während der Trächtigkeit erleidet, will ich hier nur einige Thatsachen hervorheben.

Da wo die junge Keimblase mit dem Cylinderepithel des Uterus in Contact zu treten begann, bemerkte ich in mehreren Schnittserien einige zwischen Keimblase und Epithel gelagerte abgeplattete Zellen, die vielleicht Leucocyten sind. Indem die Keimblase sich verlängert, geräth sie mit den eigentlichen Cylinderepithelien in Berührung, die sehr bald eine vollständige oder fast vollständige Auflösung erleiden, indem die Reichert'schen Zellen sich auf ihre Kosten mächtig vergrössern (Tafel I). Durch Verschmelzung der Epithel- und Bindegewebszellen am Eingange schliesst sich sodann die Deciduahöhle vollständig ab.

Wie das Cylinderepithel des Uterus, so fallen auch die angrenzenden Bindegewebszellen zum grossen Theil dem Untergange anheim; einzelne derselben vergrössern sich jedoch ausserordentlich, um bald als Suspensorien des Eicylinders zu fungiren, indem sie mit der Reichert'schen Membran und mit dem Träger in Connex treten (Taf. II—IV). Gleichzeitig erweitern sich die Blutgefässe der Uteruswand und öffnen sich in die Deciduahöhle, welche nunmehr als ein weiter Blutsinus erscheint, welcher ebensowenig als die angrenzenden Blutkanäle einen Endothelbelag aufweist! — Die Bindegewebszellen in

der Umgebung der Deciduahöhle sind in den auf Tafel III—IV dargestellten Präparaten fast durchgehends zwei- bis dreikernig.

In der Deciduahöhle finde ich, neben isolirten, losgerissenen Deciduazellen und mütterlichen Blutkörpern auch noch zahlreiche kleine Körperchen, die wohl nichts anderes sind als Zerfallprodukte von Zellen, und die vielleicht mit den von M. Schultze entdeckten, von Oster') als "Schultze'sche Körperchen" bezeichneten Plättehen oder "Blutplättehen" identisch sind.

# 11. Vergleichung der Keimblätter von Arvicola arvalis und Mus musculus.

Die Umkehrung oder Inversion der Keimblätter geschicht bei der Feld- und Hausmaus in ganz ähnlicher Weise; jedoch zeigen sich auch einige Unterschiede, welche ich hier neben einander stelle. Ich beziehe mich dabei auf die oben eitirten Mittheilungen Kupffer's über Arvicola arvalis einerseits, auf meine eigenen Untersuchungen an der weissen Varietät der Hausmaus anderseits.

- a) Die Grundschicht des Ektoderms liegt in ganz jungen Keimblasen der Feldmaus zum Ellipsoid zusammengruppirt; bei der Hausmaus habe ich eine derartige regelmässige Anordnung in den Keimblasen entsprechenden Alters nicht wahrgenommen.
- b) Bei der Feldmaus breitet sich die Grundschicht des Ektoderms alsbald zu einer einfachen Zellenschicht aus, welche, durch den einwuchernden Träger in's Eiinnere zur Glockenform eingestülpt, mit dem freien Rande bis zur Basis des Trägers hinabreicht, sodass der Träger in die Ektodermglocke hineinragt wie ein Licht in einer Laterne. Ganz anders bei der Hausmaus, wo umgekehrt die anfangs einschichtige Grundschicht des Ektoderms sich zu einer Kugel zusammenzieht, welche auf der Spitze des einwuchernden Trägers ruhend, in toto in's Centrum der Keimblase vorgeschoben wird; erst nachdem ein innerer Hohlraum inmitten der Ektodermkugel entstanden, öffnet sich diese zur Glocke, deren freier Rand auf der Spitze des Trägers liegen bleibt und nicht bis an dessen Basis hinabreicht; die anfangs so deutliche Grenze zwischen Ektoderm und Träger verwischt sich bald vollständig.
- c) Der Träger erscheint bei der Feldmaus, nach erfolgter Einstülpung zum Hohlkegel, deutlich zweischichtig, und in seine Höhlung gelangen schon frühzeitig Blutgefässe des Uterus. Bei der Hausmaus ist der Träger in gleicher Entwickelungsphase unregelmässig ein- bis zweischichtig, wird aber bald solid und erscheint erst viel später von Blutgefässen durchsetzt.

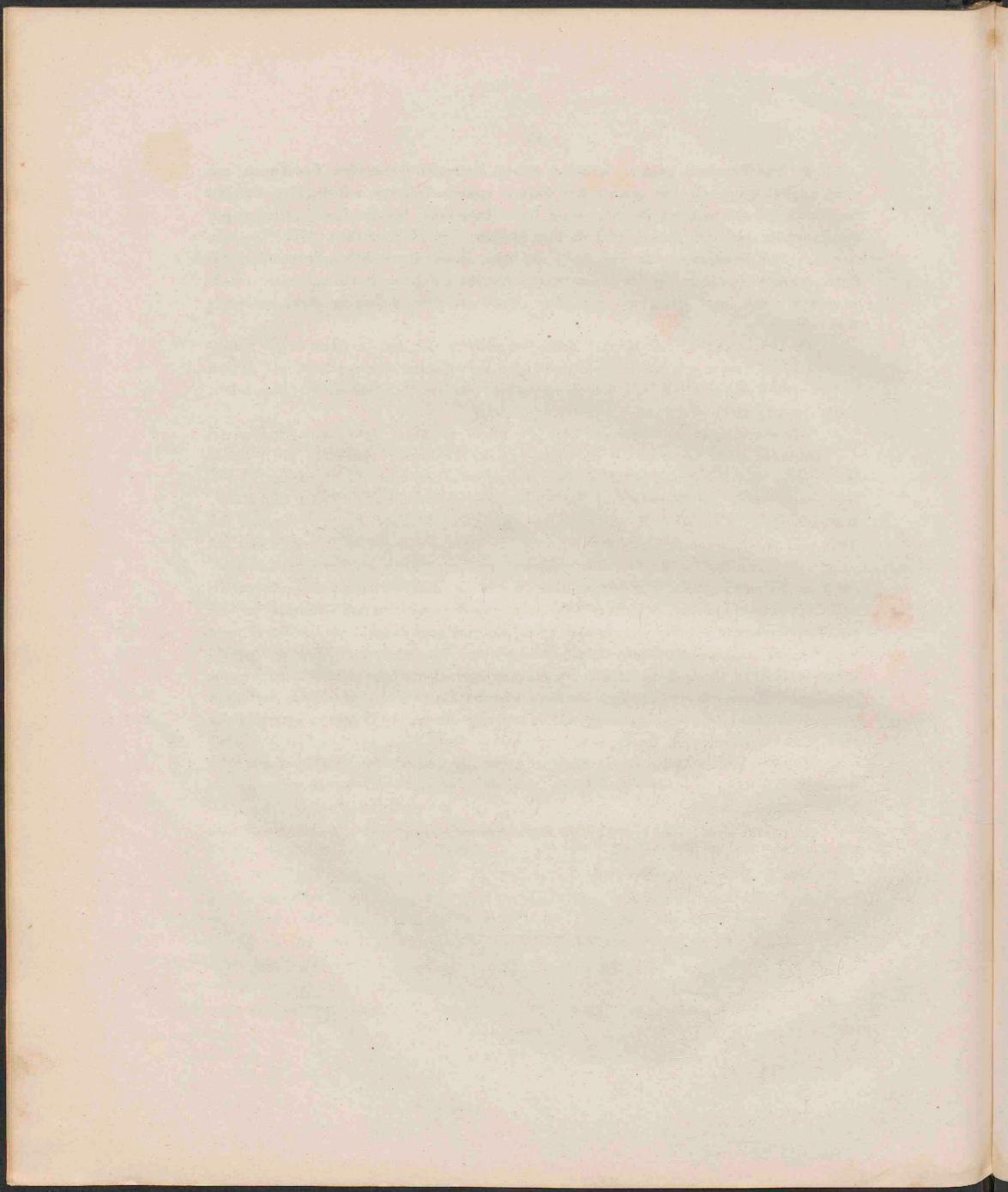
<sup>1)</sup> Centralblatt f. d. medicinischen Wissenschaften. 1882. 29. Juli, No. 30; 12. August, No. 32.

- d) Das Entoderm gelangt während seiner Ausbreitung bei der Feldmaus gar nicht in Berührung mit dem eigentlichen Träger, sondern lediglich mit der Grundschicht des Ektoderms und mit der Reichert'schen Umhüllungshaut; bei der Hausmaus umfasst das Entoderm auch den Träger (Taf. I, Fig. 11—12; Taf. II, Fig. 16 u. 25).
- e) Der Dottersack wird bei der Feldmaus allein durch Flächenwachsthum des Entodermblatts gebildet; bei der Hausmaus betheiligen sich am Aufbau des Dottersacks ausserdem auch noch einzelne, aus dem Entodermkeime frühzeitig sich loslösende Wanderzellen.
- f) Die Reichert'schen (Deck-) Zellen vergrössern sich bei der Hausmaus ausserordentlich auf Kosten des mit ihnen in Berührung gelangenden Uterusepithels, um danach in typischer Weise zur Membran sich zu verflachen; bei der Feldmaus findet eine solche Vergrösserung nicht statt.

Als wesentlichste Differenz erscheint die sub b erwähnte. Die Ratte, welche mit der Hausmaus näher verwandt ist als diese mit der Feldmaus, gleicht in allen diesen Beziehungen der Hausmaus, während das Meerschweinehen noch weit grössere Abweichungen in Bezug auf Umgestaltung der Keimblätter aufweist, als die Ratten und Mäuse. Wahrscheinlich findet sich die Blätterumkehrung auch bei dem Aguti.¹) Da nun der Aguti und das ihm nahestehende Meerschweinehen beide der neuen Welt angehören, daselbst auch schon im fossilen Zustande gefunden und vermuthlich als Autochthonen Amerika's zu betrachten sind, da anderseits Mus decumanus, Mus musculus, Arvicola arvalis und Hypudaeus amphibius der alten Welt unter einander eine ziemlich ähnliche, von der des Meerschweinehens jedoch sehr abweichende Entwicklung durchlaufen, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Blätterumkehr bei der amerikanischen Form sich ganz unabhängig entwickelt hat und in keinem genetischen Zusammenhange steht mit der unserer Ratten und Mäuse. Vielleicht wird die Kenntniss der Entwickelungsgeschichte des Aguti unsere Ansichten über die Bedeutung und Entstehung der merkwürdigsten Inversion der Keimblätter zu läutern im Stande sein.

In dem dritten Hefte dieser Studien werde ich diese Beziehungen eingehender erörtern.

<sup>1)</sup> Franz Müller (cfr. Schmidt's Jahrbücher, 61, p. 329) vermuthet aus der eigenthümlichen Lage der Nabelgefässe, dass auch bei Dasyprocta Aguti eine Blätterumkehrung zu finden sei.



#### Tafel I.

#### Gemeinsame Bezeichnung.

d Hohlraum zwischen formativen und Deckzellen, später Dottersackhöhle.

δ Entodermzellen, welche den Dottersack formiren.

E Ektodermhöhle (Markamnionhöhle plus falsche Amnionhöhle).

en Entoderm.

ex Ektoderm (Grundschicht des Ektoderms).

p Deciduazellen, welche in Theilung und Auflösung begriffen sind (nebst Leucocyten).

R Deckzellen (Reichert'sche Zellen).

R' Die den "Träger" bildenden Deckzellen (RAUBER'sche Zellen).

U Uteruslumen.

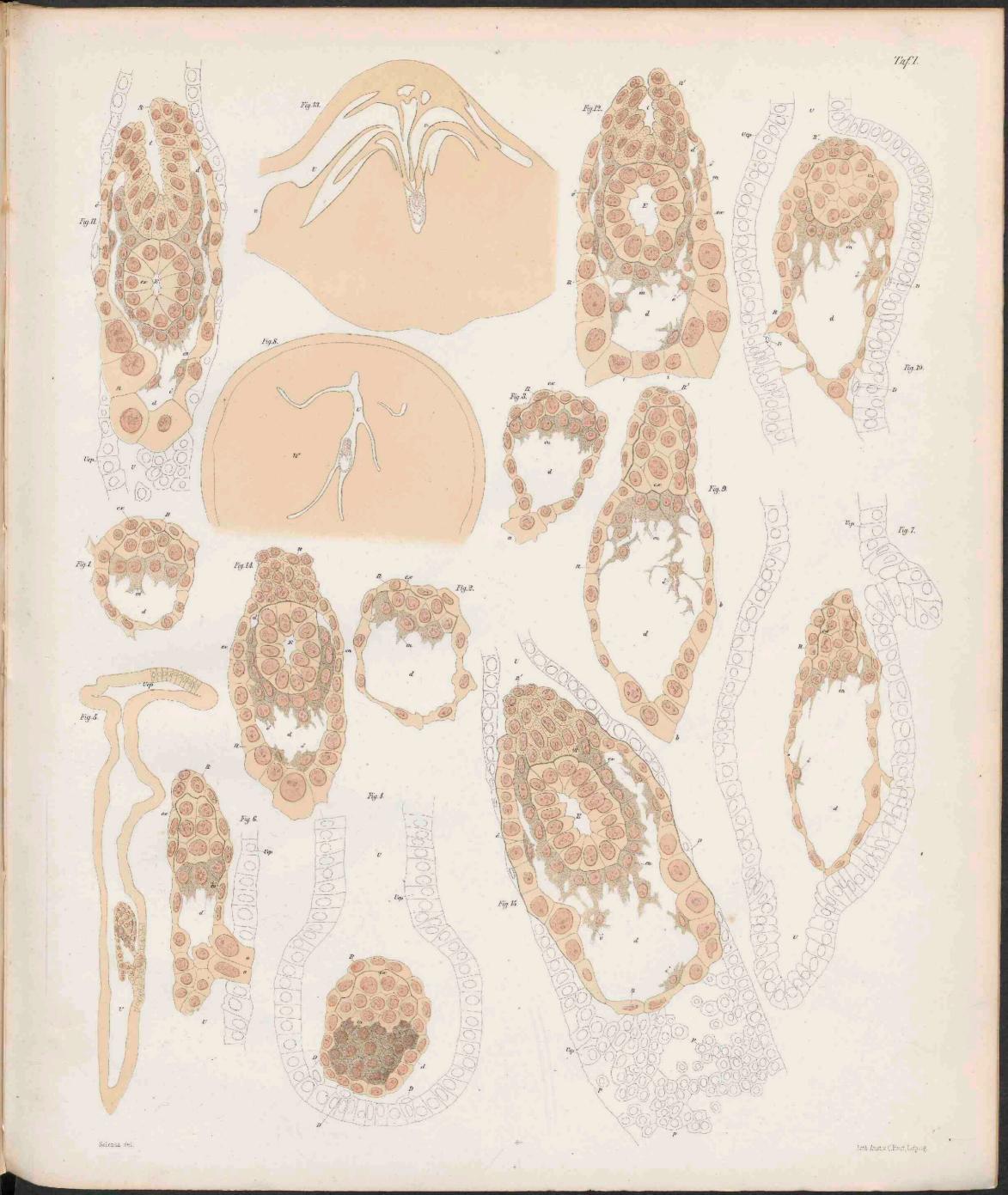
Uep Uterusepithel.

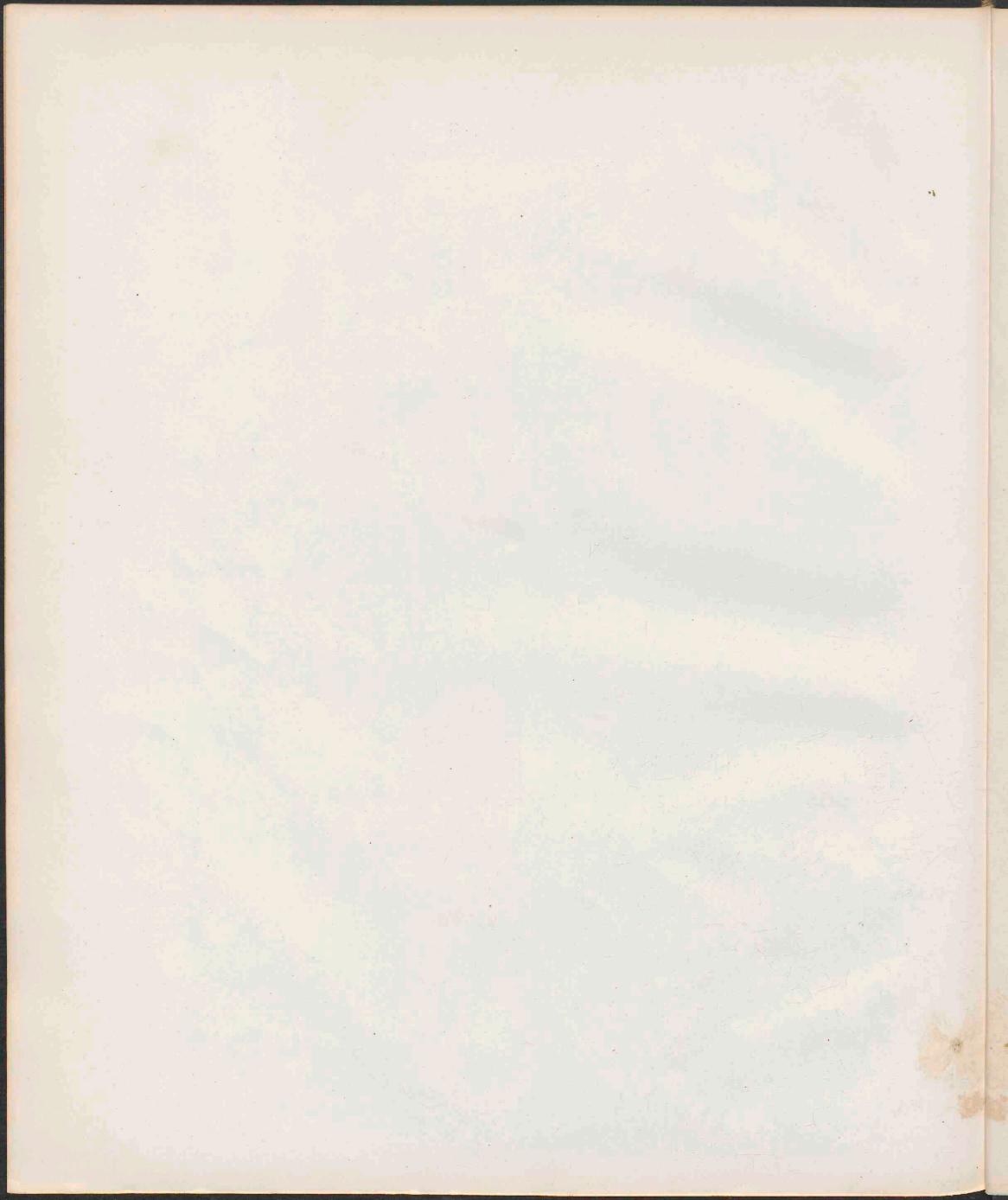
W Uteruswand.

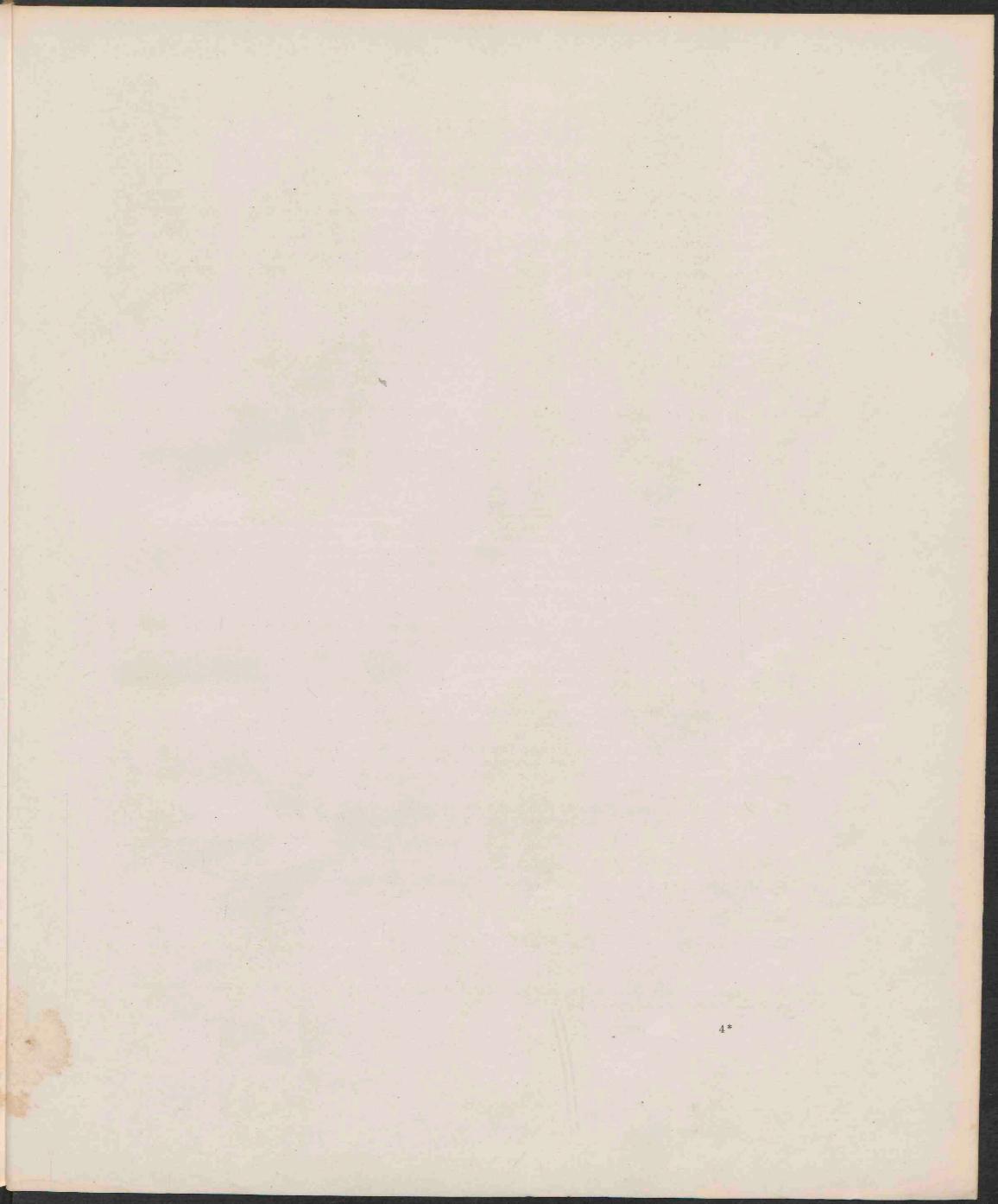
Alle Embryonalzellen sind durch einen grünlich-grauen Ton, alle ihre Kerne durch rothe Farbe markirt; die Zellen und Kerne des Uterusepithels sind weiss gelassen, nur in den Figuren 5, 8 und 13 mit einem Tone überdruckt; das Uterusepithel selbst ist nur in einigen Figuren angedeutet, in den meisten Fällen aber weggelassen.

Sämmtliche Figuren sind mittels der Camera lucida entworfen und stellen, wenn nichts Näheres erwähnt ist, mediane Scheitelschnitte des Eicylinders bei etwa 430 maliger Vergrösserung dar.

- Fig. 1. Frei in dem Uteruslumen liegende Keimblase. Die Zona pellucida war nicht zu bemerken.
- Fig. 2. Eine andere freie Keimblase aus demselben Uterushorne.
- Fig. 3. Keimblase eines anderen Mutterthiers. Eine einzige grössere Deckzelle a war in Contact mit dem Uterusepithel.
- Fig. 4. Plastischer Durchschnitt durch eine etwas ältere Keimblase: einige flache Zellen (Leucocyten) verlöthen dieselbe mit der Uteruswand.
- Fig. 5. Querschnitt durch das Epithelrohr eines Uterushorns, mit der im Scheitelschnitt getroffenen Keimblase; schwache Vergrösserung.
- Fig. 6. Derselbe Embryo wie in Fig. 5 im zweitfolgenden Schnitt. Die mit dem Uterus verlötheten Deckzellen (Reicheur'sche Zellen) α haben sich bedeutend vergrössert auf Kosten des schwindenden Uterusepithels.
- Fig. 7. Eine Keimblase, welche an mehreren Stellen mit dem Uterusepithel verbunden ist. Scheitelschnitt des Keimcylinders, Querschnitt des Uterushorns. U blindes Ende der Deciduahöhle.
- Fig. 8. Uterushorn quer durchschnitten, mit der Keimblase; schwache Vergrösserung. Das Mesenterium war abgeschnitten.
- Fig. 9. Derselbe Embryo wie in Fig. 8. Mit Ausnahme der am Uterus haftenden Fläche bb ist die Keimblase vollkommen drehrund.
- Fig. 10. Eine etwas ältere Keimblase, die bereits an mehreren Stellen mit dem Uterusepithel in Contact steht. DDD Leucocyten.
- Fig. 11. Eine ältere Keimblase. Die Ektodermzellen (Grundschicht des Ektoderms) umschliessen eine durch Dehiscenz gebildete centrale Höhle E. Am Fusspole R haben sich die Raubersschen Zellen vermehrt und zu einem nach aussen offenen Blindsack eingestülpt ("Träger"). Die Entodermkappe en umfasst auch einen Theil dieses Trägers. t Blindsackartiges Lumen des Trägers.
- Fig. 12. Eine andere Keimblase von gleichem Entwickelungsstadium. Mit Ausnahme der Trägerzellen und der Zellen an der Kuppe ii waren alle Deckzellen mit der Uteruswand in Berührung. t Blindsackartige Einbuchtung des Trägers.
- Fig. 13. Längschnitt durch ein Uterushorn. Das Uteruslumen wird durch riffartige Vorsprünge veingeengt. Schwache Vergrösserung.
- Fig. 14. Eine Keimblase mit auffallend kleiner Dottersackhöhle. Die Trägerhöhle ist schon verschwunden.
- Fig. 15. Eine etwas ältere Keimblase. An den Berührungsstellen mit der Keimblase sind die Uterusepithelzellen zum grössten Theile resorbirt, nur vereinzelte derselben erhalten sich (D); der Blindsack der Deciduahöhle p ist mit Deciduazellen und Leucocyten grossentheils angefüllt.







### Tafel II.

#### Gemeinsame Bezeichnung.

Ax Axe des zukünftigen Embryos.

B Blutsinus (mit Endothelauskleidung).

d Dottersackhöhle.

δ Dottersackzellen (entodermale Wanderzellen).

D Deciduazellen.

E Ektodermhöhle (oder Markamionhöhle plus falsche Amnionhöhle).

E' Falsche Amnionhöhle.

en Entoderm.

ex Ektoderm (Grundschicht des Ektoderms).

g Blutkörperchen in dem Blutsinus.

H Halsgegend des zukünftigen Embryos.

I Dessen Kopfgegend.

i Mesodermzellen, welche sich von der Allantoisknospe lösen und das Hautfaserblatt des Amnion bilden.

Primitivrinne.

 $ar{R}$  Reichert'sche Deckzellen.

R' Träger (Rauber'sche Zellen).

S Allantois.

> Mesodermlappen.

T Träger.

U Uteruslumen.

Uep Uterusepithel.

y Amnionnabel (beziehungsw. Ort, wo derselbe entsteht).

Alle Zellen der Keimblase sind mit einem graulichen Tone überdruckt; diejenigen des Uterus sind weiss gelassen.

Fig. 16. Keimblase. Uterus weggelassen. 430/1. Medianschnitt.

Fig. 17. Eine etwas ältere Keimblase nebst Umgebung. Die Ektodermhöhle E dringt zwischen die Trägerzellen ein. K blinde Tasche der Deciduahöhle. Deciduahöhle geschlossen.

Fig. 18. Eine ältere Keimblase nebst Deciduahöhle ggk.  $^{136}/_{1}$ . Die Kerne aller Embryonalzellen sind durch Rothdruck hervorgehoben.

C zwei-, oft drei-, selten einkernige Bindegewebszellen der Uteruswandung.

K blindes Ende der Deciduahöhle, mit zerfallenden Uterusepithelzellen und Leucocyten.

A Blutkörperchen; zufällig in diesem Präparate massenhaft in der weiten Deciduahöhle angehäuft.

Fig. 19. Etwas ältere Keimblase nebst Umgebung. Alle Embryonalzellenkerne roth. C mehrkernige Bindegewebszellen; Zwischensubstanz nicht berücksichtigt. B Blutgefässe mit Endothelauskleidung.

Fig. 20. Etwas ältere Keimblase bei 200 facher Vergrösserung. FFF Glockenförmiger Fruchthof (Keimscheibe).
r Trägerzellen.

Fig. 21. Anlage der Primitivrinne und des Mesoderms. Der Schnitt ist derart geführt, dass er den zukünftigen Embryo nahe der Längsaxe vertical schneiden würde. 160/1.

N Schwanzfalte des Amnion.

v Spitze eines Mesodermlappens (Sichelhorns), durchschnitten.

Fig. 22. Die halbe Keimblase eines fast gleichaltrigen Embryos, von innen gesehen, aus Längsschnittserien construirt; das Mesoderm ist vollständig eingetragen. Verticaler Frontalschnitt durch die Halsgegend des Embryos. Man schaut in die Primitivrinne. 110/1. N halbkuglige Schwanzfalte des Amnion (die Allantoisknospe des Mesoderms schimmert durch). E Mesodermlappen, noch nicht zur Vereinigung gelangt.

Fig. 23. Primitivstreif nebst Mesodermlappen der vorigen Figur, isolirt. 110/1.

Ax Vorderer Endwulst oder "Knoten" des Primitivstreifens (Hensen).

Fig. 24. Dünnschnitt durch eine gleichaltrige Keimblase, im Niveau des Schnittes der Fig. 22, bei gleicher Vergrösserung.

Fig. 25. Keimblase, etwas älter als die in Fig. 21 dargestellte, in gleicher Schnittrichtung. 160/1. Die Primitivrinne hat sich verkleinert (verkürzt). Die Kerne des Primitivstreifens sind roth gefärbt.

N Schwanzfalte des Amnion. i Mesodermzellen, welche sich von der Schwanzknospe gelöst haben und die Schwanzfalte auszutapeziren

beginnen. A, B, C Schnittrichtungen der Figuren 26—28.

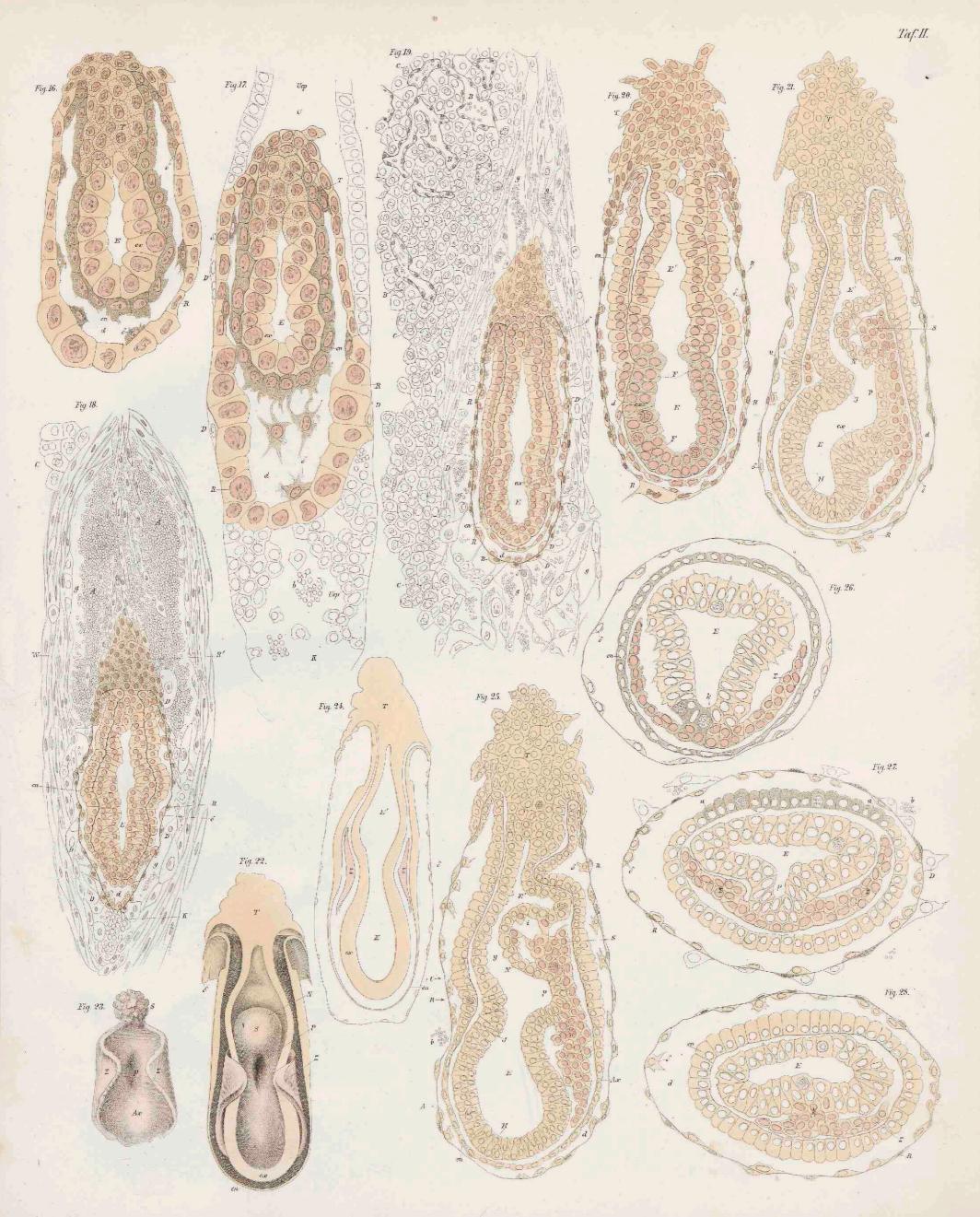
Fig. 26. Schnitt durch eine etwa gleichaltrige Keimblase in der Richtung A der Figur 25. 250/1. k Axe des Primitivstreifens. — Die Reichert'schen Zellenkerne sind vergessen.

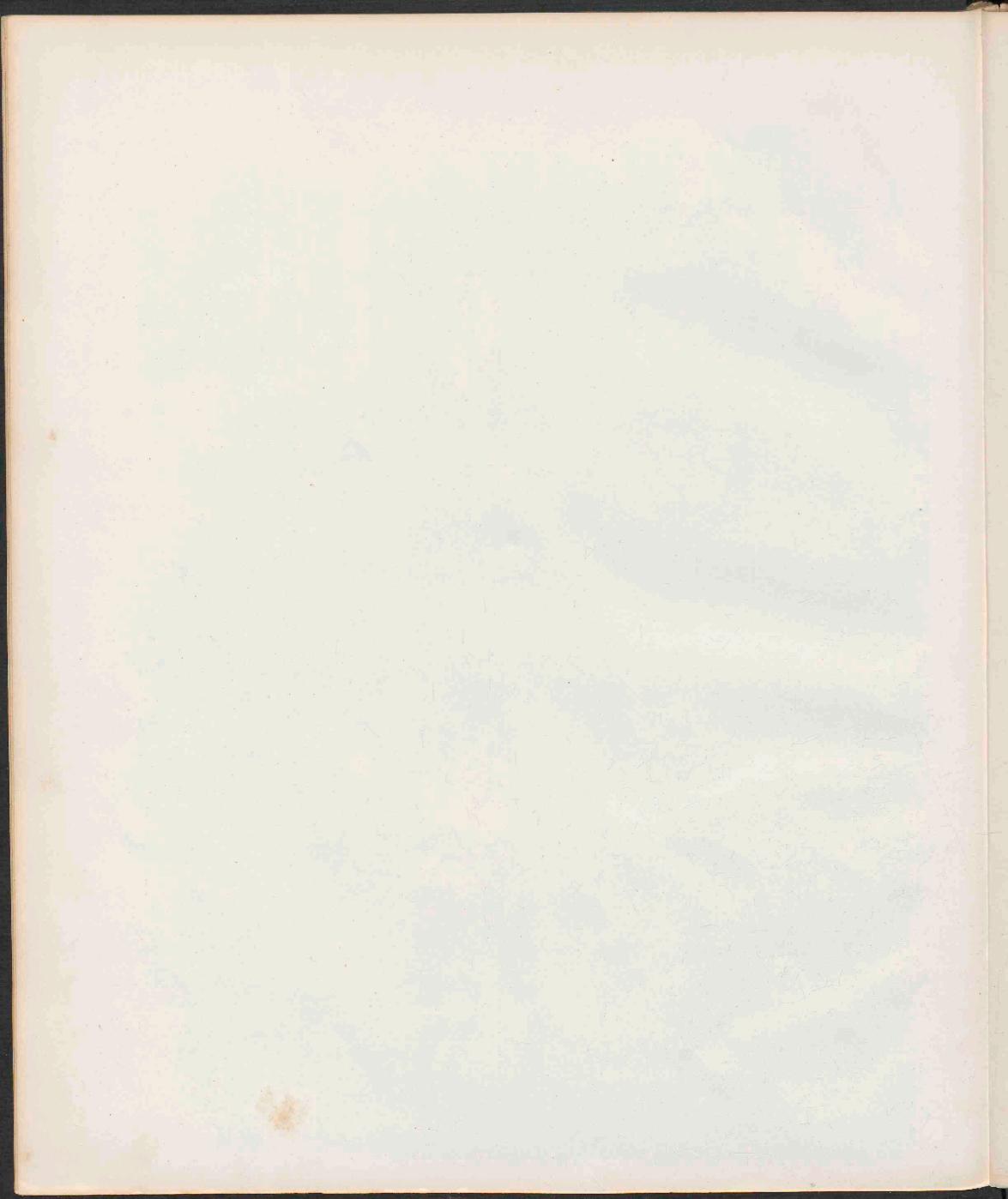
Fig. 27. Desgleichen in der Höhe B der Figur 25.  $^{250}/_1$ . p Primitivrinne.

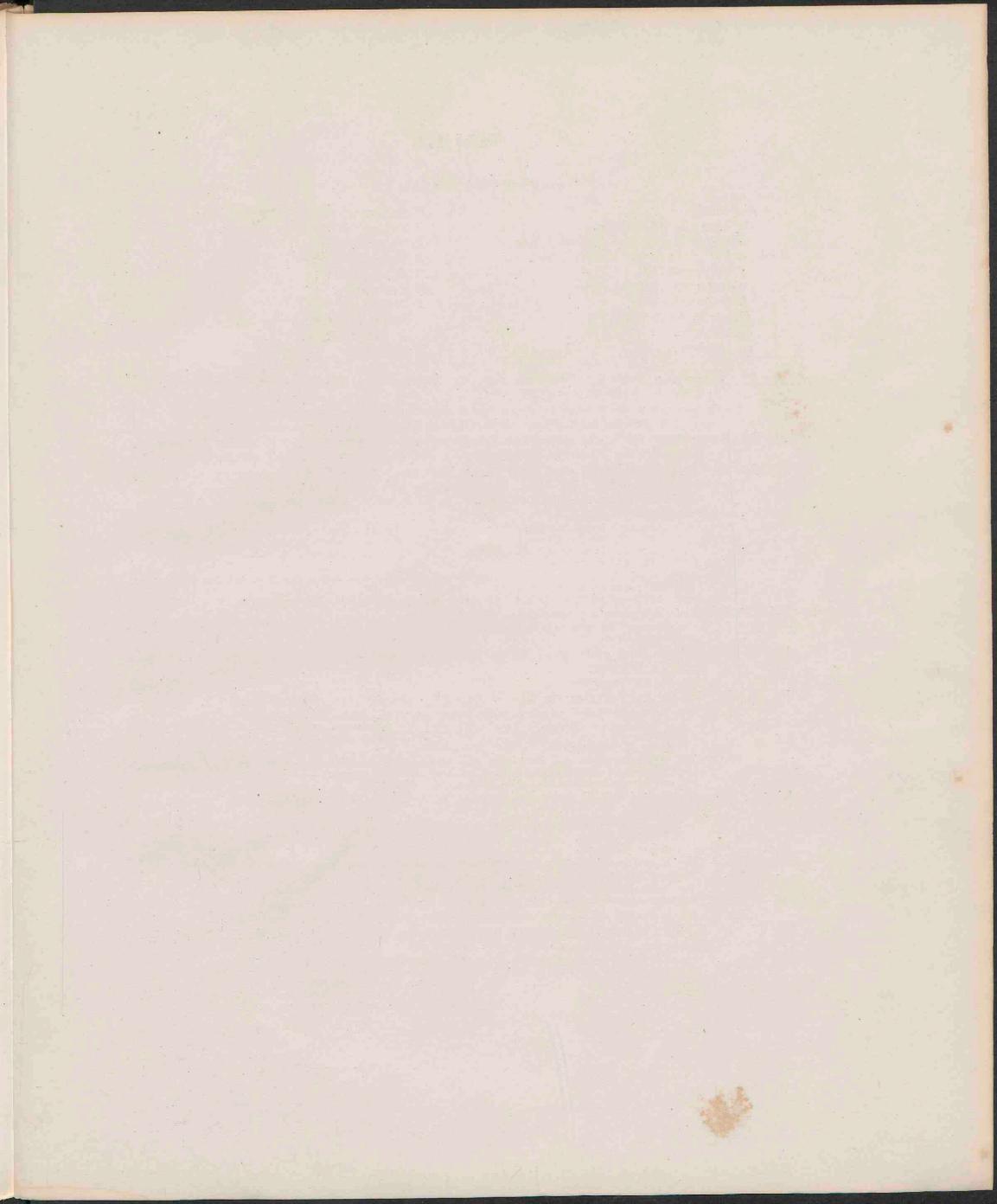
Fig. 28. Desgleichen in der Höhe C der Figur 25.  $^{250}/_1$ .

k Basis der Allantoisknospe. — Wie in Fig. 26, so sind auch hier die die Keimblase suspendirenden Uterus-

Die Kerne der Mesodermzellen sind fast durchgehends ein wenig kleiner als die des Ektoderms und Entoderms, was in der Lithographie nicht gut hervortritt.







#### Tafel III.

#### Gemeinsame Bezeichnung.

H Halsgegend des zukünftigen Embryos. Am Amnion. Ax Längsaxe des Embryos. I Kopfgegend desselben. B Blutgefässe mit Endothelauskleidung. N Interamnionhöhle. b oder & Blutlakunen (ohne Endothelbeleg). R Reichert'sche Zellen. d Dottersackhöhle. S Allantoisknospe. sHseröse Hülle. δ Dottersack (Nabelbläschen). E Markamnionhöhle. T Träger. E' falsche Amnionhöhle. æ Spaltraum zwischen den beiden Blättern der en Entoderm. serösen Hülle. ex Ektoderm. y Amnionnabel. Fig. 29. Längsschnitt durch die Keimblase, nahe der Embryonalaxe. Mesoderm roth. Nur der mittlere Theil der Figur ist ausgeführt. 200/1. Im Gegensatz zu den übrigen Abbildungen liegt in dieser Figur die Allantois links und der Kopf rechts. i Wanderzellen des Mesoderms, das Hornblatt der Schwanzfalte das Amnion austapezirend. Fig. 30. Längsschnitt durch eine etwas ältere Keimblase, rechtwinklich zu Schnitt 29 (in der Richtung des Pfeiles der Fig. 41 t); die Schwanzfalte des Amnion ist nicht im Schnitt getroffen. Fig. 31-37. Längsschnitte durch einen etwas älteren Eicylinder, welche die Embryonalanlage parallel der Sagittalaxe treffen. Die Höhlen der Seitenfalten und der Schwanzfalte des Amnion sind schon zusammengeflossen. Die Keimblase war in 24 Schnitte zerlegt, von denen nur 6 der einen Seite abgebildet sind. Fig. 35. Zehnter Schnitt. Fig. 36. Zwölfter Schnitt. Fig. 37. Vierzehnter Schnitt. Fig. 31. Dritter Schnitt. Fig. 32. Fünfter Schnitt. Fig. 33. Siebenter Schnitt. Fig. 34. Neunter Schnitt. Die folgenden Schnitte gleichen den hier abgebildeten fast vollständig, indem der vierzehnte dem zehnten, der fünfzehnte dem neunten etc. entsprach.

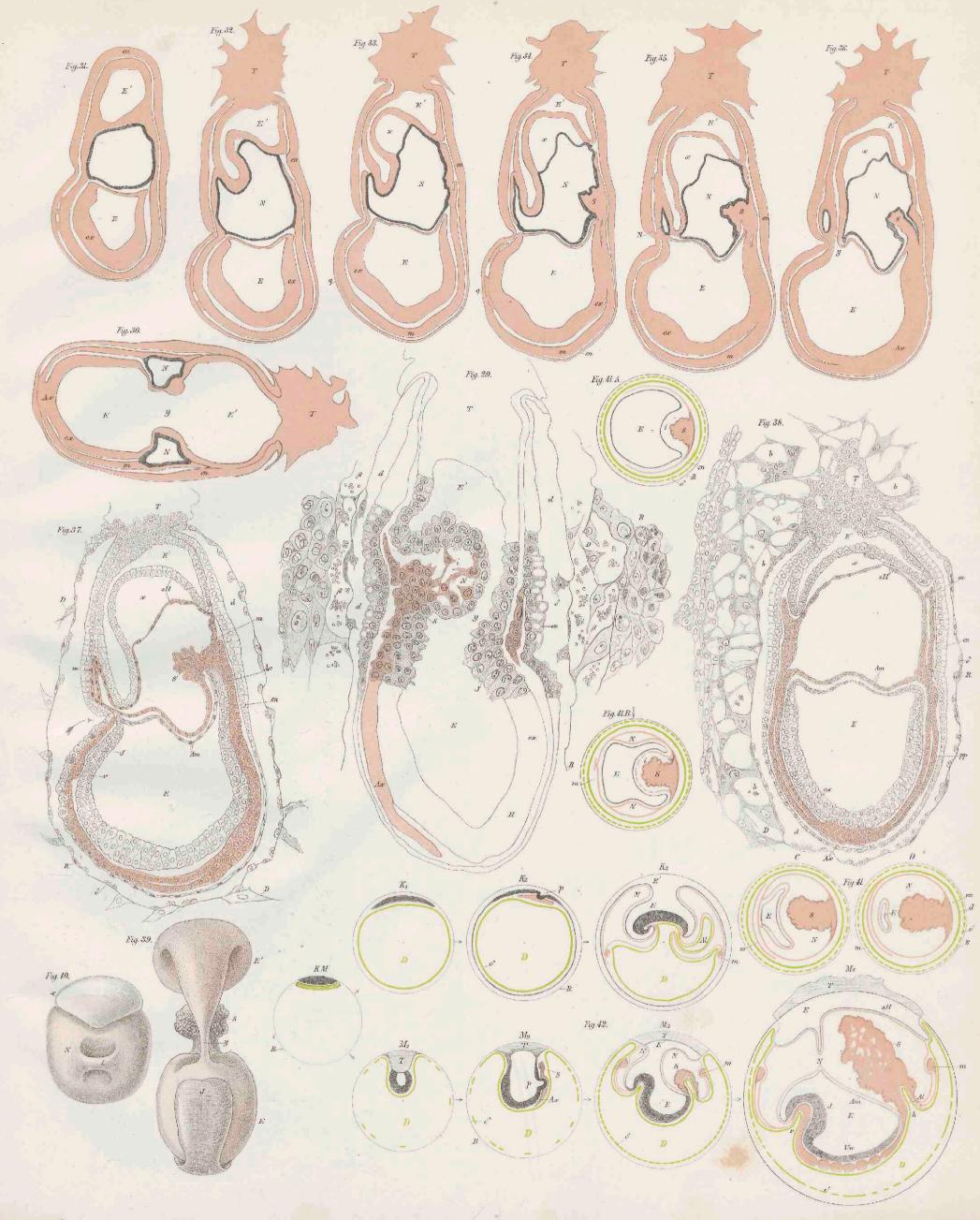
Die breite schwarze Conturlinie bezeichnet die mesodermale Auskleidung der Interamnionhöhle. Fig. 37. Detaillirte Zeichnung des vierzehnten Schnittes. 110/1. m Randsaum des splanchnischen Muskelblatts. D Deciduazellen. Fig. 38. Längsschnitt durch einen gleichaltrigen Keimcylinder, rechtwinklig zu den in Fig. 31—37 dargestellten Schnitten. 110/1. pp Pleuroperitonealhöhle. Fig. 39-40. Die aus den Schnitten Fig. 31-37 etc. construirten Höhlen, plastisch dargestellt. Fig. 39. Der zukünftige Embryo ist der leichteren Orientirung wegen schematisch eingetragen.

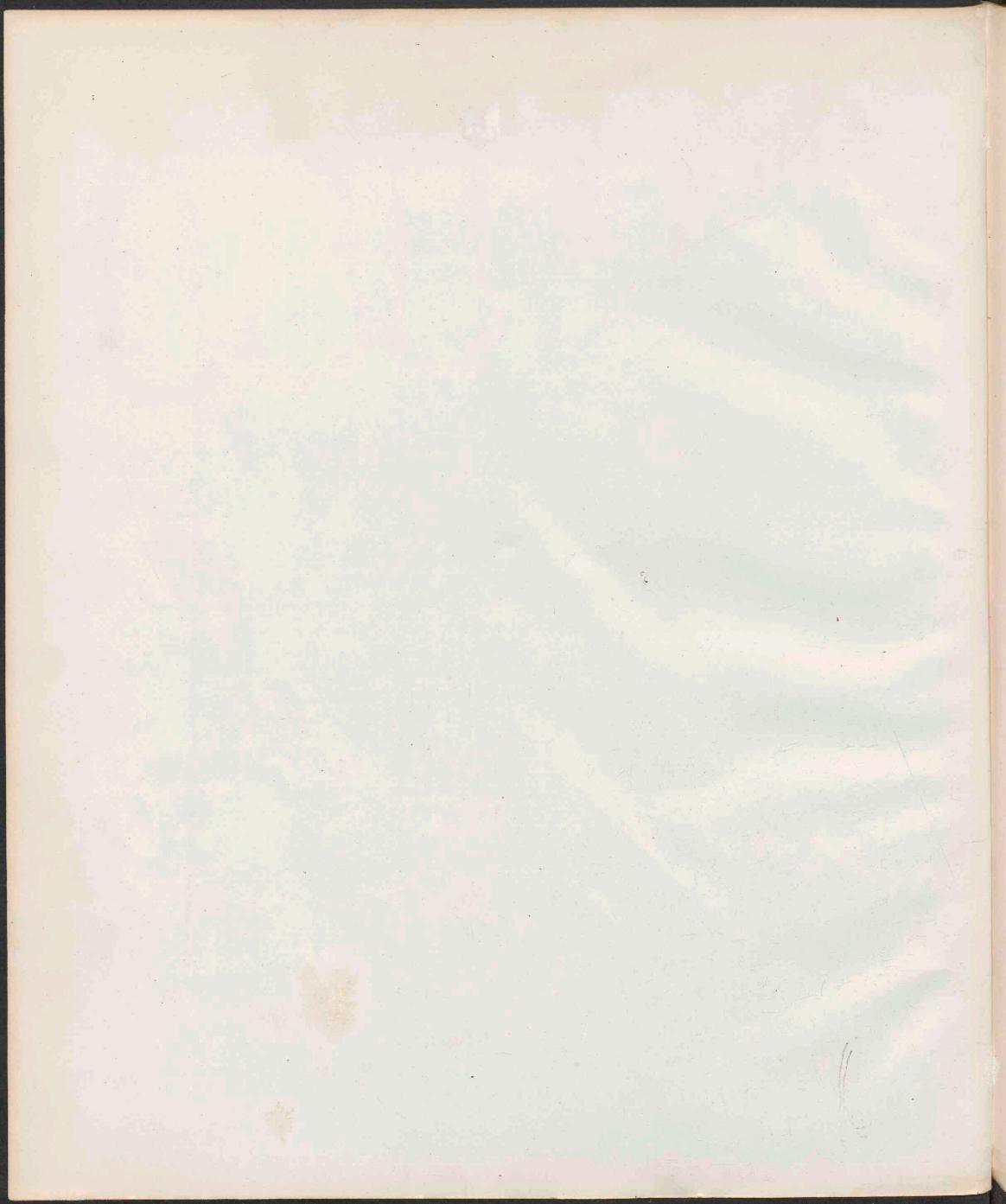
I Kopftheil des Embryos.

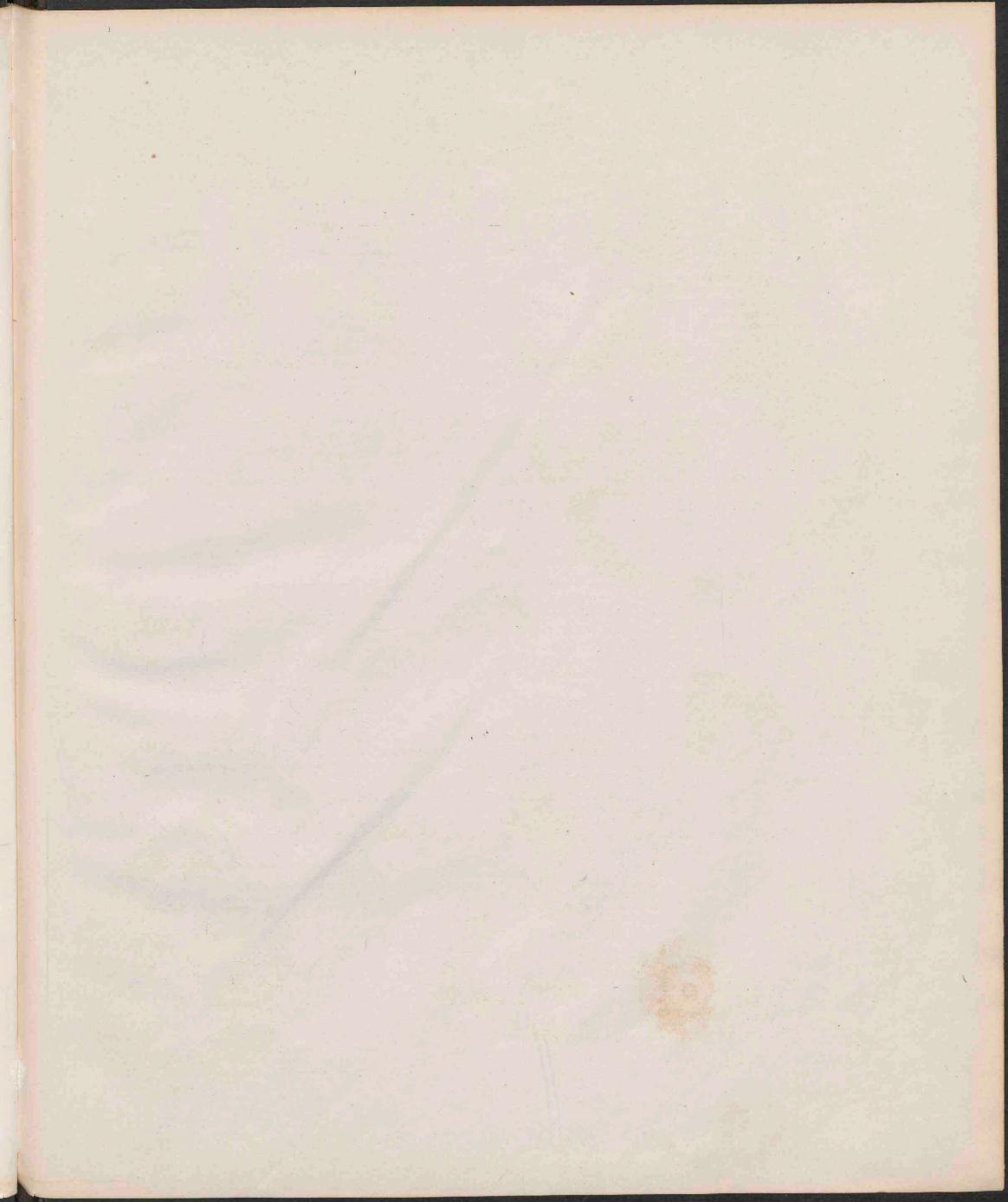
S Allantois

E Falsche Amnionhöhle.  $\widetilde{m{E}}$  Die Markamnionhöhle. Fig. 40. Die Interamnionhöhle, von der Gestalt eines Siegelringes; dieselbe ist in die Fig. 39 derart einzutragen, dass der Bügel i (Kopffalte des Amnion) den Amnionstiel y umspannt.

x Spaltraum zwischen den beiden Blättern der serösen Hülle. Fig. 41. Schematische Darstellung der Amnionbildung, in fortlaufenden Entwickelungsphasen. Querschnitte des Eicylinders. grün Entoderm (und Dottersack).
roth Mesoderm. schwarz Ektoderm. Fig. A. Die Allantoisknospe S bginnt die Schwanzfalte des Amnion vor sich her zu treiben. Fig. B. Die Interamnionhöhle i ist bereits vollständig von Mesodermzellen ausgekleidet. Durch Dehiscenz sind in den beiden Mesodermlappen die Höhlungen i entstanden (Seitenfalten des Λmnion). Fig. C. Die Höhlungen der Schwanz- und Seitenfalten des Amnion sind zusammengeflossen. Fig. D. Der Amnionstiel hat sich abgehoben, indem die Interamnionhöhle sich zur Ringform ausdehnt. Fig. 42.  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $K_3$  schematische Längschnitte durch das Ei des Kaninchens. —  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$ ,  $M_4$  desgleichen der Hausmaus. KM gemeinsame Ausgangsform. grün Entoderm (und Dottersack). Al Allantois. roth Mesoderm. schwarz Ektoderm. vordere schlitzförmige Darmpforte. hintere schlitzförmige Darmpforte, zugleich Allantoispforte. Il Randwulst des Mesoderms (sinus terminalis).



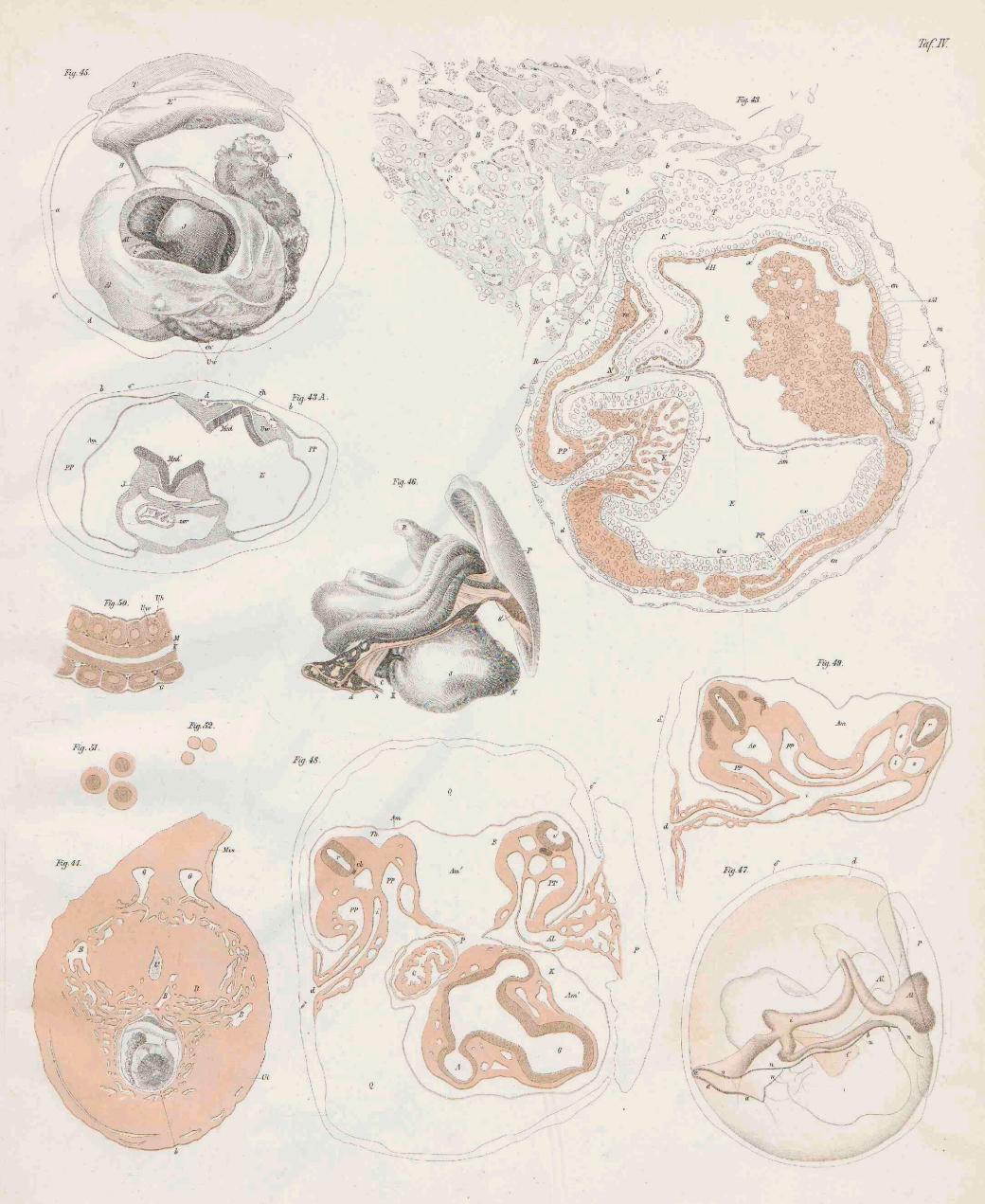


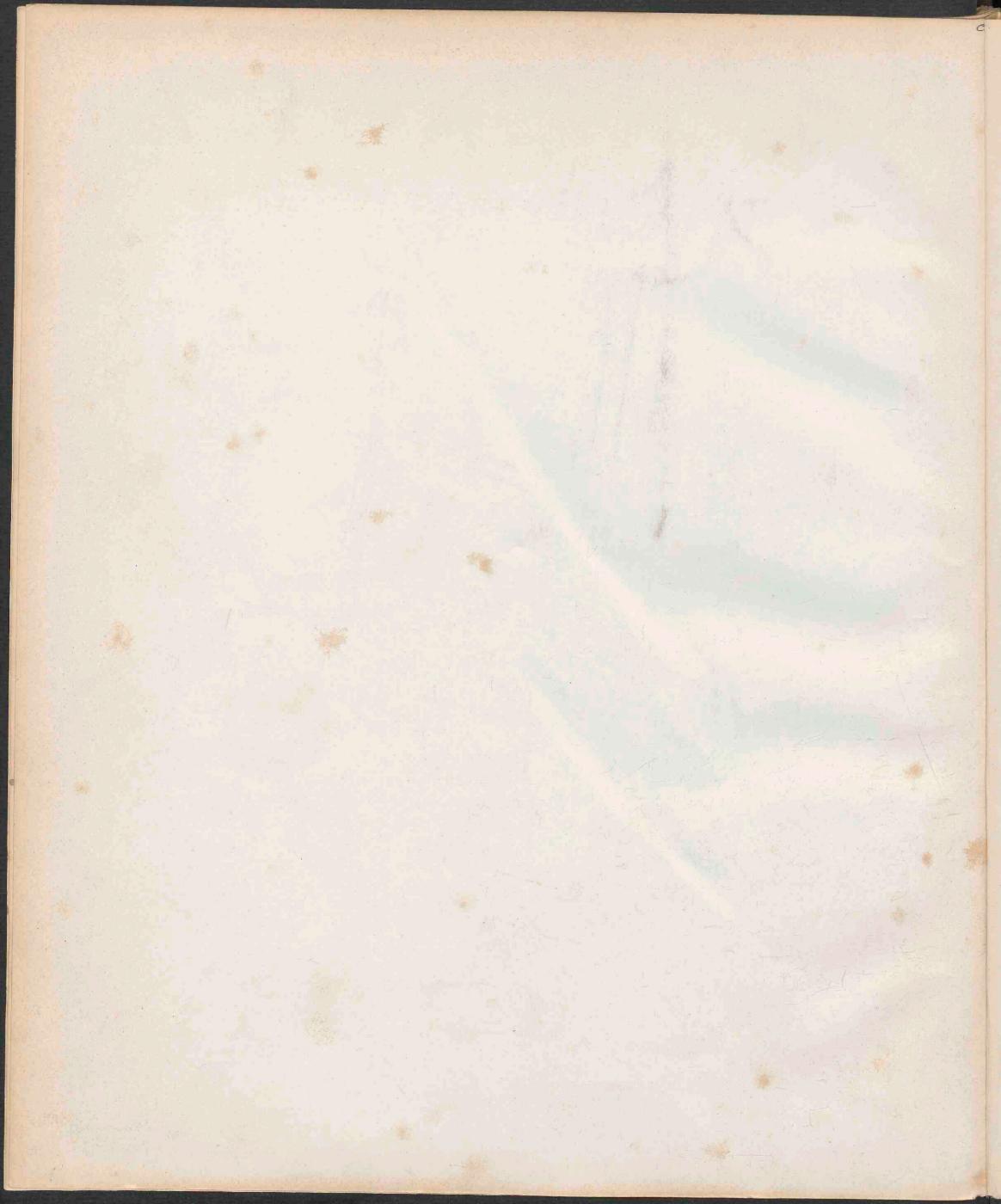


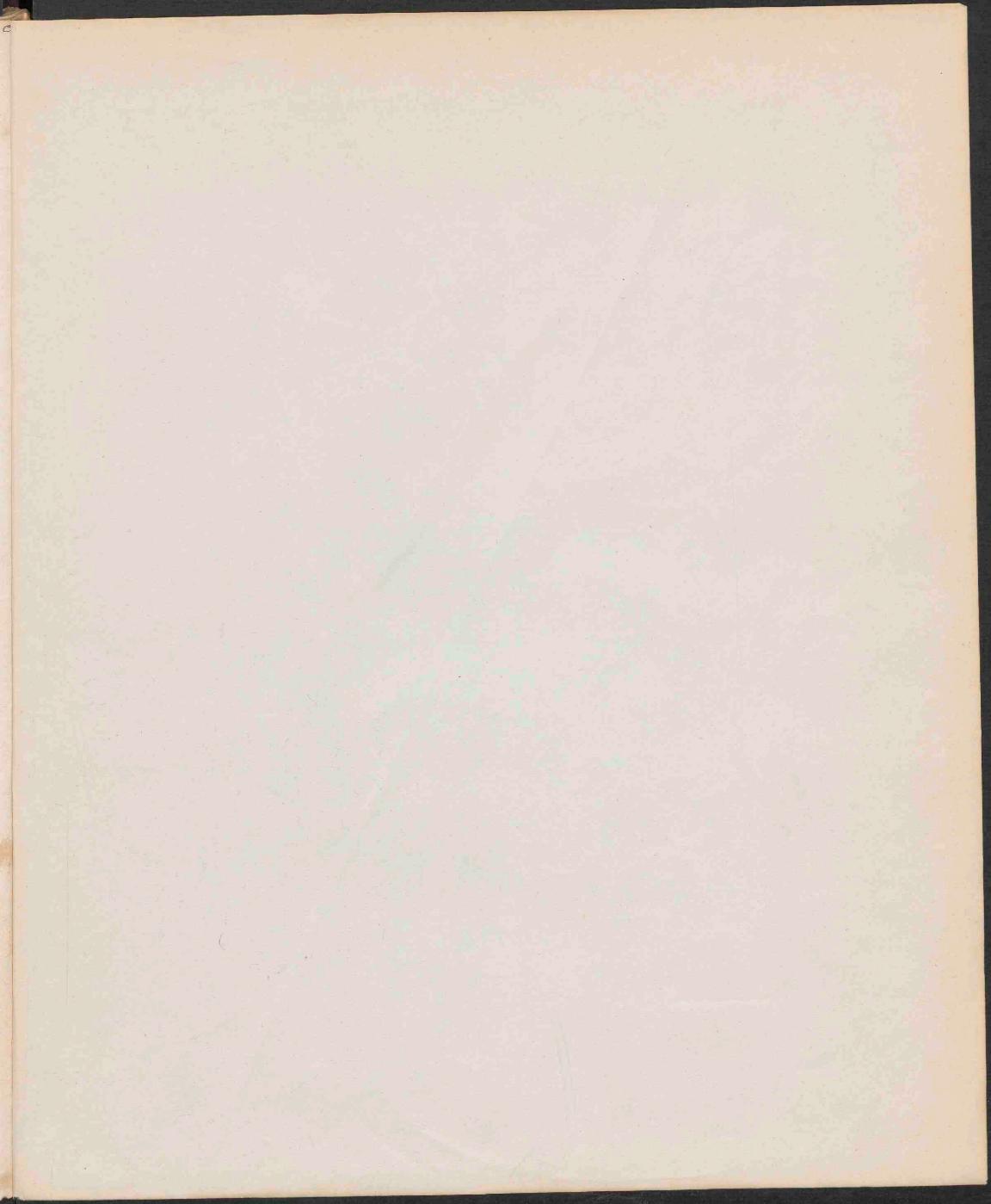
# Tafel IV.

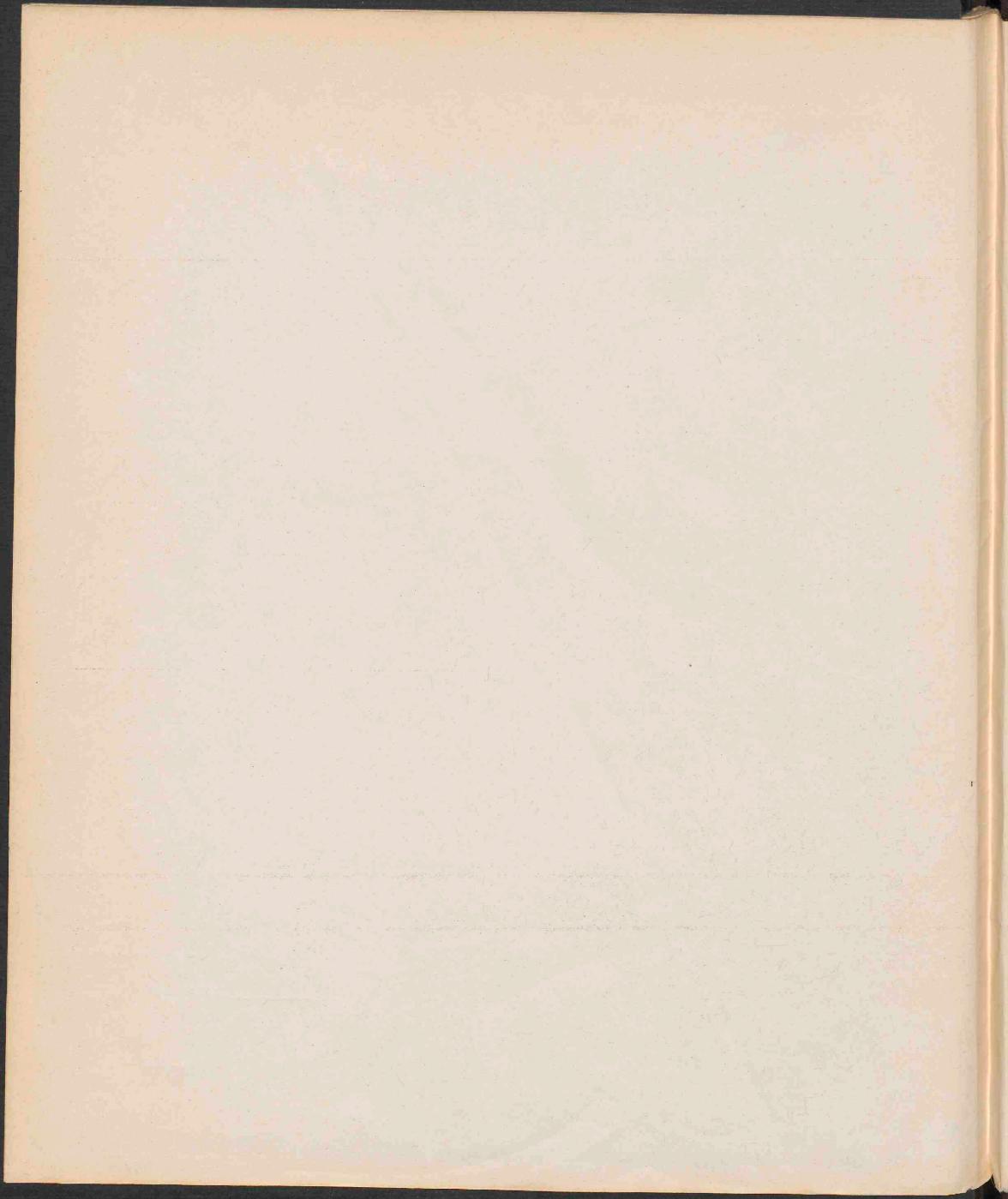
## Gemeinsame Bezeichnung.

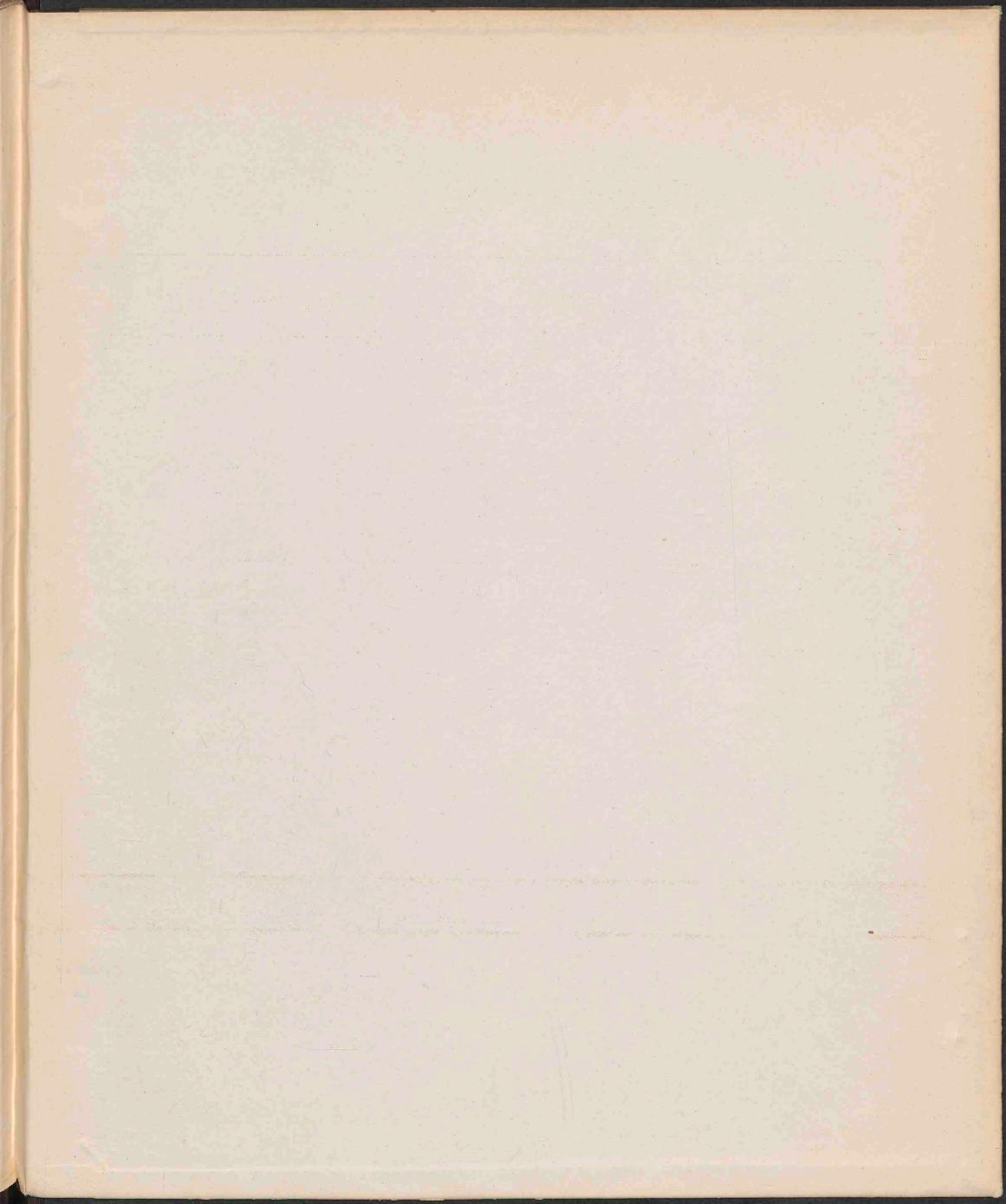
Am B b d S E E' en ex I m m' N	Amni Uterin Lakun Dotte Dotte Amni falsch Entod Kopfi verdid Amni	ngefässe mit Endothelauskleidung. nen ohne Endothelbeleg. rsackhöhle. rsackzellen, Dottersack. onhöhle. de Amnionhöhle. derm. derm. derm. cheil des Embryos. ekter Randsaum des visceralen Muskelblattes. onnabel.	PP Pleuroperitonealhöhle.  Q Interamnion.  R Reichertsche Membran.  sH scröse Hülle.  sM somatisches Muskelblatt.  S Allantois.  T Träger.  U Uteruslumen.  Ut Uteruswand.  Uw Urwirbel.  v vordere Darmpforte.  x Spaltraum zwischen den beiden Blättern der serösen  Hülle.
U	Amnı	onstiel.	y Amnionstiel.
Fig.		Schnitt geht nicht genau durch die M durchschnitten sind. Die Zellkerne sind Die gesammte Mesodermanlage ist durch aur Orientirung vergleiche man den in Figur 45	iem Stück des cavernösen Theils der Uteruswand. Der edianlinie, sodass z. B. bei <i>Uw</i> die Urwirbel mitten überall eingetragen; die Zellgrenze nur hie und da. einen rothen Ton markirt. <sup>110</sup> / <sub>1</sub> . abgebildeten, etwas älteren Embryo, welcher schräg von der
Fig.	43 A.	linken Seite geschen ist.)  Querschnitt durch einen etwa gleichaltrig	gen Embryo, 50/1. Kopf und Brust sind im Schnitt
Fig.	44.	Etwas älterer Embryo, nebst durchschnittenem,  Mes Mesometrium.  G Gefässe mit Endothelauskleidung.  B Desgleichen.	durch einen rothen Ton hervorgehobenen Uterushorn. $^{18}/_1$ .  Communication mit den Räumen $B$ und $G$ .
Fig.	45.	Derselbe Embryo bei 50 facher Vergrösseru Innern liegenden Theil des Embryos zu	ng. Die Amnionhülle ist angeschnitten, um den im Anschauung zu bringen. Die Hüllen $\alpha$ und $\delta$ , sowie eingetragen. — Die Figur ist aus einigen Dickschnitten
Fig.	46.	Ein älterer Embryo aus einer Schnittserie co weggelassen, mit Ausnahme des breiten I Kopftheil. N Nackengegend. R Schwanz. K Visceralbogen.	onstruirt, 25 Mal vergrössert; die Embryonalhüllen sind platten Nabelstrangs.  C Ort wo das Herz liegt.  P Embryonale Placenta.  s' Allantoishöhle.
Fig.	47.	Gestalt und Ausbreitung der Darm- un	Die Conturen des Körpers sind nur leicht angedeutet; ad Dottersackhöhle sind durch rothe Töne markirt. Inch den Spalt aaa und bb mit dem Darme i communicirend.  Kopftheile (vergl. Fig. 43 v).
Fig.	48.	Querschnitt durch den Embryo von Fig. 46, parallel der Ebene des Papiers.  K Kopf. Th Brust. B Beckengegend. G Gehirnhöhle. A primäre Augenblase.  Ch Chorda	höhle.  Am Amnion.  PP Pleuroperitonnalhöhle.  Ifurche, noch offen.  Al' Gefässstiel der Allantois.
Fig.	49.	Querschnitt durch den Embryo Fig. 46, par Beschauer zu.	allel dem Schnitte der Fig. 48, aber etwas näher dem i Darmlumen. s, s Gefässe.
E:	50	r Rückenrohr.	d Dotternabel.
			unal. Uh Urwirbelhöhle. G Gefässe.
		Blutkörper des Embryos. 680/1.	
Fig.	52.	Rothe Blutkörper des Mutterthiers. <sup>680</sup> / <sub>1</sub> .	











IN VORBEREITUNG BEFINDEN SICH:

# SELENKA, EMIL, STUDIEN ÜBER ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER THIERE

ZWEITES HEFT.

DIE KEIMBLÄTTER DER ECHINODERMEN.

MIT 5 TAFELN.

DRITTES HEFT.

KEIMBLÄTTER UND PRIMITIVORGANE DER RATTE UND DES MEERSCHWEINCHENS.

MIT 3 TAFELN.

VIERTES HEFT.

DIE KEIMBLÄTTER DER ASCIDIEN.

MIT 4 TAFELN.

C. W. KREIDEL'S VERLAG IN WIESBADEN.

DRUCK VON CARL RITTER IN WIESBADEN.