



Ueber das

Mesoderm der Vogelkeimscheibe

(Huhn und Ente)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

Einer hohen medizinischen Facultät zu Bern

vorgelegt von

Joh. Jak. Zumstein, Arzt

von Seeburg

I. Assistent der Anatomie in Bern.

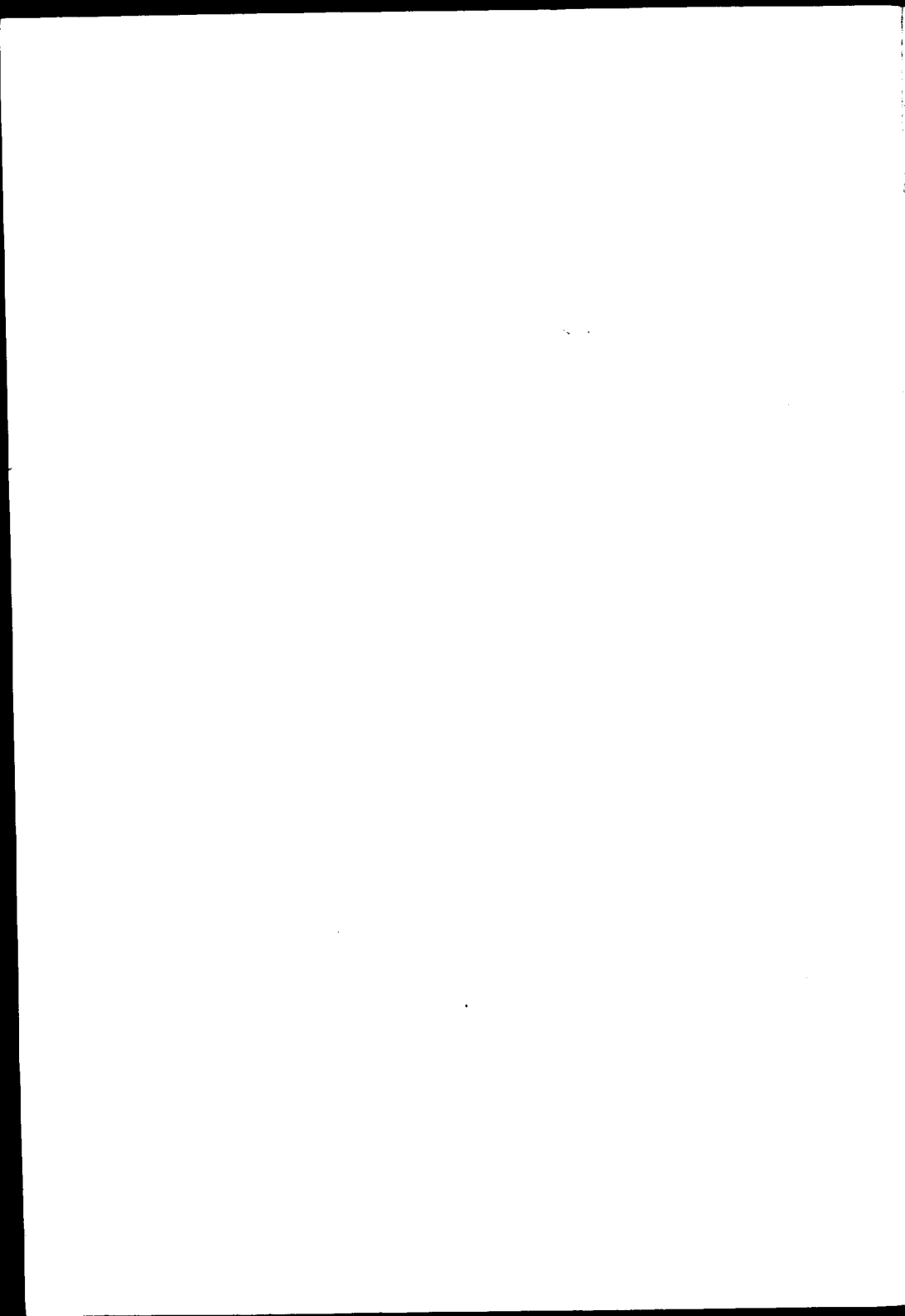


Bern

Buchdruckerei Suter & Lierow

1887





Ueber das
Mesoderm der Vogelkeimscheibe

(Huhn und Ente)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

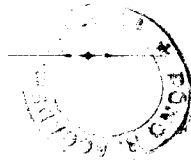
Einer hohen medizinischen Facultät zu Bern

vorgelegt von

Joh. Jak. Zumstein. Arzt

von Sickers

I. Assistent der Anatomie in Bern.



Bern

Buchdruckerei Suter & Lierow

1887

Auf Antrag des Herrn Prof. *Gasser* von der Facultät
zum Drucke genehmigt.

Bern, 19. Mai 1887.

Der Decan.

Dr. H. Kronecker.

Trotz zahlreicher und eingehender Arbeiten herrschen immer noch bedeutende Differenzen in den Ansichten über die Herkunft des Mesoderms, des mittleren Keimblattes.

Nehmen wir zum Beispiel unsere neuesten Lehrbücher über Embryologie zur Hand, so sehen wir in dem «Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere» von Kölliker aus dem Jahre 1884 das Mesoderm in der hintern Hälfte der Area pellucida vom Primitivstreifen hergeleitet; von da soll es peripher zwischen äusseres und inneres Keimblatt hineinwachsen.

Der Primitivstreifen selbst entsteht durch eine Wucherung der mittleren Theile des Ectoderms.

Ein noch neueres «Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere» von Hertwig aus dem Jahre 1886 giebt an, «aus dem innern primären Keimblatt entstehen 1. die beiden mittlern Keimblätter, welche die Leibeshöhle zwischen sich schliessen» etc.

Die beiden Autoren behaupten also gerade das Entgegengesetzte, indem Kölliker dann noch ganz ausdrücklich das innere Keimblatt von einer Mitbetheiligung an der Bildung des Mesoderms ausschliesst, und umgekehrt Hertwig aus dem äussern Keimblatt als «einziges Organsystem» die Anlage des Centralnervensystems hervorgehen lässt, wodurch eine Mitbetheiligung des Ectoderms vollständig ausgeschlossen wird.

Betrachten wir nun die Ansichten der einzelnen Forscher etwas näher:

Nach *Kölliker* entsteht das Mesoderm «in der Gegend der embryonalen Längsaxe und bildet hier die tiefern Schichten des Primitivstreifens, oder der Axenplatte» und ganz unzweifelhaft erscheint ihm hier Mesoderm und Ectoderm nicht etwa sekundär verwachsen, sondern von Hause aus zusammen zu hängen. Eine Loslösung findet erst später statt. Ebenso so sicher soll das Entoderm keinen Antheil an der Bildung des Primitivstreifens und somit des Mesoderms haben. Seitlich vom Primitivstreifen entsteht das mittlere Keimblatt nicht etwa aus einer Wucherung der Randtheile des Ectoderms, event. Entoderms, sondern das ganze Mesoderm stammt von der Axenplatte ab. Das Entoderm soll überall ganz deutlich von Mesoderm zu trennen sein auch in der Gegend des Primitivstreifens.

Ist der Primitivstreifen einmal angelegt, so verdichtet sich das Gewebe um denselben herum, die Verdichtung folgt im Allgemeinen den Umrissen des hellen Fruchthofes, ist am vordern Ende des Primitivstreifens entwickelter als hinten «Randzone». Am vordern Ende entwickelt sich dann in ihrer Mitte «ein dichterer Streifen, der wie ein vorderer Anhang des Primitivstreifens erscheint, und der Kopffortsatz heissen soll». «Dieser Fortsatz sammt dem ihn umgebenden Theile der Randzone stellen die erste Anlage des Kopfes dar».

Darnach muss auch vor dem Primitivstreifen das Mesoderm von demselben abstammen, also ectodermalen Ursprunges sein. Das Mesoderm wächst nicht nur nach den Seiten, sondern auch nach vorn frei zwischen die beiden primären Keimblätter hinein.

Zu ähnlichen Resultaten kommt auch *Braun*, «die Entwicklung des Wellenpapagei's (*Melopsittacus undu-*

latus Sh. 1879). » Er beschreibt drei Stadien, die hier in Betracht kommen. Der Primitivstreifen ist wieder eine Verdickung des Ectoderms, und das Mesoderm entsteht dadurch, dass diese verdickte Ectoderm-Stelle sich zwischen oberes und unteres Keimblatt hineinschiebt, und zwar hauptsächlich nach den Seiten hin, während vorn und hinten Mesoderm noch fehlt, wie er dies in seiner schematischen Figur 24, Taf. IX für den jüngsten der Embryonen angiebt.

Bei einem etwas ältern Stadium (Fig. 2, Taf. IX) zeigt das Mesoderm von der Fläche gesehen eine biscuitförmige Ausdehnung. Auch vor dem Primitivstreifen trifft er Mesoderm und zwar frei, auch in der Mittellinie. Mehr nach hinten verschmilzt dies Mesoderm mit dem Ectoderm, doch nur unterhalb der Primitivrinne, seitlich ist es frei und lateral sich allmählich zuspitzend zwischen den beiden andern Keimblättern gelegen. Je weiter nach hinten man kommt, desto weiter geht seine laterale Ausbreitung. Unter der Primitivrinne soll sich das Entoderm überall « ganz gut » vom Mesoderm abheben, was aber auf seinen Figuren 7 und 8, Taf. IX nicht recht ersichtlich erscheint.

Bei einem noch weiter fortgeschrittenen Stadium (Figur 3, Tafel IX) trifft man das Mesoderm noch weiter nach vorn gerückt, ebenfalls frei zwischen den beiden ursprünglichen Keimblättern gelegen. Auch nach hinten und nach den Seiten ist ein Fortschreiten zu bemerken.

Das Wachstum des Mesoderms nach vorn vom Primitivstreifen wäre also nach ihm ein ganz selbstständiges, ohne direkte Beziehung zum Ectoderm oder Entoderm dieser Region, nur gerade vor dem Primitivstreifen wäre es auf diesen selbst zu beziehen. Der

Wellenpapagei besitzt also vor dem Primitivstreifen ein ganz freies gesondertes Mesoderm.

Ueber das Entoderm dieser vordern Region giebt er an, dass es zuerst mehrschichtig sei, beim Auftreten des Mesoderms aber auf einmal einschichtig werde. Man dürfe aber «unmöglich» auf einen Zusammenhang zwischen Entoderm und Mesoderm hier vorn schliessen.

Der Kopffortsatz ist ein mesodermales Gebilde, in dessen Mitte durch Abschnürung die Chorda dorsalis entsteht. Eine Beziehung derselben zum Entoderm will er nicht gelten lassen.

Koller, «Untersuchungen über Blätterbildung im Hühnerkeim», und «Beiträge zur Kenntniss des Hühnerkeims im Beginne der Bebrütung» hat seine Untersuchungen an Eiern angestellt, die bei niedriger Temperatur bebrütet waren, welches Vorgehen von Kölliker empfohlen. Der Primitivstreifen und somit auch das Mesoderm «entstehen in Folge einer Wucherung des Ectoderms, welche in der Umgebung der «Sichelrinne» am hintern Längsaxenende der Area pellucida auftritt. Die Theilnahme der untern Keimschicht an dieser Wucherung ist sehr wahrscheinlich, aber nicht sicher festgestellt worden.»

Die Seitentheile des Mesoderms wachsen vom Primitivstreifen aus zwischen Ectoderm und Entoderm hinein. Es betheiligt sich also im Primitivstreifen das Entoderm nicht an der Bildung des mittleren Keimblattes. Wenn der Primitivstreifen $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ der Länge der Area pellucida einnimmt, so findet man vor und hinter demselben einen kurzen Fortsatz von freiem Mesoderm. Ueber die erwähnte Sichelrinne sagt schon Balfour, in «A Renewed Study of the Germinal Layers of the Chick: we have never, however, found very clear indications of it in our sections.»

Gerlach, «Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis», lehnt sich an die Ansicht von Kölliker an; er lässt ebenfalls das Mesoderm ganz aus dem Ectoderm entstehen, wie jener. In die Gegend vor dem Primitivstreifen soll es hervorstechen aus dem Mesoderm der Gegend des Primitivstreifens, nach Art eines langgestreckten Kartenherzens, dessen stark abgerundete Spitze nach hinten sieht. In dem Ausschnitt zwischen den beiden vordern Zipfeln entsteht dann der Kopffortsatz durch Wucherung des Entoderms, und erst sekundär vereinigen sich mit diesem Kopffortsatz (der übrigens nach ihm gleichbedeutend mit Chorda dorsalis ist) durch ein centripetales Wachstum die beiden vordern Flügel des Mesoderms. In der Gegend des Primitivstreifens ist das Wachstum des Mesoderms ein centrifugales, vor demselben ein centripetales.

Der Kopffortsatz lehnt sich nach hinten innig an den Primitivstreifen, «doch auf feinen, medianen Längsschnitten scheidet eine schiefe Grenzlinie eine Verdickung des Ectoderms (Axenplatte des Primitivstreifens) von einer Verdickung des Entoderms, Kopffortsatz». Der Kopffortsatz ist also kein mesodermales Gebilde, steht mit dem mittlern Keimblatt in gar keiner Beziehung. Er ist nur eine verdickte Stelle des Entoderms, die sich allmählich von demselben ablöst, und wenn einmal getrennt, zur Chorda dorsalis wird. Die Ablösung schreitet von hinten nach vorn fort.

Balfour lässt den Primitivstreifen in seinem «Handbuch der vergleichenden Embryologie» und in «A Renewed Study of the Germinal Layers of the Chick», wesentlich aus dem Ectoderm, seinem Epiblast entstehen. Der Primitivstreifen ist die Anlage des grössten Theiles einer Mesoderm- oder Mesoblast-Schicht. «Ausser den

deutlich vom Epiblast abstammenden Zellen finden sich noch gewisse andere (Fig. 95), welche dicht an das Entoderm (Hypoblast), angrenzen, und mir die Abkömmlinge der zwischen Epi- und Hypoblast eingeschlossenen Zellen zu sein scheinen». Diese sollen ebenfalls Antheil an der Bildung des späteren Mesoblastes haben.

In der Gegend vor dem Primitivstreifen, wo bald die erste Spur des Embryo sichtbar wird, wird das Hypoblast dicker, es tritt, wie auf dem Längsschnitt (Fig. 98) sichtbar wird, das Hypoblast längs der Medianlinie in Zusammenhang mit dem Vorderende des Primitivstreifens und hier am Vorderende desselben, dem Hinterende des Embryo entsprechend, wären also Epi-, Hypo- und Mesoblast miteinander vereinigt, gerade wie dies auch bei allen Typen der Ichtyopsiden geschehen soll.

Dann zerfällt vor dem Primitivstreifen das Hypoblast in eine untere Schicht von abgeflachten Zellen, das eigentliche Hypoblast und in eine von mehreren Lagen sternförmiger Elemente gebildete Schicht, zwischen Epi- und Hypoblast gelegen, das Mesoblast.

Durch eine centrale Verdickung dieser vordern Mesoblast-Schicht kommt, bevor noch eine deutliche Sondernung in Mesoblast und Entoblast zu bemerken, die Anlage der Chorda dorsalis zu Stande, welche für einige Zeit mit dem Hypoblast noch in Kontakt bleiben kann, während sich die seitlichen Mesoblast-Schichten bereits losgelöst haben.

Doch lässt er auch zu, dass dies Mesoderm vor dem Primitivstreifen theilweise entstanden gedacht werden könne durch ein nach vorn gerichtetes Wachstum des Mesoderms aus der Gegend des Primitivstreifens.

Der Beweis dafür sei schwierig. Dadurch nähert er sich den Ansichten Köllikers.

In «A Renewed Study of the Germinal Layers of the Chick» entsteht das Mesoderm längs des Primitivstreifens «by a proliferation from an axial Strip of the Epiblast», doch zum Theil auch «from a simultaneous differentiation of Hypoblast cells»; in der Embryonal-Gegend, also vor dem Primitivstreifen «by a direct differentiation from the Hypoblast». Dieses vordere Mesoderm hängt jedoch mit dem hinter ihm gelegenen direkt zusammen. In der Area vasculosa (Keimwall) entsteht das Mesoderm «by a direct formation of cells round the nuclei of the Germinal wall».

Nach *Duval* «De la formation du Blastoderme dans l'œuf d'oiseau» entwickelt sich das Mesoderm *hauptsächlich* aus dem Entoderm, oder vielmehr Mesoderm und Entoderm entwickeln sich aus dem gleichen Zellmaterial, das er primitives Entoderm nennt. Die Differenzirung vollzieht sich durch einfache Spaltung. Die Lostrennung beginnt hinten.

Im Primitivstreifen ist das Ectoderm verdickt, und durch Zellwucherung scheint hier Mesoderm aus demselben hervorzugehen. Der Primitivstreifen soll immer vom hintern Rand der Area pellucida ausgehen, vom Keimwall, von der Siehel (*croissant*). Im Primitivstreifen sind alle drei Keimblätter mit einander verschmolzen. Vor demselben grenzt sich das Ectoderm deutlich nach unten zu ab, während nach hinten zu das Entoderm sich deutlicher abhebt.

Es entsteht also nach *Duval* das Mesoderm hauptsächlich aus dem Entoderm durch einfache Abspaltung, nur im Primitivstreifen scheint sich auch das Ectoderm an dessen Bildung zu betheiligen. Das Wachsthum

über den Keimwall hinaus ist ein freies, selbstständiges ohne Beziehung zum unterliegenden Dotter.

Ganz entodermalen Ursprungs ist das Mesoderm nach *Hoffmann*. Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis und die Entwicklung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. Der Primitivstreifen entsteht durch eine axiale Verdickung des Ectoderms im hintern Theile der Keimscheibe. Durch die knopf-förmig nach unten vorragende Verdickung wird das mehrschichtige Entoderm in zwei durch eine einschichtige Zelllage miteinander verbundene Flügel getheilt. Aus dem Entoderm spaltet sich das Mesoderm ab. Gegen den Ectoderm-Knopf hin ist dasselbe in frühern Stadien scharf abgegrenzt, und erst später findet eine Verwachsung statt. In dem Primitivstreifen liegt das Entoderm dem Ectoderm so innig an, dass es unmöglich ist zu sagen, ob beide Blätter hier einfach adhären oder mit einander verwachsen sind.

Es betheiligt sich also an der Bildung des Mesoderms das obere Keimblatt ganz und gar nicht. Die axiale Verwachsung ist einfach dem Fortschritt der Entwicklung zuzuschreiben, in jüngern Stadien kommt eine solche nicht vor. Ursprünglich hätten wir also zwei durch den Primitivstreifen getrennte Mesodermblätter, in demselben selbst wäre kein Mesoderm vorhanden.

Auch vom Keimwalle aus stossen dem Mesoderm Elemente zu. Das Mesoderm dehnt sich von hinten nach vorn aus, das Vordringen zu beiden Seiten ist ein unregelmässiges. Die axiale Entoderm-Verdickung vor dem Primitivstreifen (der Kopffortsatz Köllikers) ist die Anlage der Chorda dorsalis. Sie ist ein Differenzirungsprodukt des untern Keimblattes. Nach hinten gegen die Verdickung des Primitivstreifens ist sie scharf abgegrenzt, gegenüber dem Mesoderm findet eine seit-

liche Abtrennung allmählich von hinten nach vorn zu statt.

Gasser: 1. «Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (Huhn und Gans) 1879»; 2. «Beiträge zur Kenntniss der Vogelkeimscheibe»; 3. «Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe 1883», lässt das Mesoderm entstehen im Primitivstreifen aus Ectoderm und Entoderm zusammen, seitlich von demselben in der Area pellucida aus dem Entoderm, über dem Keimwall theilweise aus den Keimwallelementen. Ich werde hier seine Resultate nicht weiter ausführen, da die folgende Untersuchung im Wesentlichen zu denselben Ergebnissen geführt hat, namentlich betreffs Entstehung des Mesoderms.

Methode und Material.

Zur Untersuchung wurden Eier des Huhnes und der Ente verwendet. Von Enten war es vorzüglich die domestizirte *Anas boschas*, dann aber auch noch andere Sorten, von dem Conservator der zoologischen Anstalten von Bern, der die Eier lieferte, als Peking- und Labrador-Enten bezeichnet. Die jüngern Stadien sind fast alle von *Anas boschas*.

Es lag der anzustellenden Untersuchung der Plan zu Grunde, die oben erörterten Fragen an einem andern Vogel als dem Huhn und mit genügendem Materiale zu studiren. Manche der oben betonten Differenzen in der Anschauung sind sicherlich auf ungenügendes Beobachtungsmaterial zurückzuführen. Hühnerembryonen wurden nur nochmals zum Vergleiche und zur Orientirung über die Angaben jener Autoren, welche zum Theil nur dies Material benutzt haben, untersucht.

Die Bebrütung fand bei normaler Temperatur statt. Die Schwankungen in dem Brutkasten betragen höchstens 1° von $37\frac{1}{2}^{\circ}$ — $38\frac{1}{2}^{\circ}$. Für Lüfterneuerung wurde genügend gesorgt.

Die Keimscheiben wurden 1—2 Minuten lang der Einwirkung eines Tropfens 1% Osmiumsäurelösung auf dem Dotter selbst ausgesetzt, dann mit einer Scheere umschnitten und mit einem Spatel abgehoben, wobei immer noch eine bedeutende Quantität Dotter mitgenommen wurde, um die Keimscheibe nicht zu beschädigen. Darauf wurden die Objekte in verdünnte Müller'sche Flüssigkeit übertragen, in der sich die Dotterhaut bequem abheben lässt. Bei den Keimscheiben mit deutlichem Primitivstreifen wurde meist in der Müller'schen Flüssigkeit der anhängende Dotter abgespült, selten bei diesen, gewöhnlich bei den jüngern Stadien der Dotter weiterhin mitsamt der Keimscheibe gehärtet.

An manchen der jüngsten und jüngern Objekte wurde zum Vergleiche auch das Dotterhäutchen mit erhalten und geschnitten.

Die weitere Härtung erfolgte in gesättigter Pikrinsäure-Lösung, zum Theil auch in $\frac{1}{2}$ % Chromsäure-Lösung. Müller'sche Flüssigkeit wurde verlassen, weil sie schlechtere Resultate zu geben schien.

Die meisten Embryonen wurden in Pikrinsäure gehärtet, weil nach Behandlung mit Chromsäure die Färbbarkeit der Objekte ganz bedeutend litt, trotzdem sowohl während der Härtung als während der Alkohol-extraktion für sorgfältigen Lichtabschluss gesorgt wurde. Die gehärteten Präparate wurden kurze Zeit mit Wasser extrahirt und dann in Alkohol konservirt.

Die Keimscheiben sind in toto gefärbt. Die besten Tinktionen gab Borax-Carmin mit nachfolgender Be-

handlung mit Salzsäure-Alkohol. Einige Embryonen sind auch mit Hämatoxylin, Alaun-Carmin und Pikro-Carmin gefärbt, die erzielten Resultate sind aber lange nicht so günstig, die Kernfärbung keine so prägnante, wie bei Borax-Carmin Tiuktion.

Nach der Färbung wurden die Präparate aus absolutem Alkohol in Terpentin-Paraffin und darauf in Paraffin, das bei einer konstanten Temperatur von 52° Celsius flüssig erhalten wurde, gebracht. Die Zeit des Verbleibens in dieser Einschmelzmasse war verschieden, zweimal 24 Stunden war für die meisten genügend.

Die Schnitte wurden mit dem Leitz'schen Kurbel-Mikrotom angefertigt, die Schnittdicke varirt von $\frac{1}{50}$ bis $\frac{1}{100}$ mm. Man kann jedoch nach Belieben mit der Schnittdicke noch bis $\frac{1}{200}$ mm. gehen.

Die gewöhnliche Schnittdicke beträgt durchgehends ungefähr $\frac{1}{70}$ mm. und bei den einzelnen Serien ist auch, falls nicht besondere Gründe entgegenstanden, dieselbe Schnittdicke beibehalten worden, so dass man aus der Zahl der Schnitte mit genügender Sicherheit die millimeterische Ausdehnung berechnen kann.

Die Paraffinschnitte wurden dann auf dem Objektträger aufgeklebt, und zwar hat sich als dienlichstes Klebmittel die Schällibaum'sche Mischung von Collodium und Nelkenöl erwiesen. Frisch zubereitet und nicht zu dick aufgetragen lässt sie unter dem Mikroskop keine Trübungen erkennen. Sie bewährte sich weit- aus besser als Glycerin-Eiweiss oder Schellak, namentlich für diese so kleinen Objekte. Nie hat ein Schnitt sich losgelöst, sobald er richtig aufgelegt worden. Das Paraffin wurde mit Terpentin abgewaschen und nachher die Schnitte in Canada-Balsam eingeschlossen.

Die Untersuchung erstreckt sich auf Keimscheiben vom frisch gelegten Ei bis zur Bildung der Fovea



cardiaca. Vom Huhne liegen 24 Keimscheiben vor, von welchen 17 in Querschnittserien zerlegt und 7 längsgeschnitten sind. Von der Ente sind aus einem sehr reichlichen Material aus der genannten Entwicklungsperiode 40 Keimscheiben ausgelesen worden, welche dann hauptsächlich zu Querschnittserien verarbeitet wurden, doch sind zur Kontrolle der Querschnitte aus verschiedenen Entwicklungsstadien auch Längsschnittserien angefertigt worden.

Bei den Hühnern sind vor der Verarbeitung nicht von allen Keimscheiben die Flächenbilder mit dem Zeichenapparat entworfen; bei den Entenkeimscheiben dagegen ausnahmslos, soweit überhaupt das Flächenbild eine Differenzirung in der Keimscheibe erkennen liess. Der Primitivstreifen in den frühesten Stadien entzieht sich indessen leicht der Beobachtung. So besitzen wir einige Serien von Keimscheiben, die in der Flächenansicht selbst bei Anwendung 70- 80facher Vergrößerung noch keine Spur des Primitivstreifens vermuthen liessen. Die Keimscheiben mit erhaltenem Dotter sind nicht vorher gezeichnet wegen ihrer Undurchsichtigkeit.

Die Area opaca wurde in die Schnittserien mitaufgenommen.

Von allen Serien sind Konstruktionsbilder aufgenommen auf Papier, das Linien im Abstand von je 1 mm. besitzt; das Verhalten eines jeden Schnittes wurde entsprechend den aufeinanderfolgenden Linien eingetragen, so dass der Abstand zweier Linien mit der Dicke eines Schnittes korrespondirt. Es wurde dabei in folgender Weise vorgegangen:

Zunächst wurde die Zahl der Schnitte durch die Area pellucida bestimmt, dann eine entsprechende Anzahl Linien des Schemas abgezählt und entsprechend

den beiden Endpunkten die Gestalt der Area pellucida nach dem Flächenbild eingezeichnet. Dann konnte das Eintragen des Verhaltens des Schnittes beginnen.

Die Konstruktionsbilder sollen einer spätern, ausführlicheren Mittheilung, ebenso wie die Durchschnitzzeichnungen, beigegeben werden.

Es sind die Konstruktionen ausgeführt, um vor allen Dingen über das Wachstum des Mesoderms eine genaue Vorstellung zu erzielen. Die erhaltenen Resultate haben die Methode als brauchbar erwiesen. Durch verschiedene Bezeichnungsweise ist das verschiedene Verhalten der Blätter zu einander an wechselnden Stellen der Keimscheibe verdeutlicht, Trennung der drei Keimblätter, innige Beziehung aller drei zueinander oder des Mesoderms zu Ectoderm einerseits, andererseits des Mesoderms zu Entoderm.

Beschreibung der Serien.

I. Hühner-Embryonen.

a. Querschnitte.

1. *Zweiblättriger Embryo.*

Aus dieser Zeit besitzen wir vom Huhn nur eine Keimscheibe, die in Chromsäure gehärtet, wesshalb die Färbung etwas zu wünschen übrig lässt. Die Flächenansicht ist nicht gezeichnet worden, da in der rundlichen Area pellucida nichts zu erkennen war.

Durch die Area pellucida sind 93 Schnitte gelegt. Das Ectoderm erstreckt sich weit über dieselbe hinaus

als ein einschichtiges, aus kubischen Zellen bestehendes Blatt, das gegen die Peripherie zu gewisse Beziehungen zum unterliegendem Dotter zeigt. Gegen den hellen Fruchthof hin werden seine Zellen allmählich höher und cylindrisch. Die grösste Höhe erreichen sie ungefähr in der Mitte der Area pellucida.

Das Entoderm besteht bereits aus spindelförmigen Zellen, die sich zu einem meist einschichtigen Blatte zusammenreihen. Theilweise enthalten sie etwas mehr Dotterkörnchen, werden mehr rundlich, hie und da auch geschichtet. Das Entoderm geht nach aussen ohne Abgrenzung in den Keimwall über. Zwischen den beiden Blättern sieht man hie und da grosse Dotterkugeln. Von Primitivstreifen oder Mesoderm-Entwicklung ist noch nichts sichtbar.

2. Keimscheiben mit eben entwickeltem Primitivstreifen.

Zwei tadellose Serien sind aus dieser Zeit gewonnen.

Von dem jüngern Embryo ist die Flächenansicht aufgenommen worden, wegen anhängendem Dotter erhielten wir aber kein sicheres Bild. Erst die Schnitte lehrten, dass wir den in der Area pellucida nicht sichtbaren Primitivstreifen ziemlich gut quergeschnitten hatten.

Die Rekonstruktionfigur zeigt den Primitivstreifen in der hintern Hälfte der Area pellucida, die Mitte derselben nicht erreichend.

Die Zahl der Schnitte durch die Area pellucida beträgt bei dem kürzern Primitivstreifen 115, bei den längern 85, doch ist der erstere dünner geschnitten, etwa um $\frac{2}{7}$ dünner, was für denselben eine Schnittzahl von etwa 80 ausmacht, reduziert auf die Schnitt-dicke des zweiten.

Vor dem Primitivstreifen haben wir eine zweiblättrige Zone, die sich durch 40–50 Schnitte erstreckt. Der Abstand des Vorderendes des Primitivstreifens vom vordern Rande der Area pellucida beträgt bei dem jüngern 70, bei dem ältern Embryo 40, der Primitivstreifen erstreckt sich bei dem einen durch 30, bei dem andern durch 45 Schnitte.

Das Ectoderm erstreckt sich bei beiden weit über den Keimwall hinaus, je älter das Stadium, desto grösser ist seine Ausbreitung. In den seitlichen Partien besteht es ebenfalls wieder aus kubischen Zellen, die ein einschichtiges Blatt zusammensetzen und mit den Kernen des unterliegenden Dotters innige Beziehungen zu haben scheinen. Gegen die Area pellucida hin werden die Zellen allmählich cylindrisch und auch geschichtet. Nach unten zu findet eine scharfe Abgrenzung statt. In der Primitivstreifregion verdickt sich das Ectoderm, es tritt ein reichliches Zellmaterial auf, das nach unten wuchert und mit dem Entoderm in Verbindung tritt. Aus dieser Wucherung resultirt zum Theil das mittlere Keimblatt, das Mesoderm.

Das Entoderm geht ganz allmählich aus dem kernreichen Keimwall hervor, besteht aus spindelförmigen Zellen, die vor dem Primitivstreifen sich zu einem im Wesentlichen einschichtigen Blatte zusammenreihen. Gegen den Keimwall hin sind sie mehr rundlich und mit Dotterkörnchen beladen.

Einige Schnitte vor dem Primitivstreifen und dann seitlich von demselben lagern an dem Entoderm Zellen an, zum Theil ganz innig mit ihm verbunden, die nach hinten zu bis an den Rand der Area pellucida sich erstrecken. Ihre Gestalt ist meist sternförmig, zum Theil rundlich, einige stark mit Dotterkörnchen beladen. Mit der axialen Zellwucherung der beiden

primitiven Keimblätter hängen sie innig zusammen, sind von derselben ebensowenig abgegrenzt, wie von dem unterliegenden Entoderm. Man könnte auch sagen, das Entoderm sei in dieser Gegend mehrschichtig geworden.

Diese Zellen bilden mit denjenigen des Primitivstreifens die erste Anlage des Mesoderms.

Schon beginnt sich im hinteren Abschnitt der Keimscheibe dieses Mesoderm bei dem ältern Stadium freier zu gestalten, namentlich da, wo es den Keimwall erreicht und überschreitet. Hier finden sich dann aber, wie besonders spätere Stadien über das Wachstum des Mesoderms nach der Peripherie lehren, zwischen den Dotterkernen und den Mesodermzellen anleugbare Beziehungen. Nach oben hin gegen das Ectoderm sehen wir jedoch keine Verbindungen zwischen Mesoderm und oberem Keimblatt, ausser in der Primitivstreifregion. In diesem sind also alle drei Keimblätter vereinigt. Eine Primitiv-Rinne ist nur schwach ausgeprägt. Der Primitivstreifen erstreckt sich nach hinten bis zum Keimwall.

3. *Keimscheiben mit längerem Primitivstreifen, ohne sichtbaren Kopffortsatz.*

Zu diesem Stadium können wir vier Serien rechnen, von welchen zwei auch in der Flächenansicht gezeichnet worden sind. Beide zeigen eine länglich-ovale Area pellucida. Der Primitivstreif der jüngeren erreicht die Area opaca nach rückwärts nicht, in der ältern lehnt sich das Hinterende des Streifens an dieselbe an.

Die Schnittzahl durch die Area pellucida beträgt bei dem kleinsten der 4 Embryonen 103, bei den ältesten 145, der Abstand des Primitivstreifens vom Keimwall nach vorn bei dem jüngsten 28, bei dem ältesten 60

Schnitte. Durch den Primitivstreifen fallen bei dem ersteren 60 Schnitte, bei dem letzteren 80, die andern beiden stehen in Bezug auf die Schnittzahl ungefähr in der Mitte.

Das Ectoderm verhält sich im Wesentlichen gleich wie in den vorhergehenden Stadien, nur dass seine Ausbreitung noch bedeutender geworden ist. Ueber das Aussehen des Entoderms ist auch nichts Neues zu bemerken.

Das Mesoderm hat bedeutend an Mächtigkeit zugenommen. Sowohl nach vorn, nach hinten, als auch nach den Seiten ist es gewachsen. Seitlich hat es die Grenze von Area opaca und pellucida erreicht, zugleich gliedert es sich mehr und mehr als selbstständiges Blatt ab, und zwar geht dieser Vorgang von hinten nach vorn. Dabei erhält sich einstweilen vor dem Primitivstreifen der Zellzusammenhang des Mesoderms mit dem Entoderm, während nach hinten das Entoderm sich deutlicher abhebt, obschon immer noch spangenförmige Verbindungen einen frühern innigern Zusammenhang dokumentiren.

Die seitliche Ausbreitung kann individuell etwas verschieden sein. Nach hinten zu trifft man in sämtlichen vier Serien das Mesoderm in 10—20 Schnitten den hellen Fruchthof überragen.

Im Primitivstreifen, der nur bei einem der vier Embryonen den Keimwall hinten erreicht, sehen wir die drei Keimblätter innig mit einander verbunden. Der Zusammenhang zwischen Entoderm und Mesoderm erstreckt sich weiter lateralwärts, als zwischen diesem und dem Ectoderm.

Vor dem hintern Ende der Area pellucida jedoch trennen sich die drei Blätter, und in 5 bis 8 Schnitten treffen wir vor dem hintern Keimwall die drei Blätter

bei dreien der Keimscheiben deutlich von einander getrennt. Zugleich können wir auch konstatiren, dass das Entoderm sich früher von den darüber gelegenen Zellmassen des Primitivstreifens löst, als das Ectoderm, so dass wir in einigen Schnitten hier am Hinterende des Primitivstreifens ein Bild erhalten, wie es Kölliker, Braun und Gerlach für den ganzen Bereich desselben darstellen, nämlich Vereinigung von Ectoderm und Mesoderm, während ein deutlich abgrenzbares, einschichtiges Entoderm darunter hindurch verläuft.

In 1 bis 5 Schnitten, verschieden nach dem Alter, findet sich vor dem Primitivstreifen längs der Medianlinie eine Zellverdickung des vereinigten Entoderms und Mesoderms, es ist der Anfang des Kopffortsatzes, der also früher auf Durchschnitten zu erkennen ist, ehe er in der Flächenansicht sichtbar wird. In diese Verdickung läuft die Zellmasse des Primitivstreifens ununterbrochen aus, so dass dessen Vorderende sich nur durch eine Lösung des Ectoderms aus der Blättervereinigung markirt.

Im Bereiche des Keimwalles reihen sich häufig isolirte Zellhaufens dem Rande des Mesoderms an, die erst weiterhin mit demselben zu einem zusammenhängenden Blatte sich vereinigen.

4. Keimscheiben mit langem Primitivstreifen und deutlichem Kopffortsatz.

Vier Querschnittserien.

Die Area pellucida hat um diese Zeit, wie bekannt, eine längliche, birnförmige Gestalt.

Die Zahl der durch die Area pellucida gelegten Schnitte beläuft sich von 130 bis 155, der vierte mit dem längsten Kopffortsatz hat 185 Schnitte zu 0,01 mm. Dicke ergeben. Den Primitivstreifen treffen wir

in 75 bis zu 125 Schnitten, er erstreckt sich also bis zu $\frac{3}{4}$ der Länge des hellen Fruchthofes. Der Abstand vom Vorderrande der Area pellucida variiert von 30 bis 55, ist relativ am geringsten beim ältesten der Embryonen, wo 37 Schnitte von 0,01 mm. Dicke vor dem Primitivstreifen gelegen sind, auf gewöhnliche Schnittstärke reduziert etwa 30 Schnitte.

Nach hinten erreicht der Primitivstreifen nur bei einer Keimscheibe die Area opaca, während bei den drei übrigen zwischen seinem hintern Ende und dem Keimwall ein ziemlich bedeutender Abstand sich befindet.

Ectoderm und Entoderm bieten nichts Neues. Am Auffallendsten sind wieder die Mesodermveränderungen. Nach allen Richtungen, sowohl nach hinten, nach vorn, als nach den Seiten hin hat es an Ausbreitung und Mächtigkeit gewonnen. Zugleich ist es unabhängiger geworden vom unterliegenden Entoderm namentlich in den lateralen Partien, und wir sehen nur noch vorn eine allmählich immer beschränktere Stelle des innigen Zusammenhanges mit dem Entoderm.

Die zweiblättrige Zone am Kopfende der Area pellucida ist ebenfalls ganz bedeutend reduziert. Der Kopffortsatz stellt eine deutliche mediale Verdickung des vereinigten Mesoderms und Entoderms dar, ohne irgend welche Abgrenzung sowohl nach den Seiten hin, als nach hinten gegen den Primitivstreifen. Bei dem jüngsten treffen wir ihn in ungefähr 6—7 Schnitten, bei dem ältesten in 18.

Im Primitivstreifen findet sich wieder die Vereinigung der Keimblätter. Die Primitiv-Rinne ist durchweg deutlich; vorn ziemlich tief, verflacht sie sich hinten nach und nach.

Etwas weiter ist die Lostrennung des Entoderms im hintern Abschnitt des Primitivstreifens gedeutet,

und wir können bei dem ältesten Stadium, das gerade vor der Erhebung der Rückenwülste steht, dasselbe in etwa zwanzig Schnitten deutlich getrennt, als einschichtiges Zellblatt aus spindelförmigen Zellen bestehend unter dem Primitivstreifen durchlaufen sehen, während es vorn, auch mit den stärksten Vergrößerungen, ganz unmöglich ist, eine Scheidung vorzunehmen.

4. Fadenförmige Verbindungen treffen wir ausserhalb des Primitivstreifens und des Kopffortsatzes überall noch zwischen Mesoderm und Entoderm, sie werden spärlicher als in früheren Stadien, ihre Zahl ist hinten geringer als vorn.

5. Keimscheiben mit Erhebung der Medullar-Wülste.

Auch von diesem Stadium sind vier gute Querschnittserien vorhanden, sämtliche mit Erhebung der Rückenwülste bis gerade zur Bildung der Fovea cardiaca.

Die Area pellucida hat sich bedeutend in die Länge ausgedehnt, die Schnittzahl, in welche sie zerlegt wurde, beläuft sich von 145 bis 190. Ihre Gestalt ist die bekannte Birnform.

Vor dem Primitivstreifen sieht man eine breite, je nach dem Alter verschieden tiefe Einsenkung des Ectoderms, die Medullar-Rinne.

Die Schnittzahl aus der Gegend vor dem Primitivstreifen, welche gewöhnlich als Embryonalgegend bezeichnet wird, beträgt bei den zwei ersten 35, bei dem dritten 45, bei dem ältesten 70 Schnitte. Dem entsprechend sind durch den Primitivstreifen 75, 80, 95 und 85 Schnitte gelegt worden.

Es findet also für die vordere Region ein bedeutendes Wachstum statt, während der Primitivstreifen seine Länge den vorausgehenden Stadien gegenüber

kaum verändert hat, im Gegentheil scheint es, als beginne er sich schon zurückzubilden.

Das Mesoderm hat indessen stetig an Ausbreitung und Selbständigkeit gewonnen. Ganz beträchtlich greift es lateralwärts und auch nach hinten über den Keimwall hinaus. Zugleich beginnt es von jetzt ab, in die vor dem Kopfende des Embryo noch immer zweiblättrige Zone einzuwuchern, und zwar ungleichmässig von beiden Seiten her nach vorn und gegen die Mitte zu als freies Mesoderm vordringend.

Es findet also ein hügelartiges Vorwachsen der seitlichen Mesodermportionen statt, welche die axiale Region überholen. Für diese Stadien gilt die Beschreibung eines kartenherzförmigen VorwachSENS des Mesoderms.

Der Kopffortsatz, das heisst die mediale, verdickte Zellmasse vor dem Primitivstreifen, in der eine Trennung von Entoderm und Mesoderm nicht vorhanden ist, hat in der seitlichen Ausdehnung abgenommen. In allen vier Stadien können wir in ihm eine Sondernung eines centralen Zellstranges mit genügender Deutlichkeit erkennen, welche namentlich beim vierten, dem ältesten der Embryonen, am weitesten gediehen ist. Es sei voraus bemerkt, dass sich so die Bildung der Chorda dorsalis einleitet.

Dieser Kopffortsatz zeigt indessen nicht nur einen Zusammenhang seiner Zellen mit denen des Entoderms, sondern seitlich gehen dieselben auch ununterbrochen in das hier jetzt mehr oder weniger völlig frei zwischen Ectoderm und Entoderm liegende Mesoderm über.

In früheren Stadien war dies seitliche Mesoderm noch nicht abgegrenzt vom Entoderm.

In dem ältesten der vier Embryonen beginnt der central im Kopffortsatz sich differenzirende Strang nach

den Seiten hin eine Abgrenzung zu gewinnen, während er den Zusammenhang mit dem Entoderm noch bewahrt. Die Lösung dieses Stranges erfolgt von hinten nach vorn fortschreitend, rückwärts läuft er ohne jede Abgrenzung in den Primitivstreifen, wie früher, aus.

Das vorderste Ende des Kopffortsatzes, an der Stelle, wo die Umbiegung der Kopffalte bald beginnt, zeigt noch die ursprünglichsten Verhältnisse, — eine breite, mit dem Entoderm verbundene Zellmasse, ohne Differenzirung im Innern.

Die Primitiv-Rinne beginnt vorn, lateralwärts umfaßt von den auslaufenden Medullarwülsten, als tief einschneidende Furche, nach der einen Seite hin gewöhnlich von einem knopfförmigen Wulste überragt, dem etwas stärker vorspringenden Vorderende des einen Primitivwulstes.

Unter ihr sind die drei Keimblätter wie früher innig miteinander vereint, bis gegen das hintere Ende zu, wo sich zuerst das Entoderm lostrennt, dem dann in der Trennung die beiden andern folgen. Der Primitivstreifen erreicht den Keimwall hinten nicht.

b. Längsschnittserien.

Längsschnittserien sind vom Huhn 7 angelegt worden. Sämmtliche zeigen einen schon ziemlich entwickelten Primitivstreifen, zum Theil ist auch der Kopffortsatz auf den Flächenbildern sichtbar. Eine Serie ist etwas älter, aus der Zeit der Erhebung der Fovea cardiaca mit in Bildung begriffenen dritten Urwirbeln.

Im Flächenbilde erscheint eine birnförmige Area pellucida mit langem Primitivstreifen, mit deutlicher Primitivrinne. Die Area opaca wird nach hinten zu nicht erreicht vom Primitivstreifen. Nach vorn zu geht aus demselben ein dunkler Strang hervor, der Kopf-

fortsatz. Das aus den Schnitten rekonstruirte Bild stimmt mit der Flächenansicht überein, wie denn auch die von den Längsschnittserien erhaltenen Bilder mit denjenigen der Querschnittserien sich im Einklang befinden.

Die Schnitte, welche so viel wie möglich parallel den Primitivstreifen angelegt wurden, beginnen schon bedeutend jenseits der Area pellucida, und wir treffen das Mesoderm je nach dem Alter in 12—20 Schnitten, bevor wir zum Rande der Area pellucida gelangen. Es stellen diese am weitesten seitlich zwischen Keimwall und dem Ectoderm gelegenen Zellen, keine zusammenhängende Zellschicht dar, sondern bilden zum Theil isolirte Zellgruppen, die aber, je näher man dem hellen Fruchthofe kommt, um so zusammenhängender sich gestalten. In der Area pellucida angelangt, treffen wir das Mesoderm gegenüber dem Entoderm zuerst ziemlich frei, abgesehen von einigen strangförmigen Verbindungen, welche namentlich nach vorn hin zahlreicher auftreten. Ganz vorn ist dann wieder die zweiblättrige, mesodermfreie Zone.

Das Ectoderm grenzt sich in den lateralen Schnitten überall ganz scharf von den unterliegenden Zellen ab.

In der Medianlinie kommen wir auf den Primitivstreifen, davor Kopffortsatz. Hier vorn sind Entoderm und Mesoderm nicht von einander zu trennen. Die Zellmasse des Kopffortsatzes nimmt gegen den Primitivstreifen allmählich zu, während sie nach vorn und den Seiten zu sich abflacht.

Eine Grenze zwischen Kopffortsatz und Primitivstreifen ist in keinem einzigen der Schnitte aller Serien wahrzunehmen.

Im Primitivstreifen haben wir wieder das beschriebene Verhalten der drei Keimblätter, nach hinten

trennt sich dann zuerst Entoderm ab, und es folgen dann die beiden andern in der Lösung gewöhnlich bevor der hintere Keimwall erreicht wird, ganz gleich also wie bei den Querschnittserien.

Der älteste der Embryonen mit dem beginnenden dritten Urwirbel zeigt, wie zu erwarten, eine bedeutend grössere Ausdehnung des Mesoderms, das sich noch freier gestaltet hat gegenüber dem Entoderm.

Die Chorda, die einen deutlichen Strang darstellt, steht mit dem Entoderm noch in Verbindung und läuft nach vorn in das die obere Wand der Fovea cardiaca bildende verdickte Entoderm, oder richtiger gesagt, in das Vorderende des Kopffortsatzes aus. Von den drei Urwirbeln ist der vorderste der kleinste, wahrscheinlich der jüngste.

In der untern Wand des Kopflarnes ist noch kein Mesoderm gelegen, vor dem Kopfende erhält sich noch der zweiblättrige Zustand.

II. Enten-Embryonen.

1. Frühere Entwicklungsstadien, vor Auftreten des Primitivstreifens.

Aus dieser früheren Zeit der Entwicklung besitzen wir 15 Serien, vom frischgelegten Ei bis zu 18 Stunden Bebrütung. Die Keimscheiben zeigen zum Theil noch indifferente Zustände, zum Theil Beginn der Bildung der zwei Blätter, zum Theil auch vollständig entwickeltes Ectoderm und Entoderm und reichen gerade bis zum Auftreten des Primitivstreifens. Sie sollen jedoch hier nicht weiter besprochen werden, da sie an anderer Stelle eine eingehende Untersuchung erfahren werden.

Sie sind untersucht worden, um die dem Primitivstreifen vorausgehenden Zustände der Keimscheibe studiren zu können und um ganz sicher das erste Auftreten desselben festzustellen.

2. Keimscheiben mit auftretendem Primitivstreifen.

Aus dieser Zeit besitzen wir sechs Serien, zwei längs und vier quergeschnitten. Die sechs Stadien sind nicht genau gleich alt, variiren aber nur um 4 Stunden in der Bebrütung, von 20 bis zu 24 Stunden. Der Entwicklungsstand ist aber nicht etwa der Stundenzahl entsprechend, da ebenso bei der Ente, wie beim Huhn, die Keimscheibe der frischgelegten Eier in ihrer Entwicklung schon bedeutend variiren kann.

Sämmtliche sechs Embryonen sind jünger als die beiden vom Huhn beschriebenen Stadien. Die beiden ältern reichen vielleicht fast bis an die gleiche Zeit heran.

Der jüngste Embryo ist ziemlich exakt längs geschnitten. Die Keimscheibe ist nicht gezeichnet worden in ihrer Flächenansicht. Sie zeigte nämlich absolut nichts Auffallendes, war rundlich und an keiner einzigen Stelle war eine Trübung zu entdecken, trotz genauester Untersuchung im Flächenbild. Wir glaubten, einen zweiblättrigen Zustand vor uns zu haben.

Die Area pellucida ist in 116 Schnitte zerlegt, von 0,01 mm. Dicke. Der Dotter ist ziemlich ergiebig weggespült, doch ist die Area pellucida vollständig intakt geblieben.

Das Ectoderm zeigt gegen die Mitte des hellen Fruchthofes hin immer höher werdende Cylinderzellen, viel deutlicher und schöner, als dies bei den Hühnerkeimscheiben der Fall ist.

Vom 57. Schnitte an erscheint hinter der Mitte der Area pellucida eine Verdickung des Ectoderms nach unten zu gegen das Entoderm hin, eine Zellwucherung, die wir als erste Anlage des Primitivstreifens erklären müssen. Sie steht mit dem Entoderm in inniger Verbindung. Diese Zellwucherung erhält sich durch ungefähr 30 Schnitte und reicht vom 10. bis 20. derselben am weitesten nach vorn hin, ohne aber das mittlere Dritteltheil der Area pellucida zu erreichen. Nach hinten zu erstreckt sie sich nirgends bis zum Keimwall, in allen Schnitten bleibt ein ziemlicher Abstand zwischen beiden bestehen.

Das Entoderm ist zusammengesetzt aus spindel-förmigen Zellen, zwischen welche hie und da rundliche stark mit Dotterkörnchen beladene Zellen eingelagert sind. Es stellt im Wesentlichen ein einschichtiges Blatt dar; in seiner ganzen Ausbreitung sehen wir aber nach oben hin spangenartige Vorsprünge, und hie und da scheinen sich auch einzelne sternförmige Zellen von ihm loszutrennen. In der Gegend der vorerwähnten Ectodermverdickung werden diese strangförmigen Vorsprünge zahlreicher, und gehen ohne irgendwelche Abgrenzung in die Ectoderm-Wucherung über. Es sind beide Blätter bei der Zellwucherung betheilt, allerdings ist die Verbindung des Entoderms etwas lockerer, eben wegen dieser spangenförmigen Verbindungen, wodurch das Entoderm in den Zwischenräumen der einzelnen Spangen sich etwas abhebt.

Wir haben hier einen Primitivstreifen aus dem jüngsten Stadium vor uns. Auf dem Rekonstruktionsbild resultirt in der hintern Abtheilung der rundlichen Area pellucida einfach ein breiter, etwas unregelmäßiger Fleck, der nicht bis an den Keimwall heranreicht oder etwa gar aus demselben hervorgeht, und in ihm

seinen Ursprung nimmt. Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, dass Rand der Keimscheibe dieser Periode nicht zu verwechseln ist mit Rand der Area pellucida gegen Area opaca. Ein Primitivstreifen, auch wenn er vom Rande (innern) der Area opaca ausginge — was, wie gesagt, in unsern Präparaten nicht der Fall ist — würde damit durchaus noch nicht vom Rande der Keimscheibe ausgehen.

Die beiden folgenden, unter sich ziemlich gleich alten Stadien zeigen schon einen etwas länglichen Primitivstreifen. Beide sind in ihrer Flächenansicht gezeichnet worden, der eine, quer geschnitten, zeigt eine ziemlich runde Area pellucida mit einem dunklern Fleck in deren hintern Hälfte, der andere in Längsschnitte zerlegt, hat einen schon ein wenig birnförmig ausgezogenen hellen Fruchthof, in welchem ein wohlkennbarer Primitivstreifen gelegen ist, welcher den hintern Keimwall nicht erreicht. Nach vorn zu überschreitet er die Mitte des hellen Fruchthofes nicht.

Die Area pellucida ist bei der Querschnittserie in 130 Schnitte zerlegt. In ungefähr 60 Schnitten haben wir vorn zweiblättrigen Zustand, ein Ectoderm aus sehr schönen cylindrischen Zellen, und ein Entoderm mit den gleichen Eigenschaften, wie beim vorausgehenden Stadium. Vom 62. Schnitte an beginnen in der Mittellinie allmählich mehr und mehr Zellen zwischen den beiden Blättern aufzutreten, Zellen, die sich innig an das Entoderm anlehnen; sie hängen nach hinten zu mit dem im 67. Schnitte auftretenden Primitivstreifen zusammen, gegen denselben hin und auch etwas nach den Seiten zu, wenn auch nicht gerade sehr bedeutend, an Zahl zunehmend. Im Primitivstreifen haben wir wieder eine ectodermale Zellwucherung nach unten mit dem Entoderm zusammenhängend. Nach hinten

zu gewinnt dieser Zusammenhang an Ausbreitung, die Zellwucherung wird zugleich aber etwas geringer, es verflacht also die Anschwellung des Primitivstreifens nach und nach. In zwanzig Schnitten haben wir hinter dem Primitivstreifen wieder einfach zweiblättrigen Zustand mit eingeschobenen vereinzelt, sternförmigen Zellen, die sich an das Entoderm anlehnen, ganz gleich, wie sich solche auch in geringer Zahl zur Seite des Primitivstreifens finden.

Die Längsschnittserie zeigt uns ein ganz ähnliches Verhalten. Der Primitivstreifen, obschon er auf der Flächenansicht bedeutend besser zur Anschauung gekommen, als bei dem vorausgehenden Embryo, ist nicht grösser, als dort, die Zellwucherung nur etwas kräftiger.

Im grössten Theile der Area pellucida bestehen wieder nur zwei Blätter, ein Ectoderm und Entoderm. Im vordern Abschnitt zeigt das Entoderm ziemlich regelmässige Faltungen, charakteristisch für den Längsschnitt, eine Erscheinung, die bei Beurtheilung der Querschnitte in Bezug auf das Verhalten des Entoderms sehr wohl berücksichtigt sein will.

Zur Seite des Primitivstreifens erscheinen etwas mehr Zellen, als beim Vorigen; sie lehnen sich innig an das Entoderm an, sind von demselben nicht zu trennen. Im Primitivstreifen, der auch hier den Keimwall hinten nicht erreicht, wieder die vereinigte Zellwucherung des Ectoderms und Entoderms.

Nur vereinzelt Zellen, welche entodermalen Ursprungs zu sein scheinen, während das Ectoderm scharf gegen sie abgesetzt ist, erscheinen noch hinter dem Primitivstreifen.

Es folgen nun drei etwas ältere Stadien mit wenig längerem Primitivstreifen, auf welchem die Primitivrinne sich zu bilden beginnt. Der jüngste von ihnen ist in

seiner Flächenansicht gezeichnet, er zeigt eine ziemlich rundliche Area pellucida, die sich jedoch schon etwas nach hinten auszuziehen beginnt. Der Primitivstreifen, der mit einiger Deutlichkeit zu sehen, reicht nicht bis zum Keimwall nach hinten. Von den beiden andern, etwas älteren Embryonen sind keine Flächenansichten, aufgenommen worden, weil wegen anhängendem Dotter die Keimscheibe undurchsichtig war.

Die Area pellucida des ersten ist in 80 Schnitte getheilt, vom 37. an beginnt der Primitivstreifen, der sich ebenfalls durch 37 Schnitte erstreckt; durch den Abstand desselben vom Keimwall nach hinten sind 6 Schnitte gelegt. In 5 Schnitten vor dem Primitivstreifen treten deutlich Zellen auf an der Oberseite des Entoderms, und noch weiter nach vorn sehen wir theils straufförmige Fortsätze aus demselben nach oben zu ragen, theils auch einzelne freie, sternförmige Zellen, welche aber wohl zurückzuführen sind auf jene im Längsschnitt deutlich hervortretenden Faltungen. Daneben sind noch zahlreiche Dotterkugeln in der ganzen Ausbreitung des hellen Fruchthofes zerstreut zwischen Ectoderm und Entoderm.

Ein freies, selbständiges Mesoderm ist noch nirgends gebildet, überall lehnen sich die Zellen, welche über dem Entoderm gelegen sind, innig an dasselbe an.

Der Primitivstreifen ist nach hinten zu verbreitert, namentlich die Ectoderm-Wucherung, die auch viel kompakter ist, als die entodermale.

Ueber dem hintern Keimwall sieht man noch in einigen Schnitten vereinzelt Zellen unter dem Ectoderm gelegen.

Der folgende Embryo mit etwas längerem Primitivstreifen zeigt eine Vermehrung und grössere Ausbreitung dieser rings um den Primitivstreifen gelegenen

Zellen, die als die ersten Elemente der lateralen Theile des Mesoderms zu betrachten sind. An Selbstständigkeit gegenüber dem Entoderm haben sie indessen noch nicht gewonnen.

Das Vorderende des Primitivstreifens ist durch 60 Schnitte vom Vorderrande der Area pellucida getrennt, nach hinten steht er nur durch 3 Schnitte vom Keimwalle ab. Das Gefüge seiner Zellen ist locker, während der folgende Embryo einen höchst kompakten, sehr stark nach unten vorspringenden Primitivstreifen aufweist, der bei den Querschnitten schon makroskopisch erkannt werden konnte. Hingegen bleibt dann hier die Ausbreitung jener seitlichen Zellen etwas zurück. Eine Primitivrinne ist angedeutet; der Primitivstreifen geht ebenfalls nicht bis an den Keimwall nach hinten, durch den Abstand sind 7 Schnitte gelegt.

Die 6 Embryonen geben uns Aufschluss über den Ort und die Art und Weise der Entstehung des Primitivstreifens. Er tritt auf im hintern Abschnitt der Area pellucida, als eine Zellwucherung der beiden primären Keimblätter, die zuerst einen breiten unregelmässigen Fleck darstellt. Dieser Fleck zieht sich in die Länge zu einem Streifen aus. Dieser kann mit dem Keimwall nach hinten zusammenhängen (bei diesen 6 Stadien aber in keinem Falle). Um den Primitivstreifen herum tritt eine rege Zellentwicklung von Seiten des Entoderms zu Tage, die ebenfalls zur Bildung mesodermaler Elemente führt.

3. Keimscheiben mit Primitivstreifen, ohne sichtbaren Kopffortsatz.

Hierher gehören drei Querschnitt- und eine Längsschnitt-Serie. Die Bebrütung dauerte von 24--30 Stunden. Von sämmtlichen Keimscheiben sind Flächenbilder auf-

genommen worden. Sie zeigen alle eine längliche Area pellucida, die sich mehr und mehr birnförmig nach hinten auszieht. Der Primitivstreifen scheint bei keiner den Keimwall hinten zu erreichen. Bei allen geht er nach vorn bis in und über die Mitte des hellen Fruchthofes. Bei dem jüngsten Embryo ist er mit ausserordentlicher Schärfe auf dem Flächenbilde zu erkennen, und scheinbar ganz deutlich und klar der Abstand nach hinten zu vom Keimwall. In Wirklichkeit geht er aber gerade bei diesem Embryo bis an den Keimwall heran, wie die Durchschnitte zeigen.

Die deutlich birnförmige Area pellucida dieses jüngsten der vier Embryonen ist in 125 Schnitte von 0,01 mm. Dicke zerlegt.

Beim 55. Schnitte beginnt der Primitivstreifen; zehn Schnitte vor dem hintern Keimwall löst sich das Entoderm vom Primitivstreifen los, während das Ectoderm noch keine scharfe Abgrenzung nach unten zu zeigt, bis es über dem Keimwall zu liegen kommt.

Ueber die Zellen von Ectoderm und Entoderm ist nichts zu bemerken.

Vor dem Primitivstreifen finden wir in etwa 15 Schnitten eine Zellwucherung von Seiten des Entoderms, welche gegen die Mittellinie zu und nach hinten allmählich eine ziemlich kompakte Zellmasse darstellt, namentlich in den vier letzten Schnitten vor dem Primitivstreifen. Nach vorn und lateralwärts ist der Zellzusammenhang lockerer; es treten auch einzelne isolirte Zellgruppen auf. Aehnliche Zellen treten auch zur Seite des Primitivstreifens auf, sie führen zur Bildung seitlicher Mesodermportionen. Wir können sie nicht vom Primitivstreifen ableiten, von welchem sie allerdings nicht etwa durch eine Grenzlinie getrennt sind, weil ihre Beziehungen zum unterliegenden Entoderm so innig

sind, dass sie nur diesem entsprossen sein können. Im hintern Theile der Area pellucida erreichen diese Zellen den Rand derselben, den Keimwall, und einige isolirte Zellen schieben sich lateralwärts wie auch rückwärts über denselben, ohne aber noch ein zusammenhängendes Blatt zu bilden. Zum Theil mindestens scheinen sie sich aus den zahlreichen Dotterkernen zu bilden; richtiger würde der Ausdruck Dotterzellen sein, da jetzt leichter erkennbare Zellterritorien sich um die Dotterkerne zeigen.

Der Primitivstreifen, vorn ziemlich kompakt, eine starke Zellwucherung darstellend, verflacht und verbreitet sich nach hinten zu, weshalb er sich dann auch auf dem Flächenbild gegen die Umgebung nicht mehr abhebt.

Die Primitivrinne ist vorn auf dem Primitivstreifen deutlich ausgebildet.

Der folgende, dem Primitivstreifen nach etwas ältere Embryo zeigt in seiner birnförmigen Area pellucida keinen so scharfen Primitivstreifen. Der helle Fruchthof ist in 100 Schnitte zerlegt, 70 Schnitte entsprechen 1 mm.

Durch die Zone vor dem Primitivstreifen sind 32 Schnitte gelegt, durch denselben selbst 62. Er erreicht den Rand der Area pellucida hinten nicht, sondern wir finden dort in 5—6 Schnitten eine deutliche Trennung der Blätter.

Auf eine vordere zweiblättrige Zone folgt in 20 Schnitten vor dem Primitivstreifen wieder jene Zellwucherung des Entoderms, die nach hinten in der Medianlinie sich mehr und mehr konzentriert, und dann in das Vorderende des Primitivstreifens übergeht. Dieser springt knopfförmig nach unten vor, stellt aber nicht eine so kompakte Zellwucherung dar, wie beim

vorausgehenden Embryo, sondern besitzt einen mehr lockern, maschigen Bau. Nach hinten beginnt eine Verbreiterung; die Zellwucherung von Seiten des Entoderms nimmt bald die ganze Area pellucida bis gegen den Keimwall hin in Anspruch, während die ectodermale Zellproduktion auf einen schmälern Streifen beschränkt bleibt.

Die entodermale Zellwucherung überschreitet nach hinten die Area pellucida. Wir treffen in etwa 15 Schnitten nach hinten von derselben zwischen Keimwall und Ectoderm eine Menge von Zellen, die gegen den hellen Fruchthof zu ein zusammenhängendes Blatt bilden. in der entgegengesetzten Richtung aber in einzelne isolirte Gruppen sich auflösen und zum Keimwall innige Beziehungen haben.

Der dritte Embryo zeigt ein dem eben beschriebenen so ähnliches Verhalten, dass von einer Beschreibung Abstand genommen werden kann.

Der längsgeschnittene Embryo, der auf dem Flächenbild nur einen ganz schwachen Primitivstreifen erkennen lässt, ist in Bezug auf die Mesoderm-Ausbildung und Ausbreitung etwas weiter fortgeschritten. Namentlich nach hinten zu und auch nach den Seiten hin treffen wir ein ziemlich zusammenhängendes mesodermales Blatt, das auch im hintern Bereich der Area pellucida vom Entoderm sich unabhängiger zu gestalten scheint, während es nach vorn mit demselben verschmilzt.

In den medianen Schnitten erscheint der Primitivstreifen als Vereinigung der drei Keimblätter, von welcher Vereinigung sich hinten zuerst das Entoderm ablöst.

Von dem Vorderende des Primitivstreifens geht ganz ohne Grenze eine Zellverdickung des innern

Keimblattes aus, die sich nach vorn verflacht und in ein im Wesentlichen einschichtiges Entoderm ausläuft, — oder man könnte sagen, die axiale Zellverdickung zeigt vor dem Primitivstreifen eine Ablösung vom Ectoderm.

Die vier Stadien zeigen uns die Umbildung der Area pellucida in die längliche Birnform, Verlängerung des Primitivstreifens, der hie und da den Keimwall hinten erreicht. Von demselben beginnt in seinen hintersten Partien das Entoderm sich zu trennen.

In der Umgebung des Primitivstreifens tritt in den jüngern Stadien noch kein freies Mesoderm auf, sondern die Zellen, welche wir über dem Entoderm gelegen sehen, und aus welchem Mesoderm der Seitenpartien entsteht, sind überall noch in Zusammenhang mit dem Entoderm. Erst nach und nach beginnt von hinten nach vorn eine Loslösung und ein Uebergreifen auf den Keimwall, wobei Elemente aus dem unterliegenden Dotter zum weitem Wachstum herangezogen werden.

Vor dem Primitivstreifen und mit ihm in Zusammenhang findet sich eine stärkere entodermale Wucherung, ein Vorläufer des Kopffortsatzes.

4. Keimscheiben mit langen Primitivstreifen und Kopffortsatz.

Fünf Embryonen, von welchen 4 quer und 1 längsgeschnitten.

Die Area pellucida hat auf dem Flächenbild eine langgestreckte Birnform. Die Zahl der Querschnitte durch die Area pellucida beträgt 130 und 140 bei den beiden jüngern, und 146 bei den zwei ältern Keimscheiben.

Bei den jüngern sehen wir im Flächenbild erst eine leise Andeutung eines Kopffortsatzes. Der Primitiv-

streifen ist lang und zeigt eine deutliche Primitivrinne. Er erreicht den Keimwall nach hinten zu nicht. Um ihn herum erscheint eine leichte Verdunkelung, die »Randzone« von Kölliker. Um das Kopfende des Primitivstreifens herum tritt diese Verdunkelung namentlich deutlich hervor. Die hellere vordere Zone vor dem Primitivstreifen wird durch eine ein wenig schief verlaufende Linie von der hintern mehr beschatteten Partie abgegrenzt. Vergleichen wir das aus den Schnitten rekonstruierte Bild damit, so sehen wir, dass diese Linie ungefähr übereinstimmt mit der Stelle des Ueberganges des hintern freien Mesoderms der Area pellucida in das vordere mit dem Entoderm noch innig verbundene mittlere Keimblatt.

Die Entwicklung des Mesoderms hat überhaupt ganz bedeutend zugenommen. Denn bis über die Mitte der Area pellucida hinaus nach vorn zu hat dasselbe den Keimwall überschritten, hat sich auch bis an die erwähnte Linie von dem darunterliegenden Entoderm unabhängiger gestellt, obschon, wie wir bei den Hühnerembryonen schon gefunden, überall Zellbrücken einen frühern innigern Zusammenhang andeuten.

Die mesodermfreie Stelle am Kopfende ist durch die Ausbreitung des mittlern Keimblattes bedeutend eingeschränkt worden. In etwa 6—7 Schnitten sehen wir einen deutlichen Kopffortsatz, der nach hinten in den Primitivstreifen übergeht, welcher letzterer wieder das erwähnte Verhalten der Vereinigung der drei Keimblätter zeigt, bis auf sein Hinterende, welches in ungefähr zehn Schnitten eine Ablösung des Entoderms aufweist.

Die Primitivrinne, vorn ziemlich tief, verflacht sich nach hinten zu.

Die Schnittzahl der Serien der beiden etwas ältern Embryonen ist gleich, obschon sie in der Ausbildung etwas variiren, namentlich wenn wir den Kopffortsatz und die Ausbreitung des Mesoderms berücksichtigen. Ectoderm und Entoderm bieten keine wesentlichen Aenderungen. Die vordere, mesodermfreie Zone ist gegenüber den beiden vorausgehenden kleiner geworden.

Was die Ausdehnung der einzelnen Abschnitte betrifft, so sehen wir den Kopffortsatz bei dem ersten in 10 Schnitten, den Primitivstreifen in 83 und in etwa 5 Schnitten eine vollständige Trennung der 3 Blätter vor dem Keimwall. Der Abstand des Primitivstreifens vom vordern Keimwall beträgt 59 Schnitte.

Der Andere zeigt einen deutlichen Kopffortsatz in 20 Schnitten, den Primitivstreifen in 90 und 37 Schnitte durch den vordern Abstand des Primitivstreifens vom Keimwalle, während nach hinten zu 20 Schnitte zwischen dem Streifen und dem Keimwalle gelegen sind.

Das Mesoderm ist bei dem ersten ungefähr bis in gleiche Linie mit dem Vorderende des Primitivstreifens frei, vom Entoderm getrennt, dabei asymmetrisch, es schiebt sich auf der einen Seite bedeutend weiter über den seitlichen Keimwall nach vorn zu, als auf der andern Seite. Grösser ist die Ausbreitung bei dem zweiten Embryo, sowohl nach den Seiten, als nach vorn hin. Man könnte hier wieder von einem flügel-förmigen Hervorwachsen des Mesoderms sprechen.

Man muss aber zweierlei auseinanderhalten; einmal das Mesodermwachsthum in dem mesodermfreien Theile der Keimscheibe vor dem Kopffende, dann das Mesodermwachsthum bis zu ungefähr gleicher Linie mit dem Kopffende.

In erstere Zone wächst allerdings Mesoderm — soweit bekannt — ohne Beziehung zu Ectoderm und Entoderm frei, flügel förmig von der Seite zur Mittellinie, ein Verhalten, welches aus den Flächenbildern ohne Weiteres ersichtlich ist.

Ganz anders in der zweitgenannten Zone. Auch in dieser rückt die Mesodermbildung von hinten nach vorn vor. Aber hier ist der Vorläufer des freien Mesoderms eine Zellwucherung, die nach rückwärts mit dem Primitivstreifen und den seitlich von ihm gelegenen Mesodermanlagen einerseits, andererseits in loco mit dem Entoderm durch die ganze Breite der Area pellucida bis zur opaca zusammenhängt. Diese Zellwucherung erstreckt sich vom Vorderende des Primitivstreifens bis zum Vorderende des Kopffortsatzes, — ist axial als Kopffortsatz in einer innigen, lateral in einer lockeren Verbindung mit dem Entoderm. Hier ist nicht von einem flügel förmigen Vorwachsen in erst genanntem Sinne, sondern vielmehr von einem flügel förmigen Freiwerden der Randtheile des Mesoderms zu reden, während in gleicher Linie die axialen Theile noch den Entodermzusammenhang bewahren können. Ein flügel förmiges Zusammenwachsen zur Medianlinie kann hier gar nicht in Rede kommen, weil die axialen Mesodermvorläufer hier mindestens ebenso früh, wie die lateralen existiren, — eben als Kopffortsatz. Ja die im äussern Theile der Area pellucida an der Area opaca erscheinenden Mesodermvorläufer sind in gleicher Linie hier die spätern.

Die Besonderheit des Mesodermwachsthums in der Area opaca muss an anderer Stelle zusammenhängend besprochen werden.

Es sei bemerkt, dass diese Wachstumsverhältnisse des Mesoderms bei der Ente um Vieles schärfer, als bei dem Huhn, verfolgt und erkannt werden können.

Die Längsschnittserie bestätigt die bei den Querschnitten gefundenen Beziehungen der einzelnen Blätter. Wir treffen in etwa 20 Schnitten seitlich von der Area pellucida zwischen Ectoderm und Keimwall ein freies Mesoderm, das in seinen periphersten Partien aus isolirten Zellgruppen besteht, gegen den hellen Fruchthof hin aber ein zusammenhängendes Blatt bildet. In der Area pellucida ist es hinten frei, vorn mit dem Entoderm verschmolzen. Ganz vorn treffen wir wieder eine mesodermfreie Zone. Median-Schnitte treffen den Primitivstreifen, der hinten etwas gekrümmt ist. Vor dem Primitivstreifen Kopffortsatz, zwischen beiden ist keinerlei Grenze zu entdecken. Der Anfang des Kopffortsatzes ist nur charakterisirt durch die scharfe Abtrennung des Ectoderms.

Im Primitivstreifen die mehrerwähnten Verhältnisse. Die Abtrennung des Entoderms hinten ist etwas weiter gediehen.

Das Mesoderm endigt hinten über dem Keimwall in einer leichten Anschwellung.

5. *Keimscheiben mit Erhebung der Rückenwülste und Bildung der Fovea cardiaca.*

Zehn Querschnittserien aus dieser Zeit mit Flächenansichten liegen vor. Die ältern Embryonen zeigen eine deutlich erhobene Fovea cardiaca, der eine die Anlage von drei Urwirbeln.

Die Keimscheibe dieses letzteren ist in ihren hintern Theilen etwas gespalten.

Die jüngern Embryonen sind nach dem Flächenbild, wie nach den aus den Schnitten rekonstruirten Figuren ungefähr gleich alt. Alle zeigen zwischen den Medullar-Wülsten einen deutlichen Kopffortsatz, der aus dem Primitivstreifen hervorgeht und vorn knopf-

förmig zu endigen scheint. Vor diesem vorderen Ende geht eine quere Linie durch, welche einen hintern dunklern Abschnitt von dem vordern Mesodermfreien Theil der Area pellucida abgrenzt.

Die erwähnte knopfförmige Anschwellung am Vorderende des Kopffortsatzes wird hervorgerufen durch eine breite etwas unregelmässige Zellanhäufung, ausgehend von dem Entoderm (also vorderes noch nicht differenzirtes Ende des Kopffortsatzes, spätere obere Wand des Kopfdarmes). Nach unten hin zeigt das Entoderm an dieser Stelle leichte Einziehungen.

Bei zwei Embryonen, noch ohne eine Andeutung des Kopfdarmes, sieht man ein deutliches Lumen in dieser Anschwellung, umgeben von regelmässigen, fast cylindrischen Zellen. Es ist diese Oeffnung beim ältesten der Embryonen gelegen im 37. Schnitt vom vordern Rande der Area pellucida an gerechnet. Wir treffen diesen Kanal oder diese Oeffnung auch in den folgenden ein bis zwei Schnitten, und zwar mehrfach, während er in den folgenden dann allmählich verschwindet. Ob die Einziehungen von Seiten des Entoderms vielleicht auf eine Entstehung der Lumina durch Einstülpung hindeuten, ist nicht sicher zu entscheiden. Ein Kanal ist zwar bei den andern ungefähr gleich alten Embryonen nicht zu sehen, doch auch eine sehr auffallende Zellgruppierung an gleicher Stelle mit denselben leichten Einziehungen des Entoderms.

Untersucht man die älteren Embryonen auf diese Erscheinung, so finden wir bei zwei, die gerade die Bildung des Kopfdarmes zeigen, an gleicher Stelle in drei bis vier Schnitten einen ähnlichen Kanal, ebenso bei dem Embryo mit drei Urvirbeln in der dorsalen Wand der Fovea cardiaca, und zwar hier an der Stelle, wo die weiter hinten bereits isolirte Chorda

in das verdickte Entoderm oder den Kopffortsatz ausläuft. Der deutliche Kanal, mehrfach vorhanden, ist von regelmässig gestellten Zellen umgeben. Diese Erscheinung treffen wir in höchstens drei Schnitten, die nächsten haben allerdings Andeutungen, zeigen aber keinen deutlichen Kanal mehr. Bei einem nur ganz wenig jüngeren Stadium, als bei dem mit drei Urwirbeln, finden wir keinen Kanal, aber doch die erwähnte merkwürdige Zellgruppierung an der entsprechenden Stelle.

Man kann diese Erscheinung als Rudimente eines Kanales im vordersten Ende des Kopffortsatzes deuten, ehe aus demselben noch eine deutliche Chorda differenzirt ist. (Es ist ja bekannt, dass hier am Längsten die Ausbildung der Chorda zurückbleibt.) Die Beziehung zur Chordabildung niederer Wirbelthiere ist nicht über allen Zweifel, ebenso die Beziehung zum Chordakanal der Säuger.

Die Kopffortsatzregion oder Embryonalgegend, wie wir sie auch bezeichnet finden, hat unterdessen bedeutend an Länge zugenommen, der Primitivstreifen hingegen ist ungefähr gleich geblieben, wie bei den vorhergehenden Stadien, oder befindet sich in beginnender Reduktion, wir treffen ihn in 75 bis 90 Schnitten, letztere Zahl indessen nicht bei dem Aeltesten der Embryonen. Bei zweien erreicht er nach hinten den Keimwall, während bei den Uebrigen ein bedeutender Abstand ihn vom Keimwalle trennt.

Nach vorn geht er kontinuierlich über in den Kopffortsatz, das heisst, es trennt sich hier das Ectoderm ab, und die darunterliegenden Zellmasse bezeichnen wir als Kopffortsatz.

In diesem sehen wir nun bald eine centrale Zellmasse sich zu einem Strange differenziren, der ursprünglich nach den Seiten hin und auch nach unten nicht

abgegrenzt ist, vielmehr in die seitlichen Mesoderm-Partien und in das unterliegende Entoderm übergeht. Es ist dieser Zellstrang die Anlage der Chorda dorsalis. Die ersten Andeutungen des Stranges erscheinen vor dem Primitivstreifen als eine dichtere Zellgruppierung in der hintersten Partie des Kopffortsatzes, die noch überall in das umliegende Gewebe übergeht.

Dann zeigt sich zunächst eine von hinten nach vorn fortschreitende seitliche Abgrenzung von den lateralen Partien des Kopffortsatzes, während nach unten zu mit dem Entoderm noch längere Zeit bis zum Auftreten der ersten Urwirbel ein inniger Zusammenhang gewahrt wird.

Nach hinten gegen den Primitivstreifen ist keine Abgrenzung wahrzunehmen, nach vorn verliert sich der Zellstrang in das noch indifferente Zellmaterial des Kopffortsatzes.

Zuerst ist der Strang ziemlich rundlich, wird dann bei stärkerer Ausbildung der Medullarfurche platt und erscheint dann im Querschnitt als ein länglich ovaler, platt gedrückter Strang.

Das flügelartige Vordringen des Mesoderms in die ursprünglich mesodermfreie Zone ist ein höchst ungleichmässiges, so sehen wir bei einer der Keimscheiben mit Fovea cardiaca Mesoderm an der einen Seite der Area pellucida 20 Schnitte früher zum Vorschein kommen, als auf der andern Seite. Der Zusammenhang mit dem Entoderm ist fast überall geschwunden, abgesehen vom Kopffortsatz.

Am Vorderende der Primitivrinne fallen bei einigen Embryonen sehr tiefe Einsenkungen derselben auf, vielleicht die Vorläufer des in Bildung begriffenen *Canalis neurentericus*?

Fassen wir kurz zusammen, was wir in diesen letzten Stadien gefunden.

Erhebung der Medullarwülste, langer Kopffortsatz, in welchem die Chorda dorsalis sich zu differenziren beginnt durch Zellkonzentration und Abschnürung zuerst von den seitlichen Theilen des Kopffortsatzes, dann später auch vom unterliegendem Entoderm.

Die Abgliederung schreitet von hinten nach vorn. Im vordersten Ende des Kopffortsatzes Rudimente eines Kanales, dessen Entstehung durch Einstülpung von Seiten des Entoderms nicht mit Sicherheit zu erweisen war. Der Primitivstreifen verlängert sich nicht mehr, scheint eher seine Rückbildung zu beginnen, das Mesoderm ist gewachsen, freier geworden und im Begriffe, durch ein flügelartiges Hervorwachsen die vordere mesodermfreie Zone zu überwuchern. Noch fehlt theilweise hier, wie auch in der ventralen Wand der Fovea cardiaca das Mesoderm.

Resultate

mit besonderer Berücksichtigung des Entenenbryonen.

Das *Ectoderm* stellt zur Zeit des zweiblätterigen Zustandes ein Blatt dar, das in der Peripherie über dem Keimwall aus platten oder kubischen Zellen besteht; gegen die *Arca pellucida* hin werden seine Zellen höher, langgestreckt, cylindrisch. Die obere Grenzlinie ist glatt, weniger die untere. Das intensivste Zellwachsthum im Ectoderm findet sich an der Stelle des nachher zu besprechenden Primitivstreifens.

Ausserdem nimmt überhaupt die Gesamtstärke seiner Zellmasse in der Area pellucida durch Dickenwachstum zu und ferner wächst es fortschreitend nach aussen über den Dotter.

Das *Entoderm* besteht in der frühesten Zeit des zweiblätterigen Zustandes aus rundlichen, zum Theil sehr grossen, stark dotterhaltigen Zellen, in welchen bei entsprechender Behandlungsweise ein deutlicher Kern sichtbar wird. Sie bilden ein Blatt von ungleicher und zugleich wechselnder Mächtigkeit. Gegen den hintern Rand der Area pellucida findet sich zeitweise eine nicht unerhebliche Verdickung desselben. Peripher geht zu allen Zeiten das Entoderm in den Keimwall ununterbrochen weiter, anfangs in den primären und schon während des zweiblätterigen Zustandes in den sekundären. Der letztere erscheint also, von Seiten des Entoderms betrachtet, als eine veränderte Fortsetzung desselben. Es wird hier von einer Beziehung zum Ectoderm abgesehen.

Gegen die Zeit des Auftretens des Primitivstreifens hin, werden die Zellen von der Mitte der Keimscheibe aus allmählich spindelförmig und bilden ein zusammenhängendes Blatt, zwischen dessen Zellen aber zunächst immer noch eine Menge runder, stark dotterhaltiger Zellen und ausser diesen Dotterballen liegen. Diese beginnende Aenderung der Zellform bei gleichbleibender Behandlungsweise der Keimscheibe ist ein scharfes Merkzeichen für den Moment, in welchem die Bildung des Primitivstreifens beginnt. Im vordern Theile der Area pellucida legt sich das Entoderm in viele ziemlich quergestellte Falten, die sich also auf dem Längsschnitt als Bogen ausnehmen. Diese Bogen und ihre strangförmige Erhebung gegen das Ectoderm hin können bei mangelnder Kontrolle der Querschnitte durch

die Längsschnitte bei ersteren leicht eine mehrfache Zelllage des Entoderms vortäuschen.

Diese Falten werden wohl richtig auf ein intensives Flächenwachsthum des Entoderms bezogen. An der Stelle, wo der Primitivstreifen auftritt, trifft man neben spindelförmigen und zackigen Entodermelementen auch theilweise noch ründliche, stark dotterhaltige Zellen mit deutlichen Kerntheilungsbildern (indirekte Kerntheilung). Ueberhaupt sind diese vielleicht hier zahlreicher zu treffen als bei den Ectodermzellen an gleicher Stelle.

Das *Mesoderm* beginnt seine Entwicklung mit dem Auftreten des Primitivstreifens. Die Quellen seiner Herkunft sind folgende:

1. Im Primitivstreifen Ectoderm und Entoderm.
2. In der Umgebung des Primitivstreifens, zur Seite nach vorn und hinten in der Area pellucida Entoderm mit Ausschluss einer beschränkten Stelle am vordersten Ende des hellen Fruchthofes.
3. Im Bereich der Area opaca die Dotterkerne oder Zellen des Keimwalles.

Der Primitivstreifen entsteht in seinen frühesten Anfängen beim Huhn wie bei der Ente im hintern Theile der Area pellucida. Nach den mitgetheilten Befunden ist ein Ausgehen desselben vom Keimwall mindestens nicht regelmässig, im ersten Auftreten haben wir ihn überhaupt nie dort gefunden.

Er entsteht durch eine Wucherung des Ectoderms und Entoderms, welche zuerst keinen Streifen, sondern einen breiten unregelmässigen Fleck darstellt, der auf dem Flächenbild noch nicht wahrzunehmen ist. Erst allmählich zieht er sich dann in die Länge aus, das hintere Ende kann noch geraume Zeit ziemlich ver-

breitert bleiben. Aus der Wucherung der beiden primären Blätter geht axial Mesoderm hervor. Alle drei sind also an dieser Stelle zunächst und zeitweilig miteinander vereinigt.

Das Ectoderm beschränkt seine Zellwucherung und damit die Beteiligung an der Bildung des Mesoderms auf die Axe, den Primitivstreifen selbst. Das hintere Ende des Streifens wird durch die Lösung der Ectoderms vom Mesoderm markirt. Diese Stelle liegt nicht selten auf dem Keimwall. Die Seitenausdehnung der Zellwucherung des Ectoderms, mit der Seitenausbreitung des Primitivstreifens zusammenfallend, ist hie und da deutlich nach hinten verbreitert, dabei nimmt aber zugleich die Dicke der Zellwucherung ab, der Primitivstreifen erscheint unvollkommen, schwächer entwickelt.

Das Entoderm verhält sich ganz anders. Anfänglich, wie erwähnt, tritt hier wie bei Ectoderm eine Zellwucherung ungefähr axial in der Area pellucida auf, zur Bildung des beginnenden Streifens. Aber schon ganz früh erscheint eine die Region des Primitivstreifens oder der gemeinsamen Verbindung mit dem Ectoderm überschreitende Zellwucherung, sowohl nach den Seiten als nach vorn und auch nach hinten.

Dieselbe ergreift nach und nach die ganze Area pellucida mit Ausnahme des vordersten Endes derselben, welches lange einfach zweiblättrig bleibend vor dem spätern Kopfende des Embryo liegt, und, wie schon erwähnt, in ganz anderer Weise sein Mesoderm erhält. (Hier Einwachsen, sonst Delamination im Zusammenhang mit einem Einwachsen vom Primitivstreifen.) Auf das genauere dieser Entodermwucherung in der Umgebung des Primitivstreifens soll weiter unten zurückgekommen werden.

Wenn auch die Zellproduktion des Entoderms keine so massige ist, wie sie im Primitivstreifen das Ectoderm zeigt, so ist sie dafür auf eine um so weitere Region ausgedehnt.

Eigenartig gegenüber dem Ectoderm ist auch das fernere Verhalten des Entoderms im Primitivstreifen. Während ursprünglich beide gemeinsam den Primitivstreifen darstellen, löst das Entoderm sich schon zu einer frühen Zeit, vielleicht ehe der Primitivstreifen seine völlige Länge erreicht hat, in nach und nach fortschreitendem Grade von dem Hinterende des Streifens los, so dass dann dort nur die Ausdehnung des Ectodermzusammenhanges die Begrenzung des Streifens angiebt; dass man diesen letzteren Theil trotzdem noch Primitivstreifen nennt, findet seine Begründung in der Ausdehnung der Primitivrinne, in der ursprünglichen Ausdehnung des Streifens selbst in noch unveränderter Form und in den Erscheinungen der beginnenden und fortschreitenden Lösung des Entoderms. Diese Auffassung von einer Rückbildung des Entoderms wird wohl richtiger sein als die Annahme, dass das Ectoderm mit Primitivrinne nach rückwärts die Stelle der Entodermbetheiligung überwachse. Während also hier axial hinten die Thätigkeit des Entoderms gewissermassen erlahmt, macht sie dafür in anderer Richtung um so stärkere Fortschritte.

Für den Primitivstreifen sei noch folgendes Detail bemerkt: Die Entoderm-Ablösung ist bei der Ente deutlicher als beim Huhn und scheint in ältern Stadien noch weiter zu gehen.

Das vordere Ende des Primitivstreifens kann knopfförmig vorspringen. Die Dickendimension und das Gefüge des Primitivstreifens in frühern Stadien wechselt; oft sind die Zellen dicht gedrängt, manchmal auch

locker verbunden, es entsteht durch die Intercellularflüssigkeit ein maschiges Aussehen. Solche Zustände sind für die Erkenntniß des Zusammenhanges der Zellen besonders mit dem Entoderm sehr günstig.

Zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste hört das Längenwachsthum des Primitivstreifens auf, eventuell beginnt schon seine Rückbildung. Die Primitivrinne erscheint etwas später als der Streifen, zuerst auf dem Vorderende desselben. Ihr Verhalten wechselt. Im Allgemeinen ist sie nach vorn tief und schmal, verstreicht im ausgebildeten Zustande des Streifens zuweilen in der Mitte, wird hinten flach, breit, das letzte Ende kann gekrümmt verlaufen, kann unregelmässig verbreitert enden oder auch sichelförmig nach zwei Seiten ausgezogen erscheinen. Solche seitliche Ausbuchtungen können indessen auch schon weiter vorn vorkommen. Das vorderste Ende der Rinne scheint häufig auffällig vertieft in ältern Stadien, etwas seitlich gelagert durch starke knopfförmige Entwicklung des einen der Primitiv-Wülste.

Wie oben angegeben, findet auch ausserhalb des Primitivstreifens eine weit durch die Area pellucida gehende Zellwucherung des Entoderms statt. Es sollen im Folgenden die Gründe angeführt werden, welche für eine solche Zellvermehrung sprechen, und welches ihre Resultate sind.

Bekanntlich ist von manchen der bedeutendsten Forscher die Theilnahme des Entoderms bei der Mesoderm-Bildung — auch im Primitivstreifen — gezeugnet. Für den Primitivstreifen erscheint es eben nothwendig, jüngste Stadien zu untersuchen. Dann ist die Erscheinung am Besten sichtbar; was man dann direkt als Zellwucherung erkennen kann, erscheint später als Zellzusammenhang. In der Area pellucida weiterhin

findet man, wie oben ausgeführt, eine an verschiedenen Stellen und zu verschiedenen Zeiten wechselnd starke Verdickung des Entoderms. Dass eine solche Verdickung wirklich vorhanden sei, lehrt der Vergleich von Längs- und Quer-Schnitten in zweifelhaften Fällen. Das Vorhandensein einer Zellwucherung des Entoderms erscheint nach den vorliegenden Präparaten sicher.

Die zweite Frage wäre nun, was ist das Schicksal dieser Zellvermehrung, dient sie dem Wachstum des Entoderms selbst, oder der Mesodermbildung?

Vergleicht man die der hier betrachteten Zeit nächstliegenden Stadien der Keimscheibe, so ergibt sich un schwer, dass kein entfernt so erhebliches Wachstum des Entoderms stattfindet, dass eine solche Zellvermehrung desselben erklärlich würde. Andererseits erscheint an ganz den gleichen Stellen späterhin Mesoderm über einem einschichtigen Entoderm, ohne dass irgendwie in einer Zwischenzeit etwa dort die proliferirten Entodermzellen wieder verschwunden wären. Das spricht also für die Betheiligung an der Bildung des Mesoderms. Es ist da nur eine Schwierigkeit vorhanden, nämlich der fort dauernde Zusammenhang dieser Seitentheile des sich bildenden Mesoderms mit der Primitivstreifen-Wucherung. Diese Schwierigkeit ist nur eine scheinbare; von vorn herein befindet sich die Entodermwucherung im Zusammenhang mit dem Primitivstreifen, deshalb ist auch der Abkömmling jener Entodermwucherung, Mesoderm, mit dem Primitivstreifen in Zusammenhang. Der Zusammenhang späterer Zeit mit dem Primitivstreifen, lässt für uns die Möglichkeit zu, jene peripheren Mesoderm-Partien nicht nur in loco entstehen zu lassen, sondern sie auch, wenn auch nur theilweise, vom Primitivstreifen herzuleiten:

Delamination und Einwachsen durch periphere Verschiebung.

So verhalten sich die Seitentheile der Area pellucida neben dem Primitivstreifen und hinter demselben. Eine besondere Erwägung bedarf die Bildung des Mesoderms im vordern Theile der Keimseibe, vor dem Primitivstreifen, abgesehen von jener vordersten, einstweilig zweiblättrig bleibenden Zone. Im Wesentlichen kehren dieselben Verhältnisse, wie sie hier eben für die Seitenregionen besprochen sind, vor dem Primitivstreifen wieder, und wir nehmen desshalb eine gleiche Mesodermbildung für diese Region an, unter gleichen Ueberlegungen, wie vorher. Nur eine Stelle zeigt ein scheinbar abweichendes Verhalten. Am stärksten tritt von vorn herein die Zellwucherung des Entoderms in der Verlängerung des Primitivstreifens nach vorn auf. Wir wollen hier absehen von der Frage des Wachstums des Primitivstreifens selbst; es hat sich als sicher ergeben, dass zu allen Zeiten des wachsenden Primitivstreifens bis zum höchsten Stand seiner Längenentwicklung vor demselben axial eine allmählich mächtig zunehmende Entoderm-Verdickung besteht, die nach rückwärts in die Primitivstreifenmasse ohne irgend welche Grenze übergeht. Diese Verdickung wird Kopffortsatz genannt. Sie erscheint erst dann deutlich im Flächenbild, wenn sie eine erhebliche Stärke erreicht hat. Sie fällt zunächst allmählich nach vorn und nach den Seiten ab. Ihre Seitenausdehnung ist desshalb grösser als die des Primitivstreifens, weil sie nach dem Vorgesagten allmählich sich durch die ganze Breite der Area pellucida erstreckt im Zusammenhang mit der übrigen Entoderm-Wucherung. Es ist also der Kopffortsatz eine axial gelegene, den Primitivstreifen nach vorn fortsetzende Verdickung der gemeinsamen Entoderm-Wucherung und ebenso wie

diese allgemein in Verbindung mit dem Primitivstreifen. Das vorderste Ende des Kopffortsatzes markirt die Stelle, wo die Umbiegung des Kopfdarmes beginnt. Ueber die zeitlichen Verhältnisse ist zu bemerken, dass die Entoderm-Wucherung zuerst in der nächsten Umgebung des Primitivstreifens erscheint, von da aus die ganze Breite der Area pellucida ergreift und ebenso allmählich nach vorn sich weiter ausbreitend, am spätesten die Grenze erreicht, wo der zweiblättrige Zustand sich in ursprünglicher Weise erhält. Dort findet die Mesoderm-Bildung in anderer Weise statt. Die klarste Vorstellung über das Wachstum, die Flächenausbreitung der Entoderm-Verdickung und die fortschreitende Lösung derselben in Entoderm und Mesoderm — also damit auch über das Mesodermwachstum — geben unsere aus den Durchschnitten rekonstruirten Flächenbilder, die bei anderer Gelegenheit veröffentlicht werden sollen.

Für die Herleitung der Zellen des Kopffortsatzes gelten die gleichen Erwägungen, wie sie oben angestellt wurden. Der grösste Theil muss als *in loco* entstanden angenommen werden. Eine Betheiligung der Primitivstreifen-Zellen ist indessen durchaus nicht ausgeschlossen, wegen des unmittelbarsten Zusammenhanges mit denselben.

Abgesehen von der grössern Mächtigkeit der Zellwucherung unterscheidet sich der Kopffortsatz von der übrigen Entoderm-Wucherung vor allem durch das weitere Schicksal. Ausserhalb des Kopffortsatzes erscheint früh und von hinten nach vorn fortschreitend an Stelle des verdickten Entoderms ein einschichtiges Entoderm und freies Mesoderm.

Im Kopffortsatz erhält sich der Zellzusammenhang am Längsten; das erkennt man zur Zeit seiner vollen

Ausbildung in der Weise, das Querschnitte vor dem Primitivstreifen in der Mitte eine verdickte Entoderm-masse zeigen, die seitlich in ein freies Mesoderm und in ein einschichtiges Entoderm übergeht.

Bei der Feststellung der Bedeutung des Kopffortsatzes ist vor allen Dingen daran festzuhalten, dass er eine nach rückwärts mit dem Primitivstreifen nach den Seiten, wie oben gesagt, mit dem Mesoderm resp. einem verdickten Entoderm, nach unten mit dem Entoderm zusammenhängende, also vor allem seitlich nicht scharf begrenzte Masse darstellt.

Chorda dorsalis.

In Mitten des Kopffortsatzes ordnen sich zur Zeit der Erhebung der Rückenwülste centrale Zellen zu einem Strange, der sich ursprünglich von den umliegenden Zellen nur durch sein kompaktes Gefüge unterscheidet. Es stellt die Chorda dorsalis also anfänglich nur eine etwas dichtere Zellgruppierung dar in der Mitte des Kopffortsatzes, von den übrigen Zellen noch nicht getrennt.

Allmählich löst sich dieser Strang von den seitlichen Zellpartien ab, welche unterdessen als freies Mesoderm vom unterliegenden Entoderm sich getrennt haben.

Mit dem Entoderm bleibt die Chorda noch in Zusammenhang bis zur Zeit der Erhebung der Fovea cardiaca. Die Loslösung schreitet von hinten nach vorn fort. Eine Abgrenzung der Chorda gegen den Primitivstreifen findet in den untersuchten Zeiten nicht statt.

Der Kopffortsatz, — dessen Herkunft erläutert ist, — ist einmal Vorläufer der Chorda, welche aus ihm hervorgeht und wandelt sich ausserdem in die angren-

zenden Mesodermtheile der späteren Stammzone und Entoderm um.

Am Längsten bleibt die Differenzirung der Chorda aus im vordersten Ende, in der dorsalen Wand des Kopfdarmes, desshalb sieht man dort noch spät eine dem Entoderm angehörende Verdickung, vom Ende des Kopffortsatzes.

In dem vordern, verdickten Ende des Kopffortsatzes treffen wir bei der Ente eigenthümliche Kanalbildungen. Sie treten schon auf zu einer Zeit, wo die Chorda sich dort noch nicht deutlich abgegrenzt hat und zwar in ein bis drei Schnitten.

Spalten oder kleinere Einziehungen des Entoderms an dieser Stelle mögen eine Entstehung derselben durch Einstülpung wahrscheinlich machen, beweisen lässt sie sich aus unsern Präparaten nicht. Die Zeit des Auftretens dieser Kanalbildung fällt zusammen mit dem Beginne der Chordabildung im hintern Theil des Kopffortsatzes, kurz vor der Zeit der Erhebung der Fovea cardiaca. Sie ist auch in der dorsalen Wand derselben noch vorhanden, in jenem Vorderende des Kopffortsatzes. Wie lange er sich erhält, konnte noch nicht festgestellt werden.

Neuerdings fortgesetzte Untersuchungen an ältern Entenembryonen mit steigender Urwirbelzahl bis zu 18 haben ergeben, dass diese kanalartigen Oeffnungen im noch indifferenten Gewebe des Kopffortsatzes sich erhalten bis zum Alter von 8 Urwirbeln. Bei einem Embryo von 5 Urwirbeln sind dieselben noch sehr deutlich ausgesprochen und scheinen mit einiger Sicherheit mit den vordersten Zipfeln des Kopfdarmes zusammenzuhängen.

Mit dem Verschwinden dieser Oeffnungen ist dann auch die Differenzirung der Chorda dorsalis hier in

ihrem vordersten Ende zum Abschluss gekommen. Mit der genannten Periode von 8 Urwirbeln ist also der Zeitpunkt gegeben, in welchem hier vorn der Kopfortsatz sich in Chorda, Entoderm und Mesoderm differenziert hat, ganz gleich wie in der vorher beschriebenen Gegend weiter hinten.

Diese — soviel mir bekannt — noch nicht beobachtete Kanalbildung ist nicht direkt dem Chorda-Kanal der Säuger oder der Chordarinne zu vergleichen, welche zum Beispiel bei Amphibien zur Bildung der Chorda führt, weil sie eben zu einer Zeit auftritt, in der sich an der betreffenden Stelle noch keine Chorda bildet. Also hat er mit deren Entstehung direkt nichts zu thun. Interessant erscheint das Vorkommen indessen immerhin, weil die Kanalrudimente in der Verlängerung der Chorda an einer Stelle erscheinen, wo die Chordabil- dung am längsten hingehalten erscheint.

Keimwall.

Auch für die Region der Area opaca oder des Keimwalles ist ein Einwachsen des Mesoderms, eine Seitenverschiebung aus der Area pellucida angenommen worden. Auffällig ist allerdings, dass zumeist dort das Mesoderm frei über dem Keimwall gelegen scheint. Indessen sieht man häufig genug eine Verbindung seiner Zellen mit den als Dotterkerne oder -Zellen benannten Elementen des Keimwalles. Es scheint nur, dass diese Elemente öfters gruppenweise aus dem Keimwalle austretend, sich dem Mesoderm beigesellen und deshalb ein dauernder Zusammenhang von Mesoderm und Keimwall vermisst wird.

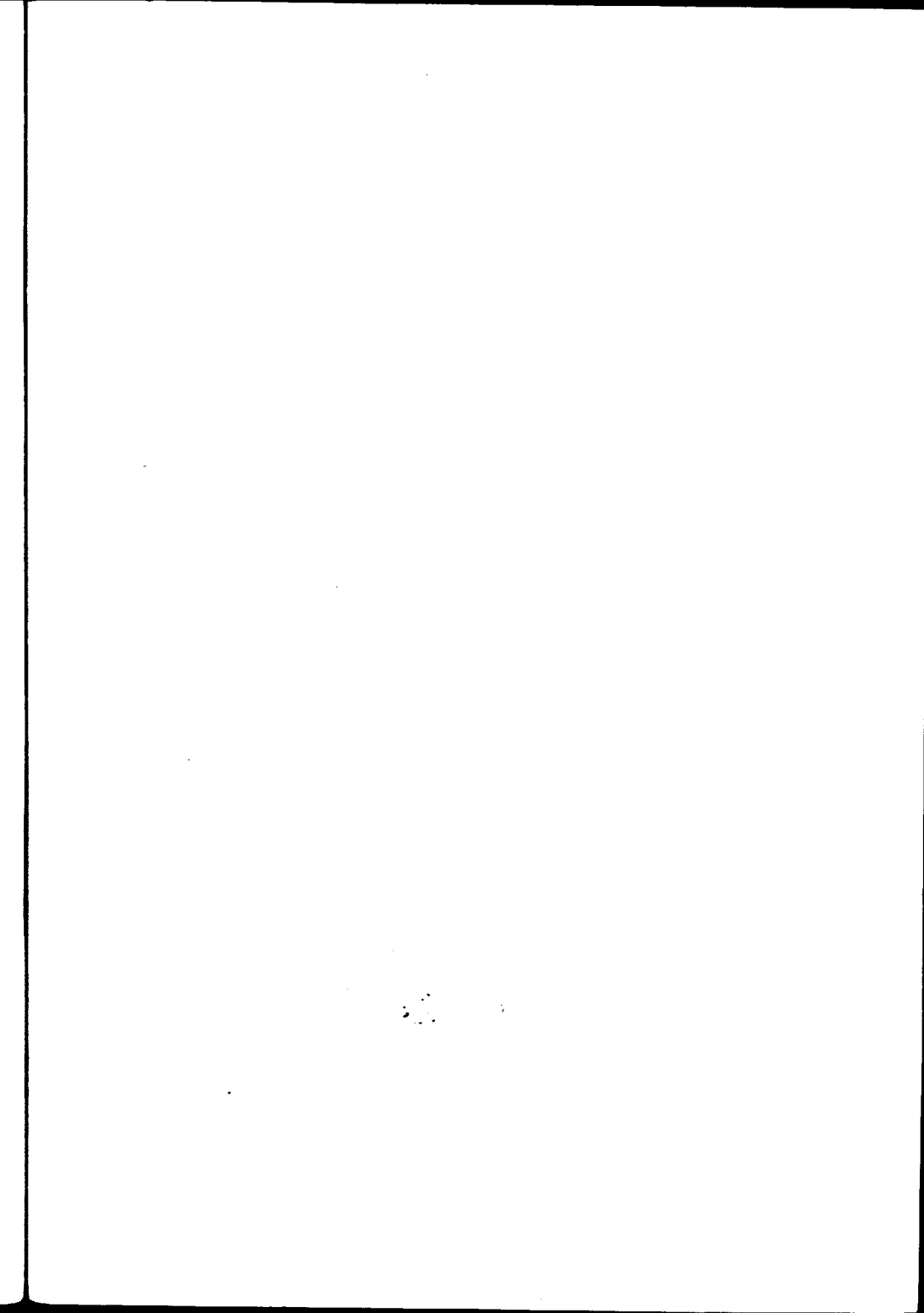
An der äussersten Peripherie des wachsenden Mesoderms treten häufig isolirte Zellhaufen desselben auf, die sich später seinem Rande zu einem einheitlichen

Blatte anschliessen. Auch sie sind aus dem Keimwalle in gleicher Weise herzuleiten. Die Annahme, dass dieselben sich zeitweise von dem vorwachsenden Mesoderm losgelöst hätten, um sich später mit demselben wieder zu vereinigen, scheint mir nicht die bessere. So wird auch für den Keimwall eine doppelte Möglichkeit der Herleitung des Mesoderms sich ergeben. Irgend welche Möglichkeit, die dem Keimwall entsprungene Mesoderm-Elemente von den in der Area pellucida, respektive im Primitivstreifen entstandenen weiterhin zu trennen und zu unterscheiden, scheint uns bis jetzt nicht zu existiren.

Vorliegende Arbeit ist in dem anatomischen Institut der Hochschule Bern ausgeführt, an welchem der Verfasser als I. Assistent thätig ist.



12939



15996