UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

ERSTE ANLAGE DES WIRBELTHIERLEIBES

VON

WILHELM HIS.

DIE ERSTE ENTWICKELUNG DES HÜHNCHENS IM EI.

MIT ZWÖLF TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON F. C. W. VOGEL

1868.

DEM HERRN

DR. KARL ERNST VON BAER

IN EHRFURCHT

GEWIDMET

VON DEM VERFASSEN.

VORWORT.

Es giebt Arbeiten, bei welchen der Verfasser von Anfang an eine ganz bestimmte Aufgabe sich stellt, durch Schwierigkeiten, die im Voraus bekannt sind, dieselbe durchführt, und am Ende mit dem befriedigenden Gefühl abschliesst, dass er ein Ziel erreicht habe, über dessen Natur und Tragweite er sich keinen Augenblick unklar gewesen sei. Ein derartiges Wandeln nach einem unverrückten Ziel ist mir bei der, im Folgenden mitgetheilten Untersuchung nicht vergönnt gewesen, und es mag vielleicht zur Erklärung und zur Rechtfertigung meines gegenwärtigen Unternehmens dienen, wenn ich darlege, wie ich allmählig in dasselbe verwickelt worden bin.

Ich habe vor 2 $\frac{1}{2}$ Jahren eine kleine Schrift geschrieben, welche der Ausbildung der Remak'schen Keimblattlehre gewidmet war.¹⁾ Die Schrift hatte zum Zweck, die Hindernisse zu beseitigen, welche einer durchgreifenden Anwendbarkeit jener Lehre auf die Histologie im Wege standen. Das damals gesteckte Ziel vermochte ich indess nur theilweise zu erreichen. Wohl hatten sich manche, nicht unfruchtbare Verallgemeinerungen ergeben, allein in einem Punkt liess mich die materielle Beobachtungsbasis im Stich. So wenig, als einem meiner Vorgänger wollte es mir nämlich gelingen, auf dem Wege der Beobachtung, Einheit in die Entstehungsgeschichte des Nervensystems zu bringen, und ich vermochte der Bildungsgeschichte der Ganglien nicht anders, als auf dem indirecten Wege der Schlüsse beizukommen. Das Hinderniss für entscheidende Beobachtungen schien in der mangelhaften Technik zu liegen, und dies hat mich weiterhin veranlasst, die Technik zur Herstellung feiner Durchschnitte möglichst zu vervollkommen. Dies ist mir durch den Zusammenfluss verschiedener günstiger Umstände in befriedigender Weise gelungen. Allein auch die neue und tadellosere Technik schien Anfangs dem gegebenen Problem gegenüber völlig machtlos bleiben zu sollen. In der Richtung wenigstens, in der ich die Lösung suchte, war eine solche durchaus nicht zu finden. Ich sah mich genöthigt, auf immer frühere Entwicklungsperioden zurückzugehen, bis ich schliesslich da anlangte, wo ich Anfangs zu suchen nicht gewagt hatte, beim unbebrüteten Ei. Durch das Zurückgehen auf die frühesten Zustände der befruchteten Keimanlage wurde ich nun mit einem Schlag zu Thatsachen geführt, welche

¹⁾ Die Häute und Höhlen des Körpers. Akad. Programm. Basel 1865.

nicht allein der Lehre von den Keimblättern eine andere Wendung zu geben, sondern die auch in überraschender Weise die Einheit für die Entwicklung der zusammengehörigen Gewebe herzustellen schienen.

Die Erkenntniss zweier Keime von getrenntem Ursprung und von ganz differenter Entwicklungsfähigkeit, sowie der Einblick in die merkwürdig complexe Beziehung, in welche von früh an die beiden Keime zu einander treten, mussten mich bestimmen, die Entwicklung der ersten Körperanlage im Zusammenhang durchzuarbeiten. Ich habe diese Aufgabe hauptsächlich mit Hülfe ununterbrochener Schnittserien zu bewältigen gesucht. Eine Uebersicht über grössere Schnittserien lässt sich aber fast nur an der Hand von zahlreichen, nach bekanntem Maassstab entworfenen Zeichnungen gewinnen. Bei der successiven Betrachtung der Schnitte unter dem Mikroskop erscheinen leicht unwesentliche Dinge als wesentlich, während wichtige Verhältnisse ihres unscheinbaren Anfangs halber der Beachtung sich entziehen. Ich musste mich demnach entschliessen, mit Hülfe der Camera lucida Hunderte von Schnitten zu zeichnen, und neben einander zu stellen. Es war dies eine, Zeit und Geduld raubende Arbeit, allein ich bin dafür reichlich belohnt worden, denn ich erhielt dadurch eine ganz unerwartete Einsicht in die Beziehungen von Form und von Wachstum, zugleich gewährte sie mir später die Möglichkeit, unter Beihülfe von Herrn Dr. Ziegler eine plastische Reconstruction der Formen zu versuchen.

Das Vorhandensein zweier Keime, und die Zurückführbarkeit aller Gestaltung auf ein allgemeines Grundgesetz des Wachstums, das sind nun die beiden Principien, welche gegenwärtige Schrift festzustellen sucht.¹⁾ Ersteres Princip erscheint als eine Consequenz der von Remak zuerst angebahnten Verknüpfung zwischen histologischen und embryologischen Gesichtspunkten, und mit ihm wird auch, wie mir scheint, ein für alle Mal die Stellung der Bindesubstanzen zu den übrigen Gewebscategorien fixirt. — Für das zweite Princip dagegen finden sich einzelne Keime bei verschiedenen früheren Embryologen, bei C. Fr. Wolff, bei Rathke und vor Allem bei dem tiefblickenden Forscher, dessen Namen ich mir erlaubt habe, an die Spitze dieser Schrift zu setzen. Noch während langer Zeit wird die Embryologie kaum einen fruchtbringenden Gedanken erstehen sehen, für welchen die Saamenkörner nicht schon in v. Baer's grossartigem Werke niedergelegt wären.

Der Abschluss, den ich meiner Arbeit gegeben habe, ist ein gewaltsamer, und ich fühle wohl, dass sie als eine, nach allen Seiten unfertige aus meinen Händen geht. Es hätte mir obgelegen, beim Hühnchen selbst die Entwicklungsvorgänge weiter zu verfolgen, als dies geschehen ist, ich hätte suchen müssen, die für den Vogel aufgestellten Entwicklungsprincipien bei anderen Thierklassen zu constatiren, ich hätte dem histologischen Detail mehr Aufmerksamkeit zuwenden sollen, und endlich wäre es nöthig gewesen, die, in den theoretischen Capiteln gegebenen Ableitungen auf weit breiterer Basis aufzubauen. Dass ich trotz aller dieser Mängel mit dem Vorhandenen an die Oeffentlichkeit trete, das hat einen

¹⁾ Von den beiden Principien habe ich das erste im Sommer 1866 vor der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft in Nenenburg, das zweite im Beginn des Jahres 1867 vor der baslerischen naturf. Gesellschaft besprochen. Beide Mittheilungen sind in den Verhandlungen der baslerischen naturf. Gesellschaft abgedruckt, sie tragen indess, besonders hinsichtlich der angenommenen Terminologie, noch einen ausdrücklich provisorischen Character.

wesentlich persönlichen Grund. — Mit unwiderstehlicher Gewalt, wie nie ein anderer Gegenstand hat mich der hier bearbeitete erfasst, und ich bin von demselben während voller zwei Jahre so lebhaft absorbiert worden, dass es mir je länger je schwerer wurde, Anderes zu thun, und zu denken. Auf die Dauer solch' einseitiger Richtung zu folgen, war mir nicht gestattet, und ich musste, um wieder Freiheit zu gewinnen, einem, wenn auch vorläufigen Abschluss zueilen. Ich durfte dies um so eher thun, als bei dem gegenwärtigen Stand der Sache eine erspriessliche Bearbeitung der aufgeworfenen Fragen wohl leichter durch die vereinigte Arbeit mehrerer, als durch die Bemühungen eines einzelnen Forschers sich wird erreichen lassen.

Da ich von Anfang an die Ausdehnung der Arbeit unterschätzte, so hat sich auch die Herausgabe über Voraussicht verzögert. Laut der ersten Verabredung mit dem Herrn Verleger sollte sie Ostern 1867 stattfinden. Der Druck der ersten Tafel fällt daher schon in das Jahr 1866, ebenso die Abfassung der ersten Textbogen. Wir mussten den Termin successive weiter schieben, begannen indess mit dem Druck des Textes im September vorigen Jahres. Hieraus erklären sich die Widersprüche, die ein aufmerksamer Leser zwischen verschiedenen auf die Jahreszeit der Abfassung bezüglichen Bemerkungen entdecken kann. Leider war es mir aus dem angegebenen Grunde auch nicht mehr möglich, die Arbeiten zu benutzen, welche Hoppe-Seyler mit mehreren seiner Schüler über die Constitution des Hühnereies angestellt hat. — Ich kann hier nicht umhin, dem Herrn Verleger für seine Langmuth, sowie für sein sonstiges, in jeder Hinsicht so freundliches Entgegenkommen herzlichst zu danken.

Inwieweit es mir gelungen ist, in der Darstellung klar zu sein, mag die Folge ergeben. Die in der Geschichte der Embryologie immer wiederkehrenden Klagen über Nichtverstehen und über Nichtverstandensein zeigen, wie schwer es ist, durch das blossе Wort die complicirten räumlichen Verhältnisse verständlich zu machen, um die es sich in dieser Wissenschaft handelt. Durch zahlreiche Durchschnittsbilder habe ich gesucht, das im Texte Gesagte möglichst zu veranschaulichen, und, wenn nicht äussere Gründe dagegen gesprochen hätten, so hätte ich in der Hinsicht gern noch ein Mehreres gethan. Wesentliches kann wohl durch die Modelle erreicht werden, welche Herr Dr. Ziegler demnächst in den Handel geben wird.

Hinsichtlich der Terminologie habe ich mich möglichst an meine Vorgänger, besonders an v. Baer und an Remak gehalten, indess konnte ich doch nicht vermeiden, eine Reihe neuer Bezeichnungen vorzuschlagen. Ich habe mich bemüht, sie möglichst einfach zu wählen. Viele der älteren Bezeichnungen beziehen sich auf die Flächenansicht der Keimscheibe, und es erscheint im Allgemeinen zweckmässig, ein Flächenbild, und das demselben zu Grunde liegende Object aus einander zu halten. — Eine nicht geringe Schwierigkeit für die Darstellung liegt darin, dass in den früheren Entwicklungsstadien überhaupt gar keine scharf abgegränzten Gebilde existiren, indem ja alle Sonderung erst allmählig vor sich geht. Manche Schilderungen und die grosse Mehrzahl der Abbildungen früherer Stadien leiden daran, dass sie Bestimmtheit in Verhältnisse bringen wollen, in welchen solche noch gar nicht erkennbar ist.

In mehreren, zum Theil wichtigen Punkten habe ich Anschauungen verlassen müssen, welche ich in früheren Schriften, so besonders in dem oben erwähnten Programm vertreten hatte. Eine leitende Ueberzeugung wird man indess hier, wie dort wieder finden, die Ueberzeugung, dass auf dem Boden der Entwicklungsgeschichte noch Schätze tiefer Erkenntniss ruhen, deren Hebung Ordnung und ungecabntes Licht in die unermesslichen, von Tag zu Tag mehr sich aufspeichernden Massen anatomisch-physiologischen Einzelstoffes bringen wird. — Mögen nur recht kräftige Hände an der Hebung dieser Schätze sich betheiligen!

Basel, im Mai 1868.

WILHELM HIS.

INHALTSVERZEICHNISS.

I. Das unbebrütete Ei und der Eierstock.

Der befruchtete unbebrütete Eierdotter.

	Seite
Anordnung der Bestandtheile des Dotters	1
gelber Dotter, morphologische und chemische Eigenschaften	2
weisser Dotter, Anordnung	3
Eigenschaften der weissen Kugeln	4
Kerne derselben	5
deren angebl. Fettnatur	—
histologische Deutung	6
Keimseibe, Verhalten zu den angränzenden Theilen	7
Keimwall, Verbindung mit der Keimseibe	—
Dottervacuolen	8
Zellen der Keimseibe, Dotterkörner	—
Anordnung der Zellen, oberes Keimblatt	8
subgerminale Fortsätze	9
Aeusseres Aussehen der Cicatricula, Pander'scher Kern	11
Verschiedene Entwicklung der unbebrüteten Keimseiben	—
Veränderungen der Eier beim langen Liegen	13
Unbefruchtet gelegte Eier	14
Eierstock des jungen Huhnes	—
Allgemeiner Bau	15
Parovarium	—
rechter Eierstock des Huhnes	16
Blutgefässe, Spindelgewebe und deren Betheiligung am Bau des Stroma	17
Hauptdotter	—
Zonoidschicht	—
Kornzellen	18
Nebendotter	—
Geschlechtsreifer Eierstock	19
Stroma des Eierstockes	—
Follikel, Eitheilung derselben nach Grösse und Aussehen	20
Primordialei des reifen Follikel	—
Keimbläschen	—
Schwinden des Keimbläschens	21
Hauptdotter	—
Nebendotter	—

	Seite
Membran des reifen Follikels, Schichtung	22
histologische Beschaffenheit	23
Gefässe	—
M. supra-capillaris	24
Bildung des Nebendotters	—
Unreife Eier des reifen Eierstockes	—
Zeitlicher Ablauf der Dotterbildung	25
Elemente des Nebendotters und ihr Verhältniss zu einander	26
Abstammung weisser Dotterzellen	28
Bau der halbreifen Follikel, Cuticula	—
Eintritt der Granulosazellen in das Ei	29
Dottervacuolen	30
Dotterhaut	31
Geschichte der Dotterhaut	—
Lage der Dotterhaut im reifen Ei	32
Aufreten derselben im Eierstock und Verhältniss zu Cuticula	33
Abstammung der M. Granulosa	34
Histologischer Gegensatz zwischen Spindelgewebe und Kornzellen	—
Die Granulosazellen sind, wie die Kornzellen von bindegewebiger Abstammung	35
Abhängigkeitsverhältniss in der Entwicklung der verschiedenen Gewebe	36
Recapitulation, Vergleich des Vogeleierstockes mit dem Säugethiereierstock	—

II. Die Entwicklungsvorgänge bei eintretender Bebrütung.

Die embryonalen Keime und ihre Verwendung	38
Hauptkeim und Nebenskeim	—
Anatomischer Gegensatz der beiderseitigen Produkte	39
Ungleiche physiologische Dignität	40
Ungleicher Gang der Entwicklung	41
Das Wachstum und die primäre Gliederung der Keimscheibe	42
Oberes und unteres Keimblatt, Axenstrang	43
Muskelplatte und Gefässblatt	—
Erste Faltenbildung	44
Princip der Abschmälerung des Embryo	45
Geschichte der Keimblattlehre	46
Bedingungen der Gliederung des Keimes	51
Gesetz des Keimscheibenwachthums	52
Einfluss des Wachthums auf die Form der Scheibe, und auf die Lage und Form der Zellen	53
Ueber die Deutung der Flächenansicht der Keimscheibe	55
Folgerungen aus dem Princip des stetigen Wachthums	—
Stadien der ersten Entwicklung	56
Stadieneintheilung	57
Dauer der Stadien	58
Einfluss der Temperatur, der Jahreszeit etc. auf die Entwicklung	—
Erstes Entwicklungsstadium	61
Bildung des unteren Keimblattes durch Vereinigung der subgerminalen Fortsätze	—
Ablösung des unteren Blattes vom oberen	—
Aussonzone und Keimzone	62
Axenstrang	—
Eigenschaften der Keimscheibenzellen	—
Veränderungen der weissen Dotterzellen	63
Eintritt weisser Dotterkerne in die Zellen der Keimscheibe	—

	Seite
Zweites Stadium	64
Aussehen des Keimes im Beginn des zweiten Stadiums	—
Erste Faltenbildung	—
Grünzrienen, Keimfalten, centrale Längs- und Querrinne	65
Aussenfalten	66
Zellen zwischen den Blättern der Keimseibe	67
Innerer und äusserer Keimwall	—
Drittes Stadium	68
Aussehen des Keimes im Beginn des dritten Stadiums	—
Aussenzone	—
Keimzone, Abtheilung in Kopf- und Rumpfhälfte	69
Falten der Keimzone	70
Wirkung verschiedener Falten auf einander	—
Uebersicht der verschiedenen Faltensysteme	71
Bildung der Muskelplatten	72
Verschiedenes Verhalten der Muskelplatten in verschiedenen Abschnitten des Keimes	73
Spaltung der animalen Muskelplatte des Kopftheiles, Parietalhöhle	—
Ablösung der Muskelplatten von den Grünblättern	74
Darmdrüsenblatt	—
Histologische Veränderungen an den Zellen der Keimseibe	—
Organisation des Keimwalles	75
Durchtritt der Keimseibenzellen durch den weissen Dotter	—
Bildung des Gefässblattes	—
Metamorphosen der weissen Dotterzellen	—
Viertes Stadium	76
Verschiebung und Umlegung der vorderen Keimfalte	—
Scheidung von Stammzone und Parietalzone (Rückenplatte, Bauchplatte und Medullarplatte etc.)	77
Zwischenrinne und Zwischenstrang	78
Vorderer Parietaltheil	—
Medullarplatte	—
Flächenbild des Keimes im vierten Stadium	—
Kopfeinde mit Vorderdarm	79
Rückenplatten	—
Primitivrinne	80
Scheidung der Urwirbelplatten	—
Chorda dorsalis	81
Stammbeuge	—
Zerfall der Urwirbelplatte in einzelne Segmente, die Urwirbel	82
Fünftes Stadium	83
Parietalfalten	—
Bildung des Vorderdarmes	—
Bildung des Herzeus, Muskelröhre	84
Endothelialeinlage	85
Mesoeardium	—
Parietalhöhle	—
Bildung des Medullarrohres, Abtheilungen des Gehirns	86
Dorsalschwelle	—
Zwischenstrang und Zwischenrinne	87
Stammleiste, Seitenrinnen und Wolff'sche Leisten	88
Falten in der vorderen Aussenzone	—
Gliederung des Kopftheiles des Embryo, Stirntheil	89
Gesichtstheil	—
Hinterkopf	90
Querzonen des Rumpftheiles, und ihre Bedeutung	91

	Seite
Stammbeuge oder vordere Halszone	92
Urwirbel	—
Seitenplatten, Grenzblätter	93
Aufang der Dorsalschwelle, oder hintere Halszone	—
Urwirbelplatten und Seitenplatten	—
Primitivrinne und ihr Verhältniss zum Axenstrang	94
Seitlicher Axenfortsatz	—
Hintere Abdachung der Dorsalschwelle und hinteres Ende des Keimes	—
Entwicklung des Nebenkeimes und des Gefässblattes	95
Gefässhof	—
Blutinseln und Gefässanlagen. Vertheilung	—
Bildung der Blutinseln und weissen Dotterzellen	96
Färbung der Blutinseln und Gefässanlagen	97
Gefässblatt, erste Zusammensetzung	—
Bildung von Gefässröhren	98
Eintritt der Gefässanlagen in den Embryo	99
Verhältniss zu den Blättern des Hauptkeimes	—
Verhalten beim Eintritt in's Herz	100
Bildung der Aorta descendens	—
Eintritt der Contractionen	—
Vorhandensein von Ganglien im Herzen	101
Endocardialschlauch	—
Ursprüngliche Beschaffenheit des Blutes, Zerfall der Blutinseln	102
Sechstes und siebentes Stadium	103
Kopf. Ungleiches Wachsthum der drei Abtheilungen	—
Umbildung des Vorderhirns	104
Wölbung der Axe	—
Bildung der Basilarleiste und des Trichters	—
Abgliederung der Augenblasen	105
Zwischenstrang des Kopfes	—
Bildung der spinalen Kopfganglien	106
G. ciliare und G. Gasseri	—
G. acusticum	107
Gehörblasen	—
Ganglien des N. Glossopharyngeus und N. vagus	108
Vorderdarm, Schliessung	—
Biegung der Darmaxe	109
Erste Anlage der Gehirngefässe und Gehirnhäute	—
Vordere Aortenbogen	—
Obere und untere Cerebralvenen	110
Muskelanlagen des Kopfes	—
Herz. Aortenbulbus	—
Ventrikeltheil	111
Seitwärtskrümmung des Herzens	—
Muskelplatten des Hinterkopfes	112
Vena jugularis externa	—
Parietalhöhle	113
Aeusserer Form des Kopfes. Dimensionen	—
Mundbucht, Stirnwulst, Parietalleisten, Augennasenfurche	—
Unterkieferfortsätze	114
Gliederung des Rumpfes. Abgränzung vom Schwanz	—
Sakralschnelle und hintere Stammbeuge	—
Dimensionen	115
Verschiebung der hinteren Keimfalte	—

	Seite
Halsgegend	116
Abgränzung des Halses und Verschiebung seiner Eingeweide	—
Medullarrohr	—
Bildung der Spinalganglien	117
Substanz des Rhinocoelus	—
Chorda dorsalis	118
Urwirbel	—
Ganglien des Sympathikus	119
Urnierengang	—
Seitenplatten, Bauchhöhle	—
Beziehungen der Seitenplatten zum hinteren Herzende	120
Diaphragma	—
Untere animale Muskelplatte	—
Aortae descendentes, Verschmelzung	121
Aa. intervertebrales, Rückenmarkshäute, äussere Chordaseide	—
Cardinalvenen	—
Verbindungen der Arterien und der Venen	122
Aussere Form des Halstheiles	—
Brust, Bauch- und Beckenzone. Besonderheiten der Entwicklung	—
Medullarrohr, Urwirbelplatten, Seitenplatten	123
Gefässe, Arteria omphalomesenterica	—
Eigenthümlichkeiten der Dorsalschwelle	124
Verhalten des Lumbosakraltheiles	125
Caudaltheil des Keimes.	—
Bildung des Amnion	126
Achtes, neuntes und zehntes Stadium	127
Kopf und Hals. Allgemeine Veränderungen und ihre Motive	—
Gehirn während des achten Stadiums. Abflachung	128
Scheitelkrümmungen	129
Zwischenhirn, Zirkel, Trichter	—
Secundäre Augenblasen	—
Hemisphären	—
Riechbulbi, Riechgruben	130
Mittelhirn, Hinterhirn, Nachhirn	—
Schlussplatte des vierten Ventrikels	—
Gehirn während des neunten und zehnten Stadiums	131
Bildung der Hemisphären, Deckplatte der Grosshirnventrikel	—
Augenblasen, Sehnerv	—
Bildung des Auges	132
Vierter Ventrikel	—
Brückenkrümmung	133
Corpora restiformia, Hemisphären des Kleinhirns, Wurm	—
Pedunculi ad corpora quadrigemina, Velum medullare anterius	—
Nackenkrümmung	134
Vorderdarm. Verlängerung	—
Rathke'scher Gang, Hypophysis cerebri	—
Rachentheil des Vorderdarmes	—
Schlundtheil „ „	135
Bildung der Schlundspalten	—
Mechanische Bedingungen der Darmmetamorphose	—
Bildung des Gesichts. Recapitulation	136
Mundhöhle, Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze	137
Riechgrube, mittlere und seitliche Stirnfortsätze	—
Riechbulbi	138
Linse und Thränenfurche, Kapsepithel	—

	Seite
Gehörblase	138
Bedingungen der Abflachung des Kopfes	139
Seitliche Umlegung des Kopfes und des Halses	—
Das Herz und die grossen Gefässe	140
Schärfere Ausbildung der Herzabtheilungen	—
Bedingungen der Klappenbildung	141
Endothelialschlauch	—
Aortenbulbus, Aortenbogen	142
Venensinus mit den einmündenden Venen	—
Ab schnürungsdrüsen des Vorderdarmes	143
Eigenfalten und Totalfalten des vegetativen Blattes	—
Darmrinne	—
Drüsenrinnen, innere und äussere Nathfalten	144
Kehlkopf, Trachea, Schilddrüsen	—
Lungen	145
Leber	145
Verhalten der Transversalfalten des vegetativen Blattes	147
Magen, Pankreas, Milz	148
Verlegung der Eingeweide	—
Eingeweide des Kopfes	149
Venensinus und Diaphragma	—
Speiseröhre, Luftröhre, unterer Kehlkopf, Bronchi, Lunge etc.	150
Motive der Eingeweide-Verschiebung	—
Schluss des Halses	—
Einfluss des Herzens	151
Ungleiche Länge des Halses	—
Aeusserer Formung der Rumpfwand, Bildung der Extremitäten und des Schwanzes	152
Längsgliederung des Rumpfes	—
Abplattung desselben	—
Anlage der vorderen Extremitäten	153
Verschiebung und Umlegung der hinteren Keimfalte	154
Bildung der hinteren Extremitäten	155
— — Perinealfalten	—
Anlage des Schwanzes. Biegungen der Schwanzaxe	—
Art des Schlusses und der Lösung	156
Abstammung der Chorda dorsalis, der Urdarmen etc.	—
Hinterdarm, Mitteldarm, Allantois	157
Bildung des primären Hinterdarmes (Beckendarmbucht)	158
Mitteldarm	—
Gliederung der Beckenorgane	159
eigentlicher Hinterdarm. Cloake, Allantois	—
Bedeutung der inneren Nathfalten	160
Beckenheil der Peritonealhöhle	—
Verbindung animaler und vegetativer Gebilde am Cloakenzugang	161
Canal des Wolff'schen Körpers	—
Genitalstrang	—
Parallele zwischen der Entwicklung des Kopfes und des hinteren Leibesendes	—
Bedeutung der beiderseitigen Keimfaltenschenkel	—
Verbindung zwischen animaler und vegetativer Blatt (bursa Fabricii)	162
Eröffnung der vegetativen Röhre	—
Innere Gliederung der Leibeswand	163
Medullarrohr. Form	—
Verbindung mit dem Hornblatt und mit der Chorda dorsalis	164
Urwirbel. Form	—
Höhle	165
Rückentafel	—

	Seite
Vegetative Rindenschicht und Kern	165
Verschiebung der Urwirbel	—
Verschiebung der Ureieren und der Cardinalvenen	166
Urogenitalapparat, Umieregang	—
Müller'scher Gang	167
Rückwärtschiebung des Ureierensystems	—
Ganglien und Nervenanlagen	168
Ganglien und Nerven des Kopfes	—
Spinalganglien des Rumpfes	169
Entstehung der sensibeln und der motorischen Wurzeln	—
Sympathische Ganglien	170
Nieren	171
Parietaler Theil der Leibeswand	—
Zusammensetzung der Bauchplatten	172
Abstammung der Muskeln	—
Bauchhaut	—
Oberes Gränzblatt	173
Mittelplatten oder Gekrösplatten	—
Abgliederung, Bildung der Wolff'schen Nath	—
Verwendung der Mittelplatten	174
Darmwand, Zusammensetzung, Verhalten des Gefäßblattes	—
Blutgefäße der hintern Leibeshälfte	—
Die Fortentwicklung des Nebenkeimes und die Bildung der Wirbelsäule	175
Eintritt parablastischer Elemente in den Keim	—
Bahnen des Eintritts, Sammelstationen	—
Bildung endothelialer Gefäßröhren und deren spätere Modificationen	176
Vermengung parablastischer und archiblastischer Gewebe	—
Umhüllung der Axialgebilde	177
Gliederung der Wirbelsäule	178
Kopfskelett	179

III. Methoden der Untersuchung.

Eröffnung des Eies, Herausnahme und Reinigung des Keimes	180
Härtung des Keimes, Schnittführung	181
Zeichnung und plastische Nachbildung	182

IV. Theoretische Ableitungen.

Das Gesetz des Wachstums	183
Recapitulation der Beziehungen beider Keime zu einander	—
Wichtigkeit der ersten Gliedung des Hauptkeimes	—
Begriffsbestimmungen: Wachstum, Wachstumsgeschwindigkeit, (totales und partielles) Wachstumsgesetz, Wachstumssumme, räumliches und zeitliches Wachstumsgefäll	184
Numerisches und trophisches Wachstum, Gesamtwachstum	186
Gesetz des numerischen Wachstums, Dottertheilung	—
Beziehung des numerischen zum trophischen Wachstum	187
Das Wachstum ist nur ein Theilprocess des Lebens, Gesamtenergie	—
Wachstum der Zellen	188
Eigenschaften des Wachstumsgesetzes	—

	Seite
Die Gestaltsveränderung einer unvollkommen elastischen Platte, deren verschiedene Theile ein ungleiches Wachstum haben, von Prof. Ed. Hagenbach	191
Die histologische Gliederung des Keimes	195
Blastem für Nervengewebe, Muskelgewebe und Epithelialgewebe	—
Beziehung zwischen Wachstumsenergie und histologischer Gliederung	196
Discussion secundärer Einflüsse	197
Gliederung des Nebenkeimes	200
Histologische Indifferenz der parablastischen Gewebsanlagen	—
Einfluss der archiblastischen Gewebe auf die parablastischen	—
Abhängigkeit der parablastischen Entwicklung von mechanischen Einflüssen	201
Entwicklung des Gefäßsystemes (Blut- und Lymphgefäße)	203
Abhängigkeit des Wachstums von der Zeit. Wachstumswiderstände	205
Abnahme des zeitlichen Wachstumsgefülles, Verschiebung des Wachstumsmaximums	—
Einfluss elastischer Membranen auf die Entwicklung der Chorda dorsalis und der Linse	206
Bildung elastischer Substanzen	207
Einfluss glatter Muskeln auf die Entwicklung der Nieren und der Sexualorgane	209
Spezifische und individuelle Ausbildung der Organismen. Geschlechtsunterschiede	212
Bedeutung der Wachstumsgesetze für die Morphologie	—
Organisationstypen	213
Princip der Massenökonomie	214
Primäres und secundäres Wachstum, Wichtigkeit des ersteren für die Körpergliederung	215
Grosse Schwankungen des secundären Wachstums	216
Relative Massenentwicklung der archiblastischen Gewebe	217
Geschlechtsunterschiede des Wachstums	218
Vollkommenheit der Organisation	219
Zengung und Erbllichkeit	221
Die Reizbarkeit des Eies ist eine Function des Raumes	—
Die Erregung Seitens des Samens ist eine Function von Ort und von Zeit	222
Bedeutung von Samen und Ei für das Gesetz des Wachstums	223
Wachstum und Leben sind periodische Prozesse	—
Das Leben des Individuums und das der Regeneration, Gesamtleben der Schöpfung	224
Erklärung der Abbildungen	225

I. Das unbebrütete Ei und der Eierstock.

Der befruchtete unbebrütete Eierdotter.

Die Dotterkugel des gelegten Hühnereies wird vom umgebenden Eierweiss durch eine dünne glänzende Membran geschieden, die sogenannte Dotterhaut. Nach innen von dieser Haut finden sich drei Bestandtheile:

die Keimscheibe,
der weisse Dotter,
der gelbe Dotter.

Von diesen erscheint am frischen Ei die Keimscheibe als eine, meist $3\frac{1}{2}$ mm. im Durchmesser fassende, dünne Platte, welche bei horizontaler Lagerung der Axe des Eies stets den höchsten Theil der Kugel einnimmt. Der Mitteltheil der Keimscheibe ist über einer mit Flüssigkeit gefüllten flachen Höhle, der Keimhöhle, ausgespannt, der Rand dagegen ruht auf weisser Dottersubstanz auf. Bei der äussern Betrachtung erscheint daher der Rand der Keimscheibe undurchsichtig und von weisslicher Färbung, das Centrum aber durchscheinend, *Area opaca* und *Area pellucida*.¹⁾

Die weisse Substanz breitet sich in dünner Lage unter der Dotterhaut aus, und scheidet diese durchweg von der, die Hauptmasse der Dotterkugel bildenden gelben Substanz. Im Bereich der Keimscheibe schiebt sich die weisse Substanz unter deren Rand, und liegt ihr in einer schmalen Strecke unmittelbar an. Sie bildet so einen ringförmigen Wall, den wir den Keimwall nennen wollen; weiterhin verlässt sie die Keimscheibe, bekleidet den Boden der Keimhöhle und sendet endlich von dessen Centrum aus einen längeren Fortsatz ab, der in der Mitte der Dotterkugel mit einer kolbigen Anschwellung endigt.²⁾

Die Consistenz des weissen Dotters ist eine weit geringere, als die der Keimscheibe und als die

¹⁾ Schon C. Fr. Wolff hat beim unbebrüteten Ei den Gegensatz der beiden Areae gekannt und abgebildet (*Theoria Generationis*, Ausgabe von 1774 taf. II. 1 und § 174 u. 178.) Auch v. Baer giebt an, der Gegensatz von dunkler Peripherie und hellem Centrum sei oft schon vor dem Legen eingeleitet (*Entwicklungsgesch.* II. 65). Von neueren Autoren macht Allen Thomson eine hierher bezügliche Bemerkung (*Art. Ovum* p. 69.), die Uebrigen lassen alle die Scheidung der beiden Höfe als Folge der Bebrütung eintreten. Ich habe am befruchteten, unbebrüteten und frischen Ei den Gegensatz der beiden Höfe nie vermisst, wohl aber fehlt er an Eiern, die nicht befruchtet gelegt wurden, oder an solchen, die zwar befruchtet, aber durch langes Liegen unbebrütbar geworden waren.

²⁾ Keimschicht nennt v. Baer II. 22) die gesammte weisse Substanz, die von der Keimscheibe bedeckt wird d. h. also das, was wir Keimwall nennen ebensowohl, als den weissen Boden der Keimhöhle. „Die Keimschicht, sagt er, klebt an dem Rand des Keimes an, in der Mitte steht sie von ihm ab und im Abstand ist etwas Flüssigkeit mit Klümpchen weissen Stoffes“

der gelben Substanz. Jene bildet eine zusammenhängende elastische Platte, diese ist in höherem Grade zähflüssig, während der weissen Substanz eine verhältnissmässig geringe Zähigkeit zukommt. Wird das Ei gekocht, so gerinnt der gelbe Dotter zu einer compacten mehligten Masse, während der weisse Dotter flüssig bleibt. Der centrale weisse Fortsatz zeigt sich daher unter diesen Verhältnissen in Form eines, in eine runde Höhle auslaufenden Kanals (Dotterkanal und Dotterhöhle der Autoren).

Die gelbe Dotterkugel zeigt am erhärteten Ei eine concentrische, der Dotterhöhle und dem Dotterkanal parallel laufende Schichtung; dem entsprechend lassen sich auch dünnere oder dickere Platten von ihr ablösen. Meekel v. Hemsbach, Leuckart und Allen Thomson behaupten¹⁾, dass diese Schichtung durch eine Aufeinanderfolge gelber und weisser Substanzlagen bedingt sei. So sehr mir diese Angabe von vorn herein eingeleuchtet hat, so bin ich bei verschiedenen auf den Punkt gerichteten Untersuchungen an erhärteten Eiern nicht im Stande gewesen, die so charakteristischen weissen Dotterelemente zwischen den gelben aufzufinden.

Als Elemente des gelben Dotters erscheinen die grossen, mit Körnern dicht erfüllten Kugeln, welche bereits vielfach beschrieben worden sind. In ihrem Durchmesser variiren sie von 25 bis 100 μ . Die Kugelgestalt zeigen sie blos im isolirten Zustand; in ihrer natürlichen Anordnung im Ei besitzen sie durch gegenseitige Abplattung krystalloide Gestalt. Der ganze gelbe Dotter besteht nur aus diesen Elementen und enthält keine zwischen ihnen befindliche Flüssigkeit. Dass die Elemente dünnwandige Blasen sind, wird einestheils aus ihrer Entstehungsgeschichte, andertheils aus ihrem Verhalten beim Platzen und aus der Art, wie sie ihre Körner ergiessen, wahrscheinlich. Jedenfalls ist die vorhandene Hülle äusserst leicht zerstörbar, sie erliegt dem Druck eines Deckglases meistens sofort.

Kerne finden sich in der gelben Dotterkugel bekanntlich keine, dagegen sehr grosse Mengen von feinen, mässig stark das Licht brechenden Körnern. Diese sind, wie aus ihrem Verhalten gegen Reagentien hervorgeht, albuminöser Natur. In Aether und Alkohol sind sie unlöslich. In Salzlösungen (Kochsalz, Salmiak, Salpeter u. s. w.) lösen sich die gelben Dotterkugeln mit sammt ihrem Inhalte, ebenso in sehr verdünnter Salzsäure ($\frac{1}{1000}$). Bei Zusatz der letzteren sieht man die Lösung der Körner an einem Ende der Kugel beginnen, von da rasch weiter schreiten. Die Kugel selbst quillt dabei stark auf, wird gallertartig durchsichtig und zieht sich bei mechanischem Druck in lange Fäden, bald beginnt indess auch sie vom Rand her einzuschmelzen und sich spurlos zu lösen.

Der mit Salzlösung zusammengebrachte Dotter enthält die ungelösten weissen Dotterelemente, die sich durch Filtration trennen lassen. Das Filtrat, im concentrirten Zustand gelblich und opalisirend, giebt beim Eintropfen in Wasser wieder einen weissen, feinkörnigen, meist in Fadennetzen sich zusammenordnenden Niederschlag, welcher in Salzlösungen, in sehr verdünnten Säuren und sehr verdünnten Alkalien sich löst, und der in seinem ganzen Verhalten am meisten den Serumcasein Panum's sich anschliesst.²⁾

¹⁾ Meekel v. Hemsbach, Zeitschrift f. Zool. III 426 und Leuckart Artikel Zeugung im Hdwb. IV. 789. Allen Thomson Art. Ovum in Todd's Cycl. V. p. 72.

²⁾ Lehmann (Zoochemie 282) deutet die Körner der gelben Dotterkugeln als ein alkalifreies Casein und spricht von einem zweiten in der Interellular- (richtiger Intergranular-) Flüssigkeit gelösten Albuminat. Hoppe (chemische Analyse p. 364) vergleicht den Eiweisskörper des Eidotters mit dem Kühne'schen Myosin, von dem er ihn indess durch die Nichtfällbarkeit durch gepulvertes Kochsalz unterscheidet. Soweit ich beurtheilen kann, ist der in der Intergranularflüssigkeit der Dotterkugel gelöste Eiweisskörper identisch mit dem körnig angeschiedenen, wenigstens findet durch Wasserezusatz zum gelben Dotter eine weitere Ausfällung körniger Masse im Innern der Dotterelemente statt, die sich schon für das blose Auge durch die eintretende weisse Färbung kund giebt. Umgekehrt findet im Verlauf der Bebrütung eine Lösung der vorhandenen Körner und allmähliche Aufhellung der gelben Dotterkugeln statt. Die Körner scheinen sonach nur der Ueberschuss des Albuminates zu sein, für dessen Lösung die in der Intergranularflüssigkeit enthaltenen Salze und freien Alkalien nicht ausreichen.

Bekanntlich enthalten die gelben Dotterelemente auch reichliche Mengen von Fett, sowie Protagon, Cholestearin und einen gelben Farbstoff; diese Stoffe gehen mehr oder weniger vollständig in den ätherischen Auszug über. Was den Farbstoff betrifft, so soll er nach den Angaben der Chemiker eisenhaltig sein, er mag somit mit dem Blutfarbstoff in Verwandtschaft stehen. Im Spectralapparat untersucht zeigen indess seine ätherischen Lösungen keinerlei scharf hervortretenden Streifen, sondern eine diffuse Verdunkelung des violetten Endes des Spectrum.¹⁾

Gelöst scheint der gelbe Dotterfarbstoff hauptsächlich durch seine Verbindung mit Fett. Lässt man Eidotter längere Zeit in Alkohol liegen, so scheiden sich neben feinen, in Aether unlöslichen Krystallbüscheln grosse, meist in den Zwischenräumen der Schichten sich ansammelnde Fetttropfen aus, welche intensiv gelb gefärbt sind.

Auf das Vorhandensein des Protagons weist ein Theil der Zersetzungsproducte des Eidotters hin. Lässt man die ätherische Dotterlösung in schlecht verstöpseltem Glase eine Zeit lang stehen, so bleibt schliesslich ein weisser schleimiger Rückstand von etwas ranzigem Geruch und von stark saurer Reaction, der neben Büscheln nadelförmiger Krystalle (Palmitinsäure?) die elegantesten Myelinformen zeigt, concentrische Kugeln, Pseudonervenfasern u. s. w. Wasserzusatz bringt diese zum Quellen und lässt ihre Contouren schärfer hervortreten. Durch welches Lösungsmittel das Protagon und die Fette in der Intergranularflüssigkeit der Dotterkugeln gelöst erhalten werden, das erscheint mir zur Zeit völlig räthselhaft. Wird die Salzlösung des Eidotters so lange mit Wasser verdünnt, bis ein weiterer Zusatz keine Trübung mehr erzeugt, so ist dadurch die Flüssigkeit ihrer sämmtlichen Albuminate beraubt worden. Während sie zuvor beim Kochen coagulirte, hat sie nun dies Vermögen verloren, und auch die übrigen Reagentien auf Albuminate ergeben negative Resultate. — Wird die, immer noch etwas opalisirende Flüssigkeit mit Aether geschüttelt, so färbt sich dieser etwas gelblich, und auf die Gränzfläche tritt eine flockige Ausscheidung ein, welche Protagon zu sein scheint; der Aether hinterlässt beim Abdunsten Fett.

Die anatomische Schilderung des gelben Dotters bietet keinen grossen Divergenzen Raum, um so mehr Verwirrung dagegen herrscht in der Litteratur hinsichtlich des weissen Dotters. Ueber die histologische Stellung desselben stehen sich die Ansichten diametral gegenüber und selbst seine Ausbreitung, obschon von älteren Autoren richtig geschildert, ist manchen Neuern nur unvollständig bekannt geblieben. Meistens hat man sich auf die Schilderung der centralen weissen Substanz, oder allenfalls noch derjenigen vom Boden der Keimhöhle beschränkt, während die weisse Dotterrinde von Einigen nur sehr beiläufig, von Anderen gar nicht beachtet worden ist.

Unsere erste genauere Kenntniss des weissen Dotters stammt von Purkinje. In seinen *Symbolae* giebt dieser Forscher bereits eine gute Beschreibung von dessen Elementen²⁾. Der weissen Rinde am gelegten Ei erwähnte zuerst und zwar ganz beiläufig v. Baer³⁾. Später hat Reichert⁴⁾ die letztere geschildert. Von den Zellen der Dotterhöhle sprechend, sagt er: „Auch werden sie noch in immer weiterem Umkreis rings um die Keimanlage dicht unter der Dotterhaut angetroffen. Ob sie auf letztere Weise die ganze Dotterkugel einschliessen, bin ich ausser Stand mit Bestimmtheit anzugeben, obwohl die spätere Fortentwicklung dafür spricht.“

Remak⁵⁾ in seiner anfänglichen Schilderung des unbebrüteten Eies erwähnt der weissen Dotterrinde

¹⁾ Laut einer neueren Mittheilung von Staedeler (*Moleschott Untersuchungen* Bd. X. 454) soll der Farbstoff des Eigelbes Hämatoidin sein, in dem Falle werden auch die Angaben über seinen Eisengehalt zu revidiren sein.

²⁾ *Symbolae ad ovi avium historiam*. 2. Ausgabe pag. 7.

³⁾ v. Baer, *Entwicklungsgeschichte*. II. 25.

⁴⁾ Reichert, *Entwicklungsleben im Wirbelthierreich*. p. 90.

⁵⁾ Remak, *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere*. p. 1 u. p. 3.

gar nicht und lässt den Rand der Keimscheibe unmittelbar auf gelbem Dotter aufruhcn; ausdrücklich beschränkt er dabei das Vorkommen weissen Dotters auf den Boden der Keimhöhle, den Dotterkanal und die Dotterhöhle. Es tritt sonach Remak Anfangs wieder hinter v. Baer zurück, welcher bereits seine Keimschicht dem Rand des Keimes hatte ankleben lassen. In der später erschienenen Einleitung zur 3ten Periode schildert Remak das Vorhandensein einer durchweg vorhandenen weissen Rinde, er spricht aber ihren Elementen die Zellennatur, sowie überhaupt jegliche Betheiligung am Körper des Embryo ab.¹⁾ Remak's beiläufig mitgetheilte Beobachtung wird ebenso beiläufig von Kolliker²⁾ citirt, welcher ihr so wenig Bedeutung beigelegt zu haben scheint, dass er, entgegen der ihm sonst auszeichnenden Gewohnheit, sich nicht einmal die Mühe genommen hat, das Factum selbst zu verificiren. — Die übrigen Autoren, wie z. B. Ecker in seinen *Icones*, Funke in seinem Lehrbuch und selbst Coste in seinem so umfassenden Werk gedenken der weissen Dotterrinde gar nicht.

Nichts ist leichter als der Nachweis von der Ausbreitung des weissen Dotters um die ganze gelbe Kugel herum. Zu dem Behuf braucht man blos vom rohen oder vom gekochten, oder anderweitig erhärteten Ei ein Stück Dotterhaut an beliebiger Stelle abzuziehen; man wird dasselbe stets mit charakteristischen Elementen besetzt finden, die von denen des gelben Dotters auf den ersten Blick zu unterscheiden sind. Bereitet man sich von der Oberfläche des erhärteten Eies einen senkrechten Durchschnitt, so überzeugt man sich auch von der mehrfachen Schichtung der weissen Dotterelemente und von ihrer unmittelbaren Auflagerung auf diejenigen des gelben Dotters.

Die Elemente des weissen Dotters (taf. I fig. 3), isolirt betrachtet, sind Kugeln, die nach Aussen von einer scharfen Contour umsäumt sind, ihre Grösse variirt innerhalb sehr bedeutender Breite, die kleineren gehen bis zu $4\ \mu$ und selbst noch weiter herunter, die grösseren steigen bis zu $75\ \mu$. Sie liegen so dicht gedrängt an einander, dass sie, ähnlich den gelben Dotterelementen, an einander sich abplattcn. Intercellularflüssigkeit scheint völlig zu fehlen. Die weissen Dotterelemente sind mit einer deutlich nachweisbaren Membran umgeben, jedes enthält einen oder einige, die grösseren selbst sehr viele kuglige Inthaltkörper von ziemlich starkem Lichtbrechungsvermögen. Diese Inthaltkörper bedürfen einer einlässlichen Besprechung, weil auf ihrer Beurtheilung die ganze Deutung beruht, die man überhaupt den weissen Dotterelementen geben kann.

Der Erste, der die Inthaltkörper der weissen Dotterkugeln überhaupt erwähnt, ist v. Baer³⁾, er nennt sie kleine runde Körnchen oder Bläschen. Einlässlicher schildert sie dann Schwann⁴⁾ und bildet sie ab. Die weissen Dotterelemente sind nach ihm „vollkommen runde Kugeln mit ganz glatten Rändern, welche in sich eine kleinere, ebenfalls ganz runde Kugel enthalten, die sich durch ihre scharfen Contouren auszeichnet und wie ein Fetttröpfchen aussieht.“ Weiterhin findet er dieselben Elemente im Dotter unreifer Eier. Für die Kernnatur des Inthaltkörpers führt er sein Aufquellen in Essigsäure an, wodurch er von Fetttröpfchen sich unterscheidet und den sonstigen Zellenkernen sich anreihet. Auch Reichert hält die weissen Dotterkugeln für unzweifelhafte Zellen, ihre fetttröpfchenähnliche Inthaltkörper für Kerne und führt dafür hauptsächlich deren fernere Entwicklung an. Reichert⁵⁾ nämlich nimmt an, dass die weissen Zellen des Dotterkanals und der Dotterhöhle an der Bildung des Embryo sich betheiligen, indem sie unter Umwandlung ihres Inthalts in körnige Masse denen der Keimanlage gleich werden, sich dann an die untere Fläche der zur Umhüllungshaut werdenden Keimhaut anlegen und non successiv die Anlage des Centralnervensystems, der Wirbelsäule und Membrana intermedia und der Schleimhaut liefern. (Merkwürdiger Weise ignorirt dabei Reichert vollständig die schon längst beschriebene Keimhöhle, die allerdings als ein Hinderniss für seine Theorie der Dotterausscheidungen sich erwiesen hätte.)

Wie Schwann und wie Reichert spricht Coste⁶⁾ den weissen Dotterelementen die Bedeutung von

¹⁾ *ibid.* p. 52.

²⁾ Kolliker, *Entwicklungsgeschichte der Menschen u. der höheren Thiere.* p. 25.

³⁾ *Entwicklungsgeschichte* II 20.

⁴⁾ Schwann *l. c.* p. 56 u. f. Abb. fig. 2 u. 3.

⁵⁾ Reichert, *Entwicklungsleben* p. 90.

⁶⁾ Coste, *Histoire du Développement* p. 96 u. f. u. Erklärung zur taf. II fig. 3 d. Huhns.

kernhaltigen Zellen zu; er weiss, dass die Kerne solid sind, einen strahligen Bruch besitzen, und er zeichnet sogar die, in deren Innerem auftretenden Kernkörper ab. Auch Meckel v. Hemsbach in seinen bekannten Artikel¹⁾, obwohl er die fraglichen Inhaltskugeln Tropfen nennt und sie nicht für Kerne ansieht, bringt verschiedene Thatsachen bei, die gegen deren Fettnatur sprechen, ihre Färbbarkeit durch Jod, ihren strahligen Bruch, ihre innern kleinen Flecke; er glaubt sie beständen aus „Fett-Eiweiss-Seife.“ Ihre Entstehungsgeschichte schildert er gerade verkehrt, sie sollen nämlich aus den gelben Kugeln durch Confluenz der kleinen Körner hervorgehen. Zuletzt hat Klebs für die Kernnatur derselbe sich ausgesprochen.²⁾ Das starke Lichtbrechungsvermögen verleitet indess allen gegentheiligen Erfahrungen zum Trotz eine grosse Zahl von Beobachtern zur einfachen Erklärung, dass jene Kugeln Fetttropfen seien; so macht Leuckart³⁾ die etwas eigenthümliche Angabe, die Zellen des weissen Dotters enthalten statt des Kernes einen einfachen Fetttropfen von ziemlicher Consistenz und strahligem Bruch. Remak spricht in seiner Einleitung (§ 4) einfach von einer fettähnlichen Kugel, später (§ 113) von Innenkörpern, die die lichtbrechende Eigenschaft des Fettes zeigen, niemals aber die Begrenzung und den Inhalt, wie er den Kernen der Embryonal-Zellen eigenthümlich sei. Aehnlich sagt Allen Thomson sie seien „not exactly similar to nuclei, but rather like oil globules“ und nennt sie abwechselnd oil like globules und oil globules. Noch weniger reservirt sagt Kölliker von den Elementen des weissen Dotters einfach aus, dass sie helle Flüssigkeit und einen grösseren Fetttropfen führen, andere enthalten nach ihm eine gewisse Zahl grössere und kleinere Fetttropfchen, und wie mehrere seiner Vorgänger glaubt K. Uebergangsformen zwischen den zuletzt erwähnten Bildungen und den gelben Dotterkugeln annehmen zu dürfen.

Die starke Lichtbrechung der kugligen Inhaltskörper ist es, welche stets den Grund zur Vergleichung oder zur Identificirung derselben mit Fetttropfen Veranlassung gegeben hat. Das Lichtbrechungsvermögen schwankt nun offenbar innerhalb gewisser Gränzen, bald findet man bei gleicher Grösse die Kugeln etwas dunkler, bald etwas blasser. So dunkel contourirt, als ächte Fetttropfen fand ich sie nie; dagegen hat es mir geschienen, als ob gerade die Elemente der Dotterhöhle dunklere Inhaltskörper besässen, als diejenigen der Rinde und des Bodens der Keimhöhle. Zieht man ein Stück Dotterhaut ab und legt es in einen Ueberschuss von Chloroform oder Aether, so findet man nach Monaten noch die anhaftenden weissen Dotterelemente mit ganz unveränderten Inhaltskugeln. Die letztern widerstehen auch dem kochenden Gemisch von Aether und Alkohol. Man könnte allenfalls die Einwendung machen, dass die Lösung der Inhaltskugeln durch die Hüllen gehemmt werde. Auch dieser Einwand lässt sich indess durch nachfolgende Form des Versuches leicht beseitigen. Bringt man Eidotter mit einem Ueberschuss von 5 bis 10 % Salmiaklösung zusammen, so lösen sich die gelben Dotterkugeln und die weissen verlieren ihre Hülle. Wird die gelbliche, opalisirende Flüssigkeit mit Aether geschüttelt, so löst sich das Fett. Bei mehrmaliger Behandlung trübt sich die Flüssigkeit und nachdem sie völlig trüb geworden ist, zeigt das Mikroskop: 1) eine feinkörnige in Salmiak leicht sich wieder lösende Substanz (ausgeschiedener Eiweisskörper), 2) zahlreiche, meist in Klumpen zusammengeballte Kerne von weissen Dotterkugeln. Die letzteren erscheinen nunmehr blass, leicht granulirt, ihre Kernkörper treten ungemein deutlich hervor und sie färben sich auch jetzt noch durch Jod gelb, durch Ueberosmiumsäure braun, durch ammoniakalische Carminlösung roth.

Wie schon durch die eben erwähnten Versuche die Fettnatur der in den weissen Dotterkugeln enthaltenen Körper beseitigt wird, so stimmen auch manche ihrer sonstigen Eigenschaften durchaus nicht mit denjenigen von Fetttropfen überein. Schon oben ist ihrer Färbbarkeit durch Jod und durch Carmin, sowie ihres soliden Gefüges gedacht worden. Letzteres erkennt sich leicht aus dem strahligen Bruch, den die Kugeln zeigen, wenn sie vom Deckglas gequetscht werden. Durch Salzsäure 1 per mille löst sich

¹⁾ Meckel v. Hemsbach, Zeitschrift f. Zool. III p. 426 u. taf. XV. 7.

²⁾ Klebs, Virchow's Archiv XXVIII. 327.

³⁾ Leuckart Art. Zeugung. Hdw. IV, 790.

die Hülle der weissen Dotterelemente, während die Inthaltskörper erblaffen und stark aufquellen. Ein weiterer sehr wichtiger Charakter der Inthaltskörper ist das Vorhandensein von kleinen Körnern in ihrem Innern. Diese, schon von Meekel v. Hemsbach und von Coste abgebildet, von den übrigen Beobachtern aber übersehen, finden sich meist in der Mehrzahl, nur in den allerkleinsten Kugeln treten sie zu je 1 oder 2 auf. Sie sind constant vorhanden und man sieht sie ohne Schwierigkeit schon am ganz frischen, blos mit etwas Jodserum befeuchteten Präparat. An Eidurchschnitten die mit Ueberosmiumsäure behandelt und in Canadabalsam eingekittet sind, erscheint die ganze Kugel braun gefärbt, während die inliegenden Körner ungefärbt bleiben. Es ist dies ein charakteristisches Verhalten, das bei der Verfolgung der Entwicklung des bebrüteten Eies von nicht geringem Werth ist, weil es die fraglichen Elemente aus allen sonstigen Gewebsbestandtheilen heraus sofort erkennen lässt.

Die ganze Reihe der bisher geschilderten Thatsachen weist auf die Deutung der weissen Dotterelemente als Zellen und ihrer Inthaltskörper als Kerne. Die vollständige Entscheidung ergibt sich, wenn man die Geschichte der fraglichen Gebilde nach vor- und nach rückwärts verfolgt. Ueber beides werden wir im weitem Verlauf der Arbeit referiren, hier soll nur soviel erwähnt werden, dass, wie die Elemente des weissen Dotters nachweisbar aus den Zellen der Granulosa hervorgehen, sie anderseits nach stattgehabter Bebrütung sich, durchaus analog andern Zellen vermehren und weiterhin in eigenthümlicher Weise beim Aufbau des Organismus sich betheiligen können. Die weissen Dotterelemente dürfen wir sonach unbedenklich noch Zellen nennen, auf die gelben Dotterkugeln dagegen, obwohl sie in nächster genetischer Beziehung zu den weissen stehen, passt die Bezeichnung von Zellen nicht mehr, weil sie mit ihrem Kern auch die Haupteigenschaft einer lebenden Zelle, die Entwicklungsfähigkeit verloren haben.

Die stärkere Lichtbrechung der Kerne der weissen Dotterzellen scheint mit einem relativ grossen Gehalt an festen Bestandtheilen, vielleicht auch mit ihrem Protogongehalt zusammenzuhängen¹⁾, anderntheils kommt aber in Betracht, dass der übrige Inhalt der Zelle schwach lichtbrechend und vollständig klar ist, ein Verhältniss, das wir sonst bei Zellen nur ausnahmsweise treffen. Die Zellen des weissen Dotters sind im Allgemeinen, wenn man von den vorhandenen Kernen absieht, wasserklar, nur die grösseren vielkernigen Formen können neben den Kernen noch feine Körner eingelagert enthalten. Ihre Membran ist einestheils an der doppelten Contour erkennbar, anderntheils aber wird sie auch bewiesen durch das Verhalten ihres Inhalts. Dieser nämlich ist sehr leicht flüssig, Strömungen in der die Zelle umgebenden Flüssigkeit genügen, um auch den Inhalt der Blasen in Bewegung zu setzen. Dabei beobachtet man, dass, wenn ein Strom gegen eine grössere Dotterkugel anprallt und an ihr sich theilt, die Kerne und allfälligen Körner unter der Oberfläche eine mit dem Strome gleichsinnige Bewegung zeigen, während in der Mitte der Kugel ein Rückstrom stattfindet. Die Lebhaftigkeit dieser wirbelförmigen Bewegung wächst und fällt mit der Geschwindigkeit des anprallenden Stromes.

Durch Alkohol, chroms. Kali und andere die Albuminate zur Gerinnung bringende Substanzen werden auch die weissen Dotterkugeln etwas getrübt, indess bildet sich keineswegs ein compactes Gerinnsel, sondern ein feines Gerüst von körnigen Fäden.

Die Grösse und der Kerongehalt der weissen Dotterkugeln variiert, wie schon oben bemerkt, in

¹⁾ Der Protogongehalt der weissen Dotterkerne geht aus ihrem Verhalten gegen concentrirte Schwefelsäure hervor, sie färben sich durch dies Reagens intensiv orange, später carminroth. Auch die gelben Dotterkugeln werden, obwohl schwächer, durch Schwefelsäure roth gefärbt. Die Kugeln lösen sich dabei und es bilden sich eigenthümliche Myelin-ähnliche Flüssigkeitsfäden.

ziemlich breiten Gränzen. Als Hauptformen können wir aufstellen 1) die einkernigen kleineren von $4-8\ \mu$ (taf. I. fig. 3 a), 2) die grösseren einkernigen Formen wie sie taf. II. fig. VII a aus dem Eierstocks-Ei dargestellt sind, und 3) die grossen vielkernigen Formen (taf. I 3, b u. c und taf. II. VII b u. c). Bei letztern können wieder die grösseren Kerne prävaliren, oder es kann eine Unzahl von kleineren bis zu $1\ \mu$ und darunter (aber immer noch mit deutlichen Kernkörpern) auftreten. Diese verschiedenen Formen kommen zwar zum Theil untermischt vor, indess findet man doch, dass je nach den Localitäten die eine oder andere Form das Uebergewicht hat. So sind der Keimwall und der Boden der Keimhöhle vorwiegend der Sitz der kleineren einkernigen oder der grösseren kleinkernigen Formen, während die einfach oder mehrfach grosskernigen Formen mehr in der Dotterrinde und im Dottercentrum auftreten. Ein eigenthümliches Verhalten, von dem unten die Rede sein wird, zeigt der weisse Substanzsaum, der die Keimscheibe unmittelbar umgiebt.

Wir gelangen nun zur Keimscheibe und ihrer nächsten Umgebung. Die eigentliche Keimscheibe, eine dünne, kreisrunde Platte, von einer gewissen Festigkeit, liegt, wie dies bereits oben gezeigt wurde, dicht unter der Dotterhaut und ruht mit ihrem Rand auf dem weissen Dotter auf, während der mittlere Theil frei über der Keimhöhle ausgespannt ist. Umschneidet man die Keimscheibe und hebt sie sorgfältig mittelst eines Deckglases ab, so folgt nicht nur sie selbst, sondern auch die anhaftende weisse und häufig auch noch ein Theil der gelben Dottermasse dem Zug, es löst sich ein ganzer Substanzkegel aus dem Ei, der in seinem Innern die Keimhöhle umschliesst. Lässt man ihn erhitzen und bereitet senkrechte Durchschnitte, so erhält man Bilder wie sie fig. 1 taf. I wiedergibt, an denen sich leicht eine Gesamtübersicht von der Umgebung der Keimhöhle gewinnen lässt. Man sieht den c. $200\ \mu$ dicken Keimwall, d. h. jene weisse Substanzschicht, auf welcher der Keimscheibenrand aufruht, ferner den Uebergang des Keimwalls in den, gleichfalls weissen Boden der Keimhöhle, den von dessen Centrum abgehenden centralen Fortsatz und die gelbe Masse, welche seitlich von jenem Fortsatz unter der dünnen weissen Bodenplatte zum Vorschein kommt.

Spült man die, mit ihren Anhängseln vom frischen Ei abgehobene Keimscheibe sorgfältig mit Jodserum ab, so kann man es durch einen passend geleiteten Flüssigkeitsstrahl leicht dazu bringen, dass die anhaftende gelbe Substanz mit sammt dem Boden der Keimhöhle vom Uebrigen sich trennt. Es bleibt die eigentliche Keimscheibe mit dem anhaftenden Keimwall zurück, die nun, von der unteren Seite gesehen ein ähnliches Bild gewährt, wie zuvor am uneröffneten Ei von oben, nämlich ein durchscheinendes Mittelfeld mit umgebendem weissen Rande. Führt man fort, einen schwachen Flüssigkeitsstrahl über die Scheibe zu leiten, oder präparirt man diese unter Flüssigkeit sorgfältig mit Nadeln, so gelingt es oftmals den Keimwall in toto von der eigentlichen Keimscheibe zu trennen. Er stellt sich dann als ein sehr weicher Substanzring dar, der nach Aussen wie nach Innen blos von wolkigen Contouren umgränzt ist. Es ist die unscharfe Umgränzung auch leicht verständlich, da der Keimwall nach Innen vom Boden der Keimhöhle, nach Aussen von der weissen Dotterrinde musste abgerissen werden, um isolirt sich darzustellen. Nicht immer gelingt die Abhebung des Keimwalls in toto, zuweilen ist die ihn bildende weisse Substanz so wenig cohärent, dass sie schon beim Anstechen der Dotterhaut in's Fliessen kommt und bei den nachfolgenden Operationen des Abspülens ihren Zusammenhang verliert. Ist einmal auf eine oder die andere Weise die Keimscheibe vom anhaftenden Keimwall befreit, so besitzt sie in ihrem peripheren Theil ziemlich dieselbe Durchscheinbarkeit wie im centralen (unbedeutende Unterschiede, die vorkommen, werden wir unten besprechen).

Der Keimwall ist in seinem innern Theil im Allgemeinen dicker, als im äussern, daher bei der

Betrachtung des unverletzten Eierdotters der innere Abschnitt der Zona opaca vor dem äusseren durch intensivere weisse Färbung und grössere Undurchsichtigkeit sich auszeichnet.

Im ganzen Keimwall, besonders aber in dessen äusserem Ring finden sich kleine kreisrunde, durchsichtige Flecken von 50 bis 150 μ Dm. Es sind dies mit Flüssigkeit gefüllte Lücken im weissen Dotter, welche bald dicht unter der Keimscheibe liegen, bald von dieser durch eine dünne Substanzlage getrennt bleiben. Wir können sie als Dottervacuolen bezeichnen. Am unbebrüteten Ei hat ihrer noch Niemand gedacht, obwohl sie hier constant vorkommen und für die Loupenbetrachtung meistens sehr prägnant hervortreten. Dagegen beschreibt Pander diese Bildungen als nicht selten auftretende Folge der ersten Bebrütung.¹⁾

Die Dottervacuolen sind nicht auf den Keimwall beschränkt, sondern sie treten auch im Boden der Keimböhle (vergl. taf. I fig. 1), sowie in der Umgebung der Keimscheibe auf. In der unmittelbaren Nachbarschaft der letzteren sind sie meist so dicht gelagert, dass die weisse Substanz bis auf schmale Zwischenbrücken verdrängt wird. Für die Betrachtung mit blosem Auge oder mit der Loupe äussert sich dies Verhältniss durch das Auftreten eines durchscheinenden gelben Ringes um die weisse Keimscheibe herum.²⁾ Der Ring seinerseits stösst nach Aussen wieder an eine undurchsichtigere weisse Substanzlage (fig. 2). Nicht selten kann man am frischen Ei mehrere solche concentrische Zonen verfolgen mit einer von Innen nach Aussen abnehmenden Deutlichkeit. Die weisse Substanz ist in dem an die Keimscheibe unmittelbar austossenden Saume eigenthümlich modificirt. Gegen die Vacuolen durch scharfe Contouren abgegränzt, zeigt sie innerhalb der schmalen Brücken, die zwischen den Vacuolen liegen, keine Scheidung in einzelnen Zellen mehr, sondern sie besteht hier aus einer Anhäufung sehr kleiner Körner, von denen wenigstens die grössern in ihrem Innern noch Kernkörper zeigen, die wir uns also durch den ungemein weit gehenden Zerfall der Kerne entstanden zu denken haben.

Inwiefern Vacuolen auch im weissen Centrum der Dotterkugel auftreten, vermag ich augenblicklich nicht anzugeben, die reichliche Anhäufung von weisser Substanz einerseits, sowie das Vorhandensein einer centralen Flüssigkeit im gekochten Ei andererseits, lassen mich vermuthen, dass sie allda ziemlich entwickelt sein mögen.

Die Umgränzung der Dottervacuolen geschieht durch eine scharf contourirte, zuweilen selbst in Falten sich legende Membran. Auch die Keimböhle, welche ihrem Wesen nach mit den Vacuolen in eine Reihe gestellt werden muss, zeigt sich zuweilen von einer scharfen membranähnlichen Contour umsäumt.

Die Elemente, aus welchen die Keimscheibe sich aufbaut, sind seit v. Baer und seit Schwann bereits vielfach beschrieben worden. Letzterer, obwohl er nicht im Stande war mit Sicherheit eine Membran an ihnen nachzuweisen, bezeichnete sie als Zellen wegen ihrer Umbildung zu den spätern, deutlich membranhaltigen Bildungen der bebrüteten Keimhaut.³⁾ Beim gegenwärtigen Stand der Zellenlehre fällt jegliches Bedenken gegen die Bezeichnung jener Körper als Zellen dahin. Es besitzen die Zellen der Keimscheibe entschieden keine selbstständigen Membranen, sie bestehen aus einer sehr zähschleimigen Grundsubstanz mit zahlreich eingelagerten, stark lichtbrechenden Körnern von $\frac{1}{2}$ bis 1 μ Dm. (fig. 4.) den sog. Dotterkörnern. Letztere betheiligen sich, wie wir später sehen werden, schon an der Bil-

¹⁾ Pander, Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Hühnchens p. 6. „Nicht selten kommen am Rand der Keimhaut einige regelmässige runde Bläschen oder Löcherchen vor, welche, indem jene sich vergrössert, bald nach aussen geschoben werden.“ Weniger deutlich erscheint die auf Pander Bezug nehmende Stelle bei Remak § 3.

²⁾ Diese durchscheinende Zone hat schon C. Fr. Wolff beobachtet und abgebildet. I. c. II fig. 1 d.

³⁾ Schwann I. c. p. 63.

dung des primitiven Eierstocks-Eies und sie gehen beim Ablauf der Dotterspaltung in die successiven Spaltungsproducte über. In Aether und Alkohol sind dieselben unlöslich, desgleichen in verdünnten Säuren und Alkalien, sowie in Salzlösungen; durch Jod färben sie sich intensiv gelb, durch concentrirte Schwefelsäure carminroth.

Jede Keimscheibenzelle enthält einen centralen hellen Fleck, dessen Grenzen durch die Ueberlagerung mit den undurchsichtigen Dotterkörnern verwischt sind. Dass dieser Fleck von einem Zellkern herrühre, lässt sich auf verschiedene Weisen zeigen. Goldchlorid färbt ihn und bringt ihn zum Schrumpfen. Salzsäure $\frac{1}{1000}$ löst den umgebenden Zellkörper mit Ausnahme der Dotterkörner, der Kern quillt dabei auf und seine Grenzen treten scharf hervor; ebenso zeigen sich seine Grenzen deutlich bei Anwendung von Kalilösung 40 %. — Die Regel ist, dass sich in jeder Zelle nur ein heller Kern findet, nach den Beobachtungen Remak's sollen sich zuweilen deren zwei finden. Mehrkernige Zellen, wie im weissen Dotter kommen wohl nie vor.

Die Elemente, welche die Keimscheibe zusammensetzen, werden von verschiedenen Forschern in wesentlich derselben Weise beschrieben, dagegen herrscht weit geringere Uebereinstimmung in den Schilderungen ihrer Anordnung.

Pander¹⁾ betrachtet die Keimhaut vor der Bebrütung als eine einfache Schicht zusammenhängender Körner, und lässt erst etwa zur 12. Bebrütungsstunde deren Spaltung in 2 Lagen erfolgen. Aehnlich fasst auch v. Baer die Sache auf²⁾, da er die Sonderung in zwei Blätter als erste Folge der Bebrütung schildert, während Reichert die eigenthümliche Behauptung aufstellt: es liegen die Kugeln ohne alle Ordnung neben einander, platten sich nur höchst selten gegenseitig durch Druck ab und es könne daher von einer Haut oder Membran nicht die Rede sein³⁾. Remak⁴⁾ zuerst, und nach ihm Kölliker lassen die Keimscheibe von Anfang an aus zwei Blättern bestehen, von denen das untere aus grösseren, das obere aus kleineren Kugeln sich zusammensetzt.

Meine eigenen, auf diesen Punkt gerichteten Beobachtungen haben mich zu folgendem Ergebniss geführt. Eine dicht gedrängte, mehrfache Schicht kleinerer, durch gegenseitigen Druck polyedrisch sich abplattender Zellen bildet eine völlig ununterbrochene Platte von 20—35 μ Dicke, das obere Keimblatt. Die Zellen, welche die Platte zusammensetzen, messen 7—15 μ im Durchmesser, die des centralen Theiles sind kleiner als diejenigen der Peripherie und mehrfach geschichtet. Die Platte selbst besitzt ihre grösste Dicke im Centrum und verdünnt sich etwas gegen die Peripherie hin.⁵⁾

Ein zusammenhängendes unteres Keimblatt ist in der Regel vor der Bebrütung nicht vorhanden, dagegen finden sich statt seiner, zahlreiche, von der unteren Fläche des oberen Blattes abgehende Stränge und zapfenförmige Fortsätze, welche netzförmig unter einander verbunden sind (taf. I. fig. 1, 5, 6). Diese Anhängsel des obren Keimblattes bezeichnen wir als subgerminale Fortsätze. Sie bestehen aus grösseren, körnerreichen Zellen von meistens 12—15 μ Dm., die bald in einfachen bald in mehrfachen Reihen zusammengeordnet sind. Zuweilen finden sich auch Kugeln bis zu 20 ja bis zu 30 und 35 μ Dm. Vielfach heben sich die subgerminalen Fortsätze brückenartig von der unteren Fläche des obren Keimblattes ab und umschliessen ein Lückennetz, das nach unten frei mit der Keimhöhle communicirt. Es ergibt sich daraus, dass die, demselben Fortsatz angehörigen Zellen in verschiedenen Ebenen

¹⁾ Pander l. c. p. 5.

²⁾ v. Baer l. c. I. 9.

³⁾ Reichert l. c. 88.

⁴⁾ Remak l. c. 2.

⁵⁾ Der Dickenunterschied ist zur Zeit noch unbedeutend, in einem Fall mass ich im Centrum 25 μ , am Rand 20 μ , in einem andern Fall im Centrum 35 μ , am Rand 25 μ u. s. w.

liegen können. Die am tiefsten gegen die Keimhöhle vorragenden pflegen meistens auch die grössten zu sein.

Die subgerminalen Fortsätze sind nicht auf die Area pellucida allein beschränkt, sondern sie finden sich in ganz analoger Ausbildung auch im Bereich der Area opaca, wo sie in das weisse Keimwallgewebe vordringen. Spült man den Keimwall weg, so treten jene Fortsätze an der Flächenansicht gleich deutlich hervor, wie im Centrum, ebenso kann man sie jederzeit am senkrechten Durchschnitte beobachten (taf. I. fig. 1). Es können dieselben vom Rande des Keimwalles aus gegen den Boden der Keimhöhle vordringen und diesen mehr oder weniger weit überziehen. Zellen, welche als Abkömmlinge subgerminaler Fortsätze zu betrachten sind, finden sich zuweilen auch vereinzelt am Boden der Keimhöhle neben grösseren Kugeln des weissen Dotters. Von diesen unterscheiden sie sich vor Allem durch den Membranamangel und durch das Vorhandensein des hellen Kernes. Die Dotterkörner bilden kein Unterscheidungsmerkmal, weil sie von den kleinsten Kernen weisser Dotterzellen nicht wesentlich verschieden sind.¹⁾

Das Vorhandensein der subgerminalen Fortsätze äussert sich für die makroskopische Betrachtung der Keimscheibe in einer weisslichen, netzförmigen Zeichnung, welche oft sehr deutlich hervortritt. Sind die grossen Kugeln stärker entwickelt, so gewinnt die Area pellucida das Ansehen, als ob sie mit Mehlkörnern bestäubt wäre. Nicht immer wird man indess dies Bild finden, oft wird es verdeckt durch den Pander'schen Kern, oder es fehlt aus andern gleich zu betrachtenden Gründen.

Nichts ist überhaupt schwankender, als das äussere Ansehen der Cicatricula²⁾ und, wenn man sich die Mühe nimmt, zu verschiedenen Zeiten eine grössere Zahl völlig frischer Eier darauf zu untersuchen, so wird man kaum je zwei übereinstimmend finden. Das Verhältniss ist deshalb wichtig, weil die Differenzen im äussern Ansehen mit Unterschieden der innern Organisation zusammenfallen, und so wollen wir hier beides im Zusammenhang besprechen.

Der Durchmesser der Keimscheibe bleibt sich bei verschiedenen Eiern ziemlich constant, er beträgt, wie oben angegeben wurde, meist $3\frac{1}{2}$ mm., selten steigt er bis 4 oder $4\frac{1}{2}$ mm. Normale kleinere Keimscheiben sind mir nie begegnet. Der Rand der Scheibe ist stets durch eine scharfe Contourlinie markirt, die mit der Loupe selbst da aufgefunden wird, wo wegen sehr reichlicher Entwicklung der Vaenolen, oder wegen geringer Dicke des Keimwalles der Rand der Cicatricula bedeutende Durchsichtigkeit besitzt. Veränderlich erweist sich die Breite und Abgrenzung der Zona opaca. Bald ist sie auf einen schmalen Ring von kaum $\frac{1}{3}$ mm. Dm. reducirt, der eine weite Area pellucida umschliesst, bald erreicht ihr Durchmesser $\frac{1}{2}$, $\frac{2}{3}$ ja selbst 1 mm. und dem entsprechend ist auch der durchsichtige Fruehthof verkleinert. Zuweilen ist ihr innerer Rand scharf abgeschnitten und von intensiverer Färbung als der Rest, in andern Fällen zeigt er sich wolkig verschwommen, oder buchtig erodirt; ja es können zuweilen flockenartige, bewegliche Anhängsel bis weit in die Keimhöhle vorspringen. Eine scharfe Abgränzung fällt zusammen mit dem Vorhandensein circulärer subgerminaler Fortsätze, welche auf den Boden der Keimhöhle übergehen (fig. 1), während die wolkige Abgränzung da sich findet, wo der Keimhöhlenrand als einfacher Riss in die weisse Substanz sich darstellt, und wo letztere mit zugeschärftem Rand noch den Saum der Area pellucida überschreitet (fig. 6).

Ebenso wie die innere varirt auch die äussere Umgränzung der Area opaca. Oftmals markirt sich dieselbe als scharfer weisser Rand von einer intensiveren Färbung, als die nach Innen folgende Zone, andere Male dagegen wird die Gränze dadurch wenig in die Augen springend, dass der Rand der Cicatricula sehr durchsichtig, beinahe ebenso durchsichtig, wie die darauf folgende Aussenzone ist, oder dadurch, dass ein dichteres Netzwerk weisser Substanz vom Rand ausgehend in die Umgebung ausstrahlt, um hier allmählig in der übrigen weissen Rinde sich zu verlieren. Als Regel erweist sich übrigens durch-

¹⁾ Remak l. c. § 3 schildert bereits beiden Formen von Kugeln.

²⁾ Nach dem Vorgang v. Baer's (l. c. II, 21) wende ich die Bezeichnung Cicatricula oder Hahnentritt für die gesammte Ansicht des weissen Fleckes an, ohne weitere Bestimmung der Theile, die die Ansicht erzeugen. Die Cicatricula umfasst also die Ansicht der Keimscheibe, des Keimwalles und des Bodens der Keimhöhle.

weg grössere Durchsichtigkeit des Randes der Area opaca gegenüber von ihrer Innenzone, es hängt dies einestheils von der geringeren Dicke der weissen Substanzschicht überhaupt, zum Theil von der gedrängten Anordnung der Vacuolen ab. Die Vacuolen selbst, obwohl sie kaum je zu fehlen scheinen, treten mit sehr verschiedener Deutlichkeit hervor. Zuweilen schon für das blose Auge bemerkbar, sind sie in anderen Fällen der äussern Betrachtung ganz entzogen und treten blos auf dem mikroskopischen Durchschnitt zu Tage. Neben ihrer Grösse wird natürlich auch die Menge von weisser Substanz in die sie eingebettet sind, auf ihrer Wahrnehmbarkeit Einfluss haben.

Wechselnd erweist sich besonders das Ansehen der Area pellucida. Die Schwankungen sind theils durch das Verhalten der Keimscheibe selbst, theils durch dasjenige der unterliegenden weissen Substanz bedingt. In den meisten Fällen zeigt sich im Centrum der Area pellucida ein mehr oder weniger intensiv weisser Fleck, der Pander'sche Kern des Hahnentritts¹⁾. Dieser Fleck ist bedingt, durch die Ansicht jener weissen Substanzmasse, welche den Anfang des centralen Fortsatzes bildet. Während im peripherischen Theil der Keimhöhle die, den Boden bedeckende weisse Substanzlage dünn ist und die gelbe Unterlage durchschimmern lässt, sehen wir im Centrum die Basis einer längeren, aus derselben Substanz gebildeten Säule, die zudem meist noch etwas gegen die Keimhöhle vorspringt. Je nachdem die Keimhöhle mehr oder weniger tief, und je nachdem der Uebergangseonus zwischen centralem Fortsatz und Bodensubstanz mehr oder weniger steil ist, wird auch der centrale Kernfleck mehr oder minder scharf umschrieben hervortreten. Die Probe, dass der Kernfleck der Ausdruck des genannten Verhältnisses sei, ergibt sich durch die Isolation der Keimscheibe. Die isolirte Keimscheibe wird im Bereich der ganzen Area pellucida durchscheinend, während der weisse Kern der abgelösten Bodenplatte folgt.

In zweiter Linie muss der Durchsichtigkeitsgrad der Keimscheibe das äussere Ansehn der Cicatricula beeinflussen. Je entwickelter die subgerminalen Fortsätze, um so undurchsichtiger wird die Keimscheibe und um so mehr schwindet die Ansicht des Pander'schen Kernes. — Oft findet man schon am unbebrüteten Ei, dass die subgerminalen Fortsätze in der hinteren Hälfte der Area pellucida dichter stehen, oder dass sie selbst eine zusammenhängende Platte bilden. Dies führt zur Bildung einer Trübung, deren eigentlicher Character durch die blos äusserliche Betrachtung der Cicatricula kaum zu enthüllen ist.

Die ungleiche Entwicklung der Keimscheibe und ihrer subgerminalen Fortsätze hängt auf das innigste zusammen mit der Ungleichheit ihrer Ausbildung im Beginn der Bebrütung. Es ist eine bekannte Erfahrung Aller, die sich mit Brütversuchen befasst haben, dass die Entwicklung der bebrüteten Eier mit sehr ungleicher Geschwindigkeit vor sich geht, daher es wenigstens in den früheren Perioden unmöglich ist, ein bestimmtes Stadium der Entwicklung auf die Bebrütungszeit zu beziehn. Wir werden unten auf diese Thatsache zurück kommen und untersuchen, in wie weit sie von äusseren Bedingungen, vor Allem von der Bebrütungstemperatur sich abhängig erweist, hier aber müssen wir schon eines Verhältnisses gedenken, das nicht minder als äussere Verhältnisse die Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflusst, es ist dies die Anfangsentwicklung des zu bebrütenden Eies.

¹⁾ Die Eigenschaften, welche Pander seinem Kern ertheilt, passen nicht genau auf dasselbe Object. In der Beschreibung der abgelösten Cicatricula nennt er den Kern ein Klümpchen, welches der Keimhaut innig anhafte, so dass jene beim Ablösen leicht zerrissen werde. Hier meint er also unzweifelhaft die gesammte weisse Substanz, welche den Boden der Keimhöhle bildet und so hat ihn auch v. Baer verstanden. In fig. 1 der Tafeln wird aber als Kern ein im Centrum der Area pellucida liegender Fleck gezeichnet, welcher natürlich blos dem Centrum des Bodens der Keimhöhle entsprechen kann. Letztere Deutung giebt Remak dem Kern; ich habe der Bequemlichkeit halber den Namen des Pander'schen Kernes in dieser beschränktern Bedeutung beibehalten. Pander hat die Keimhöhle nicht gekannt und dies musste in die Darstellung der Theile, welche diese umgeben, einige Verwirrung bringen.

Nachdem das Ei vom Eierstocke sich gelöst, und im obersten Theil des Eileiters die Befruchtung erfahren hat, beginnt in ihm sofort die Reihenfolge jener Vorgänge, als deren weiteres Glied die Anlage des Embryonalkörpers selbst betrachtet werden muss. Diese Vorgänge schreiten voran, so lange die äusseren Bedingungen es erlauben, d. h. so lange das Ei im Mutterleib sich befindet, sie erleiden aber eine plötzliche Unterbrechung durch den Uebergang in ein niedriger temperirtes Medium, den das Ei beim Legen erfährt. Der Nullpunkt der Entwicklung fällt also für das Ei nicht in den Moment, da wir dasselbe in den Brütöfen legen, sondern er liegt um jenen Zeitraum weiter rückwärts, der verfliesst zwischen der Befruchtung und dem Legen des Eies. Dieser Zeitraum ist sicherlich individuellen Schwankungen unterworfen, die sich auf mehrere Stunden belaufen mögen, und so erscheint es ganz verständlich, wenn von 2, von verschiedenen Hühnern gleichzeitig gelegten Eiern, das eine in der Entwicklung der subgerminalen Fortsätze weiter fortgeschritten ist als das andere. Nach den Bestimmungen Coste's¹⁾, dauert der Durchgang des Eies durch den Eileiter 4—6 Stunden, der Aufenthalt im Fruchthalter etwa 24 Stunden. Eine Verlängerung dieser Zeit um wenige Stunden muss schon ganz merkliche Unterschiede der Entwicklung bedingen. Wie wir später sehen werden, so sind die subgerminalen Fortsätze die Vorgebilde des untern Keimblattes. Die Vereinigung derselben zu einer mehr oder minder zusammenhängenden Platte muss daher, gegenüber ihrem isolirten Auftreten als ein weiter fortgeschrittenes Entwicklungsstadium angesehen werden. Am auffallendsten war es mir zu finden, dass unter den letzten im Herbst gelegten Eiern sich solche fanden, die bereits ein vollständiges, vom oberen im Zusammenhang ablösbares unteres Keimblatt besaßen. Ich hatte das Gegentheil erwartet, denn diese späten Eier unterschieden sich vor den Sommer-Eiern gerade dadurch, dass sie bei gleicher Bebrütungstemperatur ungemein viel langsamer fortschritten. Der Grund der weitergehenden Entwicklung liegt aber, wie mir scheint, eben darin, dass die Eier am Ende der Legesaison in grössern Intervallen sich folgen, was eines theils zwar auf langsame Ablösung vom Eierstock, andernteils aber auch auf langsames Durchlaufen der Leitungsbahnen hinweist.

Die Zeit, welche ein Ei im Eileiter zubringt ist nun aber nicht das einzige Moment, welcher für die Ausbildung der Keimscheibe entscheidend ist, es kommen noch andere Verhältnisse in Betracht, die zum Theil schwerer zu durchschauen sind, als jenes. Ich will nur 2 namhaft machen, deren Einfluss man kaum bestreiten wird, 1) das Alter des befruchtenden Samens und 2) die Ausstattung, die das Ei Seitens der Mutter erhält.

Nach den Bestimmungen Coste's erstreckt sich der Einfluss einer Begattung beim Huhne auf die 5—6 Eier, welche während der folgenden 11—17 Tage gelegt werden.²⁾ Harvey dehnt diesen Einfluss sogar auf 20 Eier aus.³⁾ Bei Untersuchungen über den Bau der Keimscheibe des unbefruchteten Eies bin ich zu Resultaten gelangt, die mit denen von Coste übereinstimmen. Von Hühnern, welche vom Hahn getrennt waren, erhielt ich noch bis zum 8. Tage Eier mit einer völlig normal gebauten Keimscheibe. — Dürfen wir annehmen, dass alle diese Eier gleichzeitig im Eierstock schon befruchtet worden sind? Coste vermuthet es, aber, wie ich glaube, mit Unrecht. Würden befruchtete Eier wirklich noch 14 Tage und darüber im mütterlichen Organismus verweilen, so ist durchaus nicht einzusehen, wesshalb sie nicht in dieser Zeit sich weiter entwickeln, und als halbbebrütete zur Welt gebracht werden sollten. Gewiss viel näher liegt es anzunehmen, dass der Same des Hahnes, so lange er in dem Eileiter verharret,

¹⁾ Coste, Histoire du developpement I. p. 257. u. f.

²⁾ Coste, l. c. II 91. u. f.

³⁾ Harvey, Exercitationes de Generatione, cp. 39.

seine Vitalität beibehält, und successive die in den oberen Theil des Eileiters tretenden Eier befruchtet. Wir mögen nun aber die conservirenden Eigenschaften des Behälters noch so hoch anschlagen, so werden wir doch unmöglich annehmen können, dass der Samen, der 14 Tage lang im Eileiter verweilt hat, genau die Eigenschaften des frisch eingetretenen besitzt. Der Eine wird auf das Ei etwas anders einwirken als der Andere, und dadurch kann wiederum der Grund zu individuellen Entwicklungsverschiedenheiten gelegt werden. Die Henne, welche permanent mit dem Hahn lebt, wird Samen verschiedener Empfängnisse neben einander in ihrem Eileiter bergen, und es wird vielleicht von Zufälligkeiten abhängen, ob die Befruchtung jeweilen durch ältere oder durch frischere Elemente ausgeführt wird.

Ein anderes, für die individuelle Entwicklungsfähigkeit des Eies äusserst wichtiges Moment liegt in der Ausstattung, die das Ei Seitens der Mutter erhält. Dass in dieser Hinsicht erhebliche Unterschiede vorkommen können, das zeigt die mikroskopische Untersuchung verschiedener Keimscheiben. Bei den einen finden wir die Zellen von Dotterkörnern reichlich vollgepfropft, bei den andern sind diese nur sparsam vorhanden. Auffallend war mir bei meinen Untersuchungen des Jahres 1866 der Unterschied, welcher zwischen den Eiern des Herbstes (Ende September und erste Hälfte Oktober) und denen des Hochsommers vorhanden war. Letztere, sehr reich an Dotterkörnern, entwickelten sich ungemein rasch, während erstere, durch langsame Entwicklung sich auszeichnend, auch eine ungemein kargliche Ausstattung der Zellen mit körnigem Inhalt zeigten. Dabei war ihr oberes Keimblatt sehr dünn. Die langsame Entwicklung dieser Herbst Eier war um so auffallender, als dieselben fast durchweg schon im unbebrüteten Zustand ein unteres Keimblatt besaßen. Allerdings war dieses ungemein zart und durch die leiseste Misshandlung zerstörbar.

Die Anhäufung von Dotterkörnern in der Keimscheibe führt, wie wir unten zeigen werden, nicht nothwendig auf Vorgänge im Eierstock zurück, sie kann auch im Eileiter erfolgen. Dasselbe Moment, welches vielleicht eine Verzögerung des Durchganges des Eies durch den Eileiter herbeiführt, bedingt auch eine verminderte Bildung von Dotterkörnern, und so kann das langsam wandernde Ei in einer Richtung vor dem rasch wandernden einen Vorsprung gewinnen, während es in anderer Beziehung hinter ihm zurückbleibt.

Bei der grossen Complication aller, bei der Eibildung concurrirenden Vorgänge wird es wohl noch eine Weile gehen, bis wir die Einflüsse der Jahreszeit, der Ernährung, des Alters u. s. w. werden klar durchschauen können. Einzelnes ist zwar einer rationellen Experimentation zugänglich, allein bei der bedeutenden Zahl von Variablen kann nur eine ungemein grosse Zahl planmässig angestellter Versuche zu einem sicheren Ziele führen.¹⁾

Von den Eiern, die in Folge langen Liegens oder in Folge mangelnder Befruchtung nicht entwickelbar sind.

Es haben die Veränderungen, welche die Eier bei langem Liegen erfahren, insofern einiges Interesse, als sie zum Theil mit denjenigen übereinstimmen, die während der Bebrütung auftreten.

¹⁾ Von Interesse würde es z. B. sein, die Keimscheiben aller der Eier zu untersuchen, welche ein und dasselbe Huhn im Laufe eines Jahres legt. Ebenso würde der Einfluss des Befruchtungstermins auf die Entwicklungsfähigkeit, der Einfluss der Jahreszeit auf die Kräftigkeit der Generation und anderes mehr der Untersuchung zugänglich sein.

An einigen Eiern, die ich im Spätherbst untersuchte, und die durch ihren bedeutenden Luftraum das lange Liegen bekrundeten, traf ich folgenden Befund: bedeutende Dünnflüssigkeit des Eierweiss, dunklere Färbung des Dotters und Schlaffsein der Dotterhaut. Ferner fanden sich constant grössere und kleinere, durchscheinende Flecken unter der Dotterhaut, welche beim Anstechen eine opalisirende, gelbliche Lösung entleerten, einer Salzlösung gelben Dotters ähnlich. Diese Flüssigkeit stimmte auch darin mit einer solchen Lösung, dass die Kerne der weissen Zellen frei in ihr umherschwammen. Die gelben Dotterkugeln, soweit sie nicht gelöst waren, zeigten eine ähnliche Verarmung an körnigen Bestandtheilen, wie nach mehrtägiger Bebrütung; ihre Körner waren weit sparsamer und deren Anhäufung zum Theil durch grössere, körnerfreie Lücken unterbrochen.

Diese verschiedenen Veränderungen des Dotters finden ihre einfachste Ableitung unter der Annahme, dass von dem, durch Verdunstung wasserarm werdenden Eierweiss ein Theil der Salze in den Dotter überdiffundirt, und hier die fragliche Lösung der Körner der gelben, und der Hüllen der weissen Kugeln bewerkstelligt. Worauf die zunehmende Dünnflüssigkeit des Eierweiss zurückzuführen ist, vermag ich für den Augenblick nicht anzugeben.

Die Cicatrix älterer Eier ist häufig verkleinert, ein paar Mal fand ich ihren Durchmesser bis zu 1½ mm. heruntergegangen. Sie zeichnet sich auf den ersten Blick dadurch aus, dass der Gegensatz von Area pellucida und opaca fehlt und dass die Mitte im Gegentheil undurchsichtiger erscheint, als die Peripherie, welche letztere von zahlreichen Lücken durchbrochen zu sein pflegt. Sehr leicht hebt sich die kleine weisse Scheibe vom übrigen Dotter ab und zeigt sich alsdann in der Mitte beträchtlich verdickt. Senkrechte Durchschnitte ergeben, dass dieselbe aus einem, die frühere Keimhöhle erfüllenden, unregelmässigen Gerüstwerk grösserer Zellen besteht. Es findet also beim längern Liegen in niedriger Temperatur eine Art von Weiterentwicklung der Keimscheibe statt, die darin mit der normalen Entwicklung übereinstimmt, dass sie im Centrum am intensivsten erfolgt; allein das Product dieser Entwicklung ist ein verkrüppelter Substanzklumpen, aus welchem in der Folge nichts Weiteres mehr zu werden vermag.

An Eiern, welche unbefruchtet gelegt wurden, fand ich die Cicatrix meist etwas kleiner als normal, ausgezeichnet schon für die Loupenbetrachtung durch den mangelnden Gegensatz von Area pellucida und A. opaca, sowie durch das reichliche Durchsetzensein mit Vacuolen der verschiedensten Grösse. Auch bei diesen Eiern zeigt die abgehobene Scheibe ihre grössere Dicke im Centrum, und sie besteht aus feinkörniger Masse, welche in Folge der reichlich eingeschobenen Vacuolen die Anordnung eines Balkengerüsts erhalten hat.

Der Eierstock des jungen Huhnes.

Schon in der Säugethierklasse tritt der Grundplan des Eierstockbaues beim jungen, noch nicht geschlechtsreifen Thiere sehr viel schärfer hervor, als beim erwachsenen: dasselbe gilt in noch erhöhtem Maasse von den Vögeln. Beim legenden Huhn ist es ungemein schwer, dem, mit Eiern aller Grössen traubenartig besetzten Organ behufs der Formanalyse eine Seite abzugewinnen; beim jungen, noch nicht zum Legen gelangten Vogel dagegen ist nach Form und Organisation das Ovarium äusserst einfach angelegt, und es bieten sich hier die unmittelbarsten Vergleichspunkte mit demjenigen des Säugethieres.

Ich gebe zunächst die Schilderung vom Eierstock eines 3–4 Monate alten, noch geschlechtsun-

reifen, im Spätsommer getödteten Huhnes; an diese Schilderung anknüpfend, können wir dann die übrigen Entwicklungsstadien nach vorwärts verfolgen.

Beim jungen Säugethier bildet das Ovarialparenchym eine gebrochene Platte, welche mit ihren beiden Lippen, einer längern oberen und einer kürzern unteren, einen flachen, aus dem Mesovarium hervorgehenden fibrösen Kern, den Träger der zuführenden Blutgefässe umschliesst¹⁾. Ein durchaus ähnliches Grundverhältniss finden wir im Ovarium des jungen Huhnes oder der jungen Taube. Das linke Ovarium, über dem obern innern Theil der linken Niere und dicht neben den grossen Gefässstämmen des Unterleibs liegend, stellt sich dar als eine länglich vierseitige Platte, die durch ein sehr kurzes Mesovarium an der hintern Bauchwand befestigt ist. (taf. II, fig. 1.) Die Längsaxe des Organes steht vertikal. Wir unterscheiden an ihm 4 Ränder, von denen beim jungen Huhn besonders der innere und der obere zugeshärft sind, während der äussere und der untere mehr gerundet erscheinen. Diese Ränder sind sämmtlich frei (am wenigsten der untere, am meisten der obere), so dass das Verhältniss derselben zur Befestigungsstelle sich ähnlich, wie etwa bei der Zunge gestaltet. Die Oberfläche des Ovarium ist leicht höckerig, mit einigen theils tiefen, theils seichten, meist quer verlaufenden Einkerbungen versehen. Die vordere Oberfläche sowohl als die hintere, soweit diese frei ist, ist vom eigentlichen Parenchym bekleidet, welches in Form einer, an den 4 Rändern umgebogenen Platte die aus dem Mesovarium sich entwickelnde Lage grösserer Gefässe (das Hilusstroma) umgiebt.

Das Mesovarium geht nach Innen unmittelbar in die Adventitia der grossen Unterleibsgefässe über, nach Aussen umschliesst es einen gelbbraunlichen Körper von etwa 3—4 mm. Durchmesser, und von lockerem Gefüge. Es ist dies der Rest des Wolff'schen Körpers, oder wie wir ihn auch nennen können, das Parovarium.²⁾

Das Parovarium besteht aus gewundenen Zellensträngen von 50—70 μ Dm., die zum Theil offene Lumina, indess keine Membrana propria zeigen. Ein Theil der Stränge wird von blassen, noch deutlich kernhaltigen und mit reichlichem feinkörnigen Fett erfüllten Zellen gebildet, von 8—12 μ Dm. und von meist eckigen, oder kolbigen Formen; ein anderer Theil dagegen besteht aus rothbraun pigmentirten Zellen. Beiderlei Bildungen, obwohl von differentem Aussehen gehören zusammen; nicht nur stimmen die braunen Zellen mit den blassen in Form und Grösse überein, sondern es findet sich auch Continuität der beiden Arten von Strängen und selbst stellenweise Einschiebung kleiner rother Zellengruppen in blasser Stränge. Die in der Umgebung des Organs befindlichen Blutgefässe sind von dicken Muskellagen umgeben und sehr verengt. Zwischen den Kanälen treten als die fast einzigen Repräsentanten einer Zwischensubstanz grosse mit Blut gefüllte Venenräume auf.

An den pigmentirten Theil des Parovariums schliesst sich nach unten ein Abschnitt von blassröthlicher Färbung, der in der Regel die Gestalt einer, mit stecknadelkopfgrossen Höckerchen besetzten Leiste besitzt. In diesem blassen Abschnitt des Parovariums zeigen die Wolff'schen Kanäle noch durchweg ein offenes Lumen und sie sind in ein dichtes, aus glatten Muskelfasern gebildetes Gewebe eingebettet. Der Durchmesser dieser Kanäle beträgt 70—100 μ . Pigmentirung pflegt an den Zellen derselben keine aufzutreten, dagegen Fettsammlung in Form feiner Tröpfchen.

Was die spätere Metamorphose der Wolff'schen Körper betrifft, so kann sie, soweit ich sah, verschieden sich gestalten. Die Zellen in den Kanälen des muskulösen Theiles scheinen sich am wenigsten zu verändern. Aus einigen, bis jetzt allerdings fragmentarischen Beobachtungen muss ich indess die Möglichkeit entnehmen, dass sie vielleicht zeitweils Keimstätten neuer Eibildung sind.

Der pigmentirte Theil des Parovariums ist im Allgemeinen bei erwachsenen Thieren gefässärmer als bei jungen. Bei einigen, im Herbst getödteten, fehlten die Gefässe zwischen den Zellsträngen

¹⁾ Vergl. Meine Schilderung vom menschl. Fötusovarium in M. Schulze's Archiv I. 152, sowie die Abbildungen Schröns in Zeitschrift f. w. Zool. Bd. XII. taf. XXII. u. XXIV.

²⁾ Das Organ wird seinem obern Theil nach gewöhnlich als Nebenniere beschrieben. Lage und Bau sprechen für die oben angenommene Deutung; Hinsichtl. der Lage vergl. man die fig. 1 mit der fig. 2 taf. XI im I. Bd. von M. Schulze's Archiv.

ganz. Die Zellen zeigen in manchen Fällen noch dieselben Eigenschaften, wie sie oben geschildert wurden. In anderen Fällen jedoch beobachtete ich eine weitergehende Veränderung, eine Art von Verkäsung, bedeutendes Schrumpfen der Stränge, Auftreten von grossen Fetttropfen, von Gruppen kleiner prismatischer Krystalle, und von stark lichtbrechenden eckigen Kernen im Innern der Zellen, mit gleichzeitigem Abblassen des Pigmentes.

Es ist hier vielleicht der Ort, auch des rechten Ovariums zu gedenken, dessen Schicksale nicht ohne Interesse sind. In seiner ersten Anlage verhält es sich wie das linke, nur dass letzteres in der Grösse jenem bald vorauseilt. Mehr oder weniger ausgebildet, findet man, den Angaben von Emmert, R. Wagner u. Anderen zu Folge, das rechte Ovarium bei verschiedenen Raubvögeln, so wie zuweilen bei Papageyen. Bei der grossen Mehrzahl der Vögel verkümmert es aber bekanntlich sehr frühzeitig. Ich habe bei einigen Hühnern und Tauben auf dasselbe specieller geachtet und folgende Ergebnisse erhalten: bei einer jungen Taube bildete das Organ eine dünne 9 mm lange und 3 mm breite flache Zunge, deren vordere Fläche mit scharfen, etwas kerbigen Rändern in die hintere dem Hilus zugekehrte Seite überging. Das Gekröse enthielt nur sparsame und feine Gefässe. Das ganze Organ zeigte schon bei schwacher Vergrösserung eine feine weissliche Streifung, die im Allgemeinen vom Hilus gegen die Ränder ausstrahlte. Die Streifung rührte von dicht gedrängten Zügen glatter Muskelfasern her, aus denen das Organ ganz und gar bestand. Im innern Theil fanden sich Wollfische Kanäle in die Muskelnmassen eingebettet, in der äussersten Rinde Follikel von nur $20-30 \mu$ Dm., deren Eier deutliche helle Keimbläschen und sparsame Anhäufungen kleinerer Dotterkörner enthielten. Ähnliche Verhältnisse, wie die hier geschilderten, habe ich bei verschiedenen Hühnern wiedergefunden; in einem Fall jedoch bin ich bei einer erwachsenen und bereits Eier legenden Henne auf ein rechtes Ovarium von weitergehender Ausbildung gestossen. Dasselbe bildete nämlich ein unregelmässig lappiges Organ, dessen 2—3 grösste Lappen je Erbsengrösse besaßen. Diese grösseren Lappen waren durch Flüssigkeit (Lymphe) ausgedehnt und ihr äusseres Blatt enthielt zahlreiche Follikel der kleinsten Art. Im Innern der Lappen fanden sich etwas grössere Follikel bis zu 1 mm Dm. und selbst darüber. Auch dies Organ zeigte sich, abgesehen von den Follikeln, wesentlich aus glatten Muskeln gebildet, welche in Gestalt colossaler Gefässcheiden angeordnet waren.

Wie schon die bisher geschilderten Formverhältnisse grosse Uebereinstimmung zwischen jungem Vogel- und Säugethiereierstock ergeben haben, so bestätigt sich diese auch darin, dass beim Vogel, wie beim Säugethiere die mindest entwickelten Follikel dicht unter der Oberfläche liegen, während die weiter ausgebildeten dem Hilus zugekehrt sind (taf. II, fig. 2.). Dies Verhältniss erhält sich so lange, als die inneren Eier ein gewisses Maass des Wachstums nicht überschreiten. Sobald sie aber im weiteren Verlauf der Entwicklung grösser werden, drängen sie sich über die Oberfläche vor, indem sie die minder reifen Follikel bei Seite schieben. Wie man in der Wand des reifen Graaf'schen Säugethierfollikels solche mehr oder minder verkümmerte Formen constant nachweisen kann, so trifft man sie auch im Stiel und in der Theka des bereits sich abschnürenden Hühnereies. Sie liegen da gruppenweise beisammen und treten um so mehr in den Stiel zurück, je grösser das Ei. An Follikeln von 3 bis 5 mm. Durchmesser beobachtet man sie mit Leichtigkeit, wenn man von der Theka die äussersten Schichten sorgfältig ablöst und isolirt betrachtet.

Die Mächtigkeit des Ovarialparenchyms ist am bedeutendsten im Mitteltheil der vorderen Platte, am geringsten an den, dem Mesovarium zugekehrten Enden der umgeschlagenen Lippen. Dem entspricht auch eine ungleiche Entwicklung der Follikel, diese sind im Allgemeinen auf der Vorderseite weiter fortgeschritten, als auf der Rückseite.

Die Blutgefässe, die in den Hilus eindringen, erfahren im Bereich des, von weiten Lymphflüssen durchsetzten Hilusstromas ihre gröbere Theilung, dann treten sie zwischen die inneren Follikel, diese mit einem dichten Netzwerk ziemlich weiter Röhren unspinnend (die Röhren des Endnetzes messen zwischen $12-40 \mu$). Die innige Beziehung zwischen Gefäss- und Follikelentwicklung tritt sehr prägnant hervor, die subcortikale Zone erhält nur vereinzelte Gefässreiser, ihre unreifen Follikel liegen in einem derben zelligen Stroma eingebettet, das ihnen jedenfalls sehr mittelbaren Bezug von Ernährungs-

flüssigkeit gestattet. Das Stroma der tiefer gelegenen Parenchymzone zeigt dagegen ein weit lockeres Gefüge. Es besteht nämlich aus Blutgefässen, die je von dicken Adventitien longitudinal verlaufender Spindelzellen umkleidet sind. Die Spindeln tragen die Charaktere glatter Muskelzellen, später können sich diese Charaktere verwischen, und da es gleichwohl nöthig erscheint, die ganze, genetisch zusammengehörige Gewerbsformation mit einem gemeinsamen, indifferenten Namen zu bezeichnen, so will ich hierfür den Namen Spindelgewebe wählen. — Die spindelgewebigen Adventitien, indem sie den Verzweigungen der Gefässe folgen, gehen unter einander reichliche Verbindungen ein, und lassen dabei ein, von einer Endothelschicht ausgekleidetes Lückensystem zwischen sich frei, für den Abzug der Lymphe. Wesentlich dasselbe Verhältniss treffen wir in den, blätterartig ablösbaren, äusseren Schichten der Follikeltheke, sowie im Hilusstroma. — Ganz kolossale Erweiterung erfahren die intertrabekularen Lymphräume, wenn der Eierstock in die Periode seiner physiologischen Leistungsfähigkeit eintritt; ein Durchschnitt durch denselben gewährt alsdann die grösste Uebereinstimmung mit demjenigen des cavernösen Gewebes, nur dass es statt der Venen- die Lymphräume sind, welche die mächtige Entwicklung zeigen.

Die unreifen Randfollikel des jugendlichen Hühnereierstockes variiren in ihrem Durchmesser von 35–50 μ , sie enthalten je das Primordialei, bestehend aus dem Hauptdotter (Archilecith) und dem Keimbläschen.¹⁾ Ersterer ist umgeben von einer 5–10 μ dicken Lage von Granulosazellen. Nicht selten finden sich im gleichen Follikel 2 oder selbst 3 Eier, welche zwar scharf von einander abgegränzt und je mit besonderem Keimbläschen versehen, aber von gemeinsamer Granulosahülle umgeben sind. Die Keimbläschen messen in den kleinsten Follikeln 25–30 μ , sie zeigen schon eine dicke, doppelt contourirte Membran, einen feinkörnigen, in der Regel zu einem Klumpen zusammengeballten Inhalt, aber keinen Keimfleck.

Der Hauptdotter besteht aus einer gallertartig durchscheinenden Grundsubstanz, in welcher blasse und dunklere Körner eingebettet sind. Letztere, die eigentlichen Dotterkörner, in Aether und Alkohol, kalt angewendet, unlöslich, in kochendem Gemisch dagegen löslich und durch SO_3 sich orange und später carminroth färbend (Protagonreaction), umgeben zunächst das Keimbläschen, und breiten sich in abnehmender Menge gegen die Peripherie der Zelle aus. Ueberragt wird der körnige Dotter von einem schmalen, durchsichtigen Substanzsaum, der nach innen einer scharfen Abgränzung entbehrt, da sein innerster Theil gleichfalls noch feine Körner enthält. Es ist dies der Saum, der von Meckel v. Hemsbach, von Allen Thomson und neuestens von Gegenbaur besprochen worden ist. Wir können ihn als Zonoidschicht bezeichnen.²⁾

Die Umsäumung der Follikel nach Aussen von der Granulosa ist eine sehr scharfe, indess bin ich doch nie im Stande gewesen, eine Membran propria aufzufinden, sondern bei genauem Zusehen mit Hülfe

¹⁾ Die oben gewählte Bezeichnung eines Hauptdotters entspricht insofern dem Bildungsdotter der neueren Autoren, als sie den Körper der primordialen Eizelle umfasst, welcher später den Furchungsvorgang durchmacht. Die Bezeichnung Bildungsdotter besagt deshalb zu viel, weil das fragliche Gebilde nur einen Theil der Embryonalanlage liefert. Diejenigen Massen, welche im Eierstock dem Hauptdotter sich beigesellen, nenne ich Nebendotter oder Paralecith, es sind Produktionen der Granulosa, und zwar theils kernlose, theils kernhaltige Körper, gelber und weisser Dotter. Der gelbe Dotter ist reiner Nahrungsdotter, vom weissen dagegen kommt ein Theil als Nebenkeim beim Aufbau des Körpers direct zur Verwendung, der Rest hat gleichfalls die Bedeutung von Nahrungsdotter.

²⁾ Meckel l. c. p. 422 spricht von der fraglichen Schicht als von einer Zona, „welche oft eine geringe Consistenz und Dicke hat.“ Allen Thomson, der l. c. p. 77–78 deren Bildungsgeschichte sehr einlässlich schildert, sagt sehr zutreffend „it seemed rather like a portion of the albuminous basis of the yolk substance, nearly but not quite deprived of the granules, which are thickly deposited in the rest.“ Gegenbaur bespricht und zeichnet die Schicht anfänglich als äusserste Schicht des Dotterprotoplasma's, weiter hin lässt er aus ihr die Dottermembran hervorgehen. l. c. 514 u. f. u. p. 527.

stärkerer Vergrösserungen habe ich mich stets von dem Herantreten gedrängter spindelförmiger Stromazellen, bis dicht an die Follikelhöhle heran, überzeugt. Es besteht nämlich das Stroma in den äusseren Lagen des Eierstockes vorwiegend aus gekreuzten Zügen spindelförmiger, mit ovalem Kern versehener Zellen. Sparsam treten zwischen denselben Repräsentanten jener Bildung auf, die ich s. Z. im Säugethier-Eierstock unter dem Namen von Kornzellen, als Vorläufer der *M. folliculi interna* beschrieben habe. Es sind dies etwas grössere, rundliche oder ovale, körnerreiche Zellen, welche in kleinen Gruppen von 2 bis 3 oder in Längszügen, nirgends aber in grösseren Anhäufungen vorkommen ¹⁾.

Vom äussersten Rand des Ovarialparenchyms nach Innen vordringend, stossen wir auf Follikelformen, die in allen ihren Bestandtheilen an Durchmesser gewonnen haben, ohne dass die Complication des Baues eine entsprechend grössere geworden wäre. Wir können sie als Follikel II. Ordnung bezeichnen. Sie besitzen einen Durchmesser von 200—500 μ , ihre Keimbläschen sind bis zu 60—120 μ angewachsen, ihr Hauptdotter zu 150—350 μ , ihre Granulosa zu 20—30 μ . Letztere ist zwar, nach Aussen sowohl als nach Innen, scharf begrenzt, die einzelnen Zellen aber, aus denen sie sich zusammensetzt, und die in mehrfacher Lage sich überdecken, sind eckig, zum Theil in Spitzen ausgezogen. Der Kern von 5—6 μ Durchmesser füllt den Zellkörper grösstentheils aus, der ausserdem aus etwas körniger Substanz ohne umhüllende Membran besteht. Die dunkeln Körner des Hauptdotters zeigen bereits dieselbe schalenförmige Anordnung, die später noch weit auffälliger sich ausprägt. Sie sind in den Follikeln II. Ordnung weit zahlreicher, als in den Randfollikeln. Nach Aussen von ihnen liegt die Zonoidschicht, nach Innen das Keimbläschen nebst einer durchscheinenden feinkörnigen Masse.

Von diesen Formen ist nur ein kleiner, durch viele Uebergänge vermittelter Schritt zu den Follikeln III. Ordnung, (taf. II, fig. III). Diese nämlich unterscheiden sich von den oben beschriebenen durch das Auftreten eines Nebendotters um den Hauptdotter herum. Das Bild, welches die tiefer liegenden Follikel von $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ mm Dm. gewähren, ist im Allgemeinen folgendes: Der Hauptdotter hat sich im grösseren Theil des Follikelumfanges von der Wand zurückgezogen, und es wird der 50—200 μ Dm. breite Raum von durchsichtigen Körpern verschiedener Grösse (20—200 μ) eingenommen. Die Grundform dieser Körper ist die Kugel, grösstentheils aber haben sie durch gegenseitigen Druck an einander sich abgeflacht. Die grösseren Elemente können sich durch einen grossen Theil, oder selbst durch die ganze Breite des gegebenen Zwischenraumes erstrecken, die kleineren dagegen liegen gruppenweise zusammengedrängt, entweder in den Interstitien zwischen den grösseren, oder sie breiten sich in flacher Lage an der inneren, oder an der äusseren Abgränzungsfläche der ganzen Bildung aus. Wo die grösseren Elemente im Uebergewicht sind, da pflegen sie eine radiäre Anordnung ihrer Längsachsen zu zeigen. Es sind die geschilderten Gebilde nichts Anderes, als die Vorläufer der gelben Dotterkugeln und sie unterscheiden sich von diesen hauptsächlich durch den Mangel an jener dichten Körnermasse, von der die letzteren im reifen Zustand erfüllt zu sein pflegen. Wir können sie vorläufig als kerulose Nebendotterkugeln bezeichnen.

Besonders auffallend ist das Verhältniss jener Elemente zur Granulosa. In vielen Fällen liegt letztere, wie gewöhnlich, der Follikelwand unmittelbar an, und die blasse Paralecithmasse schiebt sich in den schaligen Zwischenraum zwischen ihr und dem Hauptdotter ein (fig. III. a). In anderen Fällen dagegen verhält sich's gerade umgekehrt. Die Granulosa haftet dem Hauptdotter an und die Paralecithkugeln finden sich zwischen ihr und der Follikelwand (fig. III. b), oder es ist dieselbe von letzterer nur

¹⁾ Dieser Gebilde erwähnt auch Klebs und will sie dem Lymphsystem zuweisen. Virchow's Archiv. XXVIII. 312.

stellenweise abgehoben, stellenweise haftet sie ihr an. Endlich kommt es vor, dass sowohl der Hauptdotter als die Follikelwand von einer zusammenhängenden Granulosa bekleidet sind, zwischen welche beiden Lagen der helle Nebendotter eingeschoben ist. Geht man auf die minder ausgebildeten Follikel zurück, die den Uebergang zu denen der II. Ordnung bilden, so trifft man ganz ähnliche Verschiedenheiten der Bilder, entweder einen schmalen halbmondförmigen Saum zwischen Granulosa und Hauptdotter, oder einzelne in letzteren eingedrückte Kugeln (fig. III. e), oder endlich Auftreten von solchen ausserhalb der Granulosa.

In allen Fällen also sehen wir, dass die Granulosa der nächste Ausgangspunkt für die Nebendotterkugeln ist, da diese nach Aussen von jener sowohl, als nach Innen, ja selbst in deren Dicke auftreten können. Die Granulosa ist nicht überall gleich dick, sondern stellenweise verbreitert, und an den verbreiterten Stellen ist ihre Contour uneben, mit kleinen spitz vortretenden Zellfortsätzen besetzt, und ihr Gefüge aufgelockert. In der Umgebung dieser aufgelockerten Stellen finden sich statt grösserer, blasser Elemente Gruppen von kleinen Nebendotterkugeln angehäuft, von denen die kleinsten aussehen, als ob sie tropfenartig aus der Granulosa hervorgequollen wären. Die Granulosa selbst enthält an solchen Stellen neben den gewöhnlichen granulirten und membranlosen Zellen solche, die scharf contourirt, mehr oder weniger stark aufgequollen und durchsichtig sind.

Wir begnügen uns zunächst hier mit dem allgemeinen Ergebniss, dass die beschriebenen Elemente des Nebendotters zu denen der Granulosa in naher Beziehung stehen, da wir die genauere Art dieser Beziehung unten nochmals einlässlich werden zu discutiren haben

Geschlechtsreifer Eierstock.

Kennt man einmal für den jugendlichen Vogel Eierstock den Bauplan, so ist es nicht zu schwer, diesen auch im Organ des geschlechtsreifen Thieres wiederzufinden. Die grössere Complication, die wir hier treffen, lässt sich auf 2 Momente zurückführen: 1) nämlich auf das Hervortreten der reifenden Follikel über die Oberfläche und ihre zunehmende Abschnürung, 2) auf eine Vergrösserung der Parenchymplatte, welcher das Wachsthum des Mesovarium nicht Schritt gehalten hat. In Folge des letzteren Momentes erfährt der Parenchymtheil des Ovarium eine krausenartige Faltung, die hauptsächlich in transversaler Richtung sich geltend macht. Schneidet man das reife Vogelovarium senkrecht auf seinen Anheftungsrand durch, so erkennt man leicht alle jene Verhältnisse wieder, die wir oben geschildert haben: die geknickte, mit ihrer Innenseite dem Hilusstroma zugekehrte Parenchymplatte, und die Follikel verschiedenster Entwicklung, von denen die unreifsten Formen dicht unter der Oberfläche und zwar am reichlichsten in dem hinteren Theile des Parenchyms liegen.

Das Stroma des reifen Eierstockes enthält dieselben Bestandtheile in wesentlich derselben Anordnung, wie sie früher schon vom jüngeren Organ geschildert worden sind. Der eminent vasculäre oder cavernöse Charakter tritt noch weit mehr in den Vordergrund. Gefässräume und Gefässwandungen sind die einzigen Bestandtheile, die sich jetzt unterscheiden lassen. Bis beinahe dicht zur Oberfläche setzt sich das Stroma zusammen aus netzförmig verbundenen Strängen von 30—200 μ Dm. Dieselben lassen ein weites System von Lymphclüften zwischen sich frei. Jeder Strang (taf. II, fig. IV) enthält in

seinem Innern Blutgefässe, und zwar ist die Regel, dass in der Axe eine Arterie verläuft, die zunächst von einer dicken Lage von Ringmuskeln umgeben ist. An diese Lage schliesst sich eine noch weit mächtigere, schraubenförmig oder longitudinal verlaufende Schicht von Spindelzellen, deren ursprüngliche Muskelnatur zum Theil in den stäbchenförmigen Kernen hervortritt. Dieselben Stränge, welche die Arterien umschliessen, enthalten in ihrem peripherischen Theil auch die Venen, welche somit von Längsmuskeln, nicht aber von Ringmuskeln umgeben sind. Einzelne Stränge enthalten nur Venen und keine stärkeren Arterien. Die den Lymphräumen zugekehrte Oberfläche der Gefässstränge ist von einem zusammenhängen Endothel bekleidet, dessen Zellen auch ohne Silberbehandlung leicht zu erkennen sind. Fasriges Bindegewebe findet sich in den Strängen keines, dagegen enthalten sie, vorzugsweise in ihrem peripherischen Theil, in der Umgebung der Venen kleine Anhäufungen von körnigen Bindegewebszellen. Neben den verschiedenen Endothelien und den unten zu besprechenden Kornzellen sind dies die einzigen sparsamen Repräsentanten der Bindesubstanz im Ovarium. Letztere tritt sonach hier in ähnlicher Weise zurück wie im Säugethier-Eierstock, dessen Stroma, wie wir wissen, auch nichts Anderes, als modificirtes Gefässgewebe ist ¹⁾.

Follikel. Das Ovarium der thätigen Leghenne ist bekanntlich mit Follikeln der verschiedensten Entwicklung ausgestattet. Ausser den im Stroma eingebetteten kleinsten Formen, die für die makroskopische Besichtigung ausser Betrachtung fallen, können wir folgende, über die Oberfläche empor-tretende Entwicklungsstufen aus einander halten:

- 1) Follikel von grauem, trübem Aussehen und von geringem Durchmesser (0,5—1,5 mm),
- 2) etwas grössere Follikel (von 2—5 mm Dm.) mit durchscheinendem, ungefärbtem Inhalt,
- 3) Follikel mittlerer Grösse (von 5—10 mm Dm.) mit eiterähnlichem, gelblich weissen Inhalt,
- 4) grössere Follikel (von 10—35 mm Dm.) von gesättigter, gelber Färbung, mit breiigem Inhalt.

Die verschiedenen, hier aufgezählten Follikelformen unterscheiden sich nur wenig durch das Verhalten des Primordial-Eies, das schon in den sub No. 1 bezeichneten, kleinsten Formen nahezu reif erscheint. Der bedeutende Unterschied der Follikel in Grösse und Beschaffenheit rührt von den Eigenschaften des in ihnen sich ansammelnden Nebendotters her. Schon der beim Anstechen sich entleerende Inhalt giebt hierüber einige Fingerzeige. Die kleinen, grauen Follikel entleeren ausser dem Primordial-Ei körnige, membranlose Zellen von 10—12 μ Dm. (taf. II, fig. V. b). Aus den durchscheinenden Follikeln erhält man grössere Mengen von durchsichtigen, meist mit einem stark lichtbrechenden Kern und durchweg mit Membran versehenen Kugeln (taf. II, fig. VI. a). Dieselben Kugeln neben reichlichen Nestern von kernreichen Formen bilden den Inhalt der eiterfarbigen Follikel mittlerer Grösse (taf. II, fig. VI. b u. c) und in den Follikeln grösseren Kalibers endlich findet man neben diesen Blasen überwiegende Mengen jener körnerreichen Elemente, die wir früher als gelbe Dotterelemente ausführlich besprochen haben.

Bevor wir die Umwandlung dieser verschiedenen Follikelformen in einander verfolgen, beginnen wir mit der Betrachtung des zur Eröffnung reifen Follikels und seines Inhalts: Das primordiale Ei (taf. II, fig. VII) bildet in diesem bekanntlich eine kleine, weisse Scheibe von $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ μ Dm., in welcher schon nach dem Abziehen der äusseren Follikelhaut die Stelle des Keimbläschens als heller, durchsichtiger Fleck erkennbar ist. Letzteres zeigt sich an Durchschnitten erhärteter Eier als ein abgeflachter Körper von ganz homogener Beschaffenheit, an welchem ich zwar an Eiern zwischen 10—35 μ Dm. eine scharfe Gränzcontour gegen den körnigen Dotter, niemals aber jene dicke, doppelt contourirte Mem-

¹⁾ Vergl. m. Schilderung l. c. 170.

bran wahrnehmen konnte, die an jüngeren Eiern so augenfällig hervortritt. Die Durchmesser des Keimbläschens bestimmte ich an einigen reifen Eiern 350 auf 110, 370 auf 120, 410 auf 100 μ , was resp. Voluminibus von 0,0076, 0,0086, 0,0096 Cubikmillimeter entspricht, wenn man der Berechnung die Formel des Rotationsellipsoides zu Grunde legt.

Von manchen Autoren wird angegeben, dass das Keimbläschen schon innerhalb des Eierstocks schwindet, eine Behauptung, die in dieser Fassung offenbar zu weit geht. Das Fehlen des Keimbläschens im Ei des Eileiters, sowohl nach stattgehabter, als nach nicht stattgehabter Befruchtung hatte schon Purkinje erkannt.¹⁾ Purkinje nahm an, es werde beim Eintritt in den Eileiter zerdrückt. Ihm trat dann von Baer mit der bemerkenswerthen Angabe entgegen, dass das Keimbläschen schon im Eierstock schwinden könne. „Ich habe,“ sagt dieser Forscher²⁾, „schon zweimal in völlig reifen, dem Austritt ganz nahen Dotterkugeln von Vögeln das Keimbläschen nicht finden können, obgleich die Lücke in der Keimschicht, in welcher das Keimbläschen seinen Sitz hat, noch zu erkennen war, aber wie mir schien, kleiner und mit unregelmässig zerrissenem Rand, als ob das Keimbläschen soeben geschwunden, die Lücke aber noch nicht ausgefüllt wäre.“ Aehnlich drückt sich Allen Thomson aus³⁾: Von Eiern, die dem Legen nahe sind, sagt er; „we may find some difficulty in isolating the vesicle of Purkinje from the granular disc; for by this time the vesicle has become flaccid, weak and flattened down, and has begun to be softened and dissolved, preparatory to its complete disappearance, which generally occurs about the time when the stigma of the capsule opens.“ Weiterhin spricht dieser Autor vom völligen Schwinden des Keimbläschens im Eileiter und sagt: „Sometimes it is already gone before the opening of the ovarian capsule. The cicatricula then presents an irregular broken appearance in consequence of the want of support from the wall of the vesicle and the diffusion of the contents of the vesicle over the surface of the proligerous disc.“ Ich habe die beiden Stellen wörtlich angeführt, weil diese Autoren jedenfalls als die Haupt-Gewährsmänner für das Schwinden des Keimbläschens im Eierstock anzusehen sind. Wie man sieht, so handelt es sich aber zunächst nicht um ein wirkliches Schwinden des Organes, sondern in erster Linie bloss um ein Schwinden seiner membranösen Umgränzung. Mit der Beseitigung der Membran aber fällt eine Schranke, welche den Inhalt des Keimbläschens bis dahin vor äusserer Einwirkung geschützt und welche wohl auch Theilungen oder sonstige weiter gehende Metamorphosen desselben gehemmt hatte. Natürlich ist es kein zufälliges Zusammentreffen, dass die Substanz des Keimbläschens auf eben den Moment hin frei wird, da das Ei dem Contact mit dem Samen entgegen geht. — Es erinnert das ganze Verhältniss der Keimbläschenmembran und ihres Schwindens an die Kapselbildungen, die im niedern Pflanzenreich vielfältig auftreten und die durchbrochen werden müssen, ehe die im Innern liegenden Gebilde, Sporen u. dergl. ihre Wirksamkeit entfalten können.

Der Hauptdotter des reifen Eierstocks-Eies umgiebt als flach ausgebreitete, körnige Masse den Rand des Keimbläschens und schiebt sich auch etwas unter dessen Rand. Nach Aussen von ihm liegt eine, den Granulosazellen nebst der Dotterhaut entsprechende, zusammenhängende Schicht, welche nach Innen sowohl wie nach Aussen mit scharfer Contour sich absetzt. Zwischen diese Schicht und den Hauptdotter drängt sich in Follikeln von 15–25 μ Dm. eine Lage von kleinen, blassen, zum Theil kernlosen Kugeln ein. Es sind dies Nebendotterelemente, wie wir sie schon früher beim Eierstock des jungen Huhnes besprochen haben, und auf die wir unten nochmals einzulässig werden zurückkommen müssen.

¹⁾ l. c. p. 4.

²⁾ l. c. II. 27.

³⁾ l. c. 71.

Nach Innen ruht der Hauptdotter auf weissem Dotter unmittelbar auf. Die weissen Dotterzellen sind meist einkernig und zwar enthalten sie um so kleinere Kerne, je dichter sie am Hauptdotter liegen. Auch die kleinsten von diesen Kernen enthalten noch die, für die weissen Elemente so charakteristischen Kernkörperchen. Die innere Seite des Keimbläschens wird in ihrer Mitte gleichfalls von weissen Dotterelementen kleinster Art berührt, und ebenso bilden diese einen ringförmigen Saum um die Cicatrix herum. Vacuolenartige Bildungen können vereinzelt vorkommen, erreichen indess nie eine bedeutende Entwicklung.

Die Kugel des gelben Dotters umschliesst bekanntlich schon im Eierstock eine Höhle mit weisser Substanz, und zwar ist diese in den kleineren Eiern absolut und relativ beträchtlich grösser, als in den völlig reifen. Nach Aussen ist die gelbe Rinde nicht von jener Schicht grösserer, weisser Elemente umgeben, die wir im gelegten Ei, und auch schon im Ei des Eileiters treffen, sondern es ist die äusserste Dotterschicht von sehr kleinen, gelben Elementen von 6—10 μ Dm. und darüber gebildet, in welchen in der Regel die Kerne bereits geschwunden, oder doch durch die reichliche Einlagerung feiner Körnermassen verdeckt sind (taf. II, fig. VII). Die Grösse dieser Elemente nimmt von Aussen nach Innen zu. Zwischen den gelben, körnigen Elementen liegen meist auch weisse, körnerlose und kernhaltige Kugeln, entweder einzeln oder in kleinen Nestern. Zusammenhängende ausgedehntere Schichten derselben sind mir zu der Zeit nie vorgekommen.

Die Membran des reifenden Follikels wird gewöhnlich geschildert als aus 2 Schichten bestehend, von denen die innere schleimhautähnlich sei. Es lässt sich in der That eine äussere Schicht auf weite Strecken, selbst über die ganze Theka abziehen. Der Grund dieser leichten Ablösbarkeit liegt nicht im Vorhandensein einer differentiellen, der Submucosa vergleichbaren Gewebsschicht zwischen innerer und äusserer Haut. Beide Hälte bestehen aus denselben gefässführenden Spindelzellensträngen mit zwischenliegenden Lymphknoten. Diese Stränge sind aber im äusseren Umfang der Theka nur lose verwoben und lassen grosse, flache Lymphsinus frei, welche der Trennung ihren Weg vorzeichnen. Auch die sog. innere Haut lässt sich in concentrische Blätter zerlegen, deren Gefüge um so dichter ist, je weiter sie nach Innen liegen. Die grössere Dichtigkeit und das Vorwiegen der, die Gefässe begleitenden Spindelzellstränge über Elemente bindegewebiger Natur bedingt den Gegensatz zwischen der Intima des Säugethierfollikels und derjenigen des Vogelfollikels. In jener finden wir neben einem sehr entwickelten Capillarsystem reichliche und üppig ernährte Bindegewebszellen, die, wie ich an einem anderen Ort gezeigt habe, von den dem Eierstock eigenthümlichen Kornzellen abstammen. Es sind dies dieselben Zellen, welche nach Eröffnung des Follikels durch ihre mächtige Wucherung die Bildung des Corpus luteum einleiten. — Beim Vogel fehlen die analogen Bildungen nicht ganz, aber sie sind im reifen Follikel sehr verkümmert. Die Kornzellen sind in jüngeren Follikeln von 0,5—5 μ Dm. am ausgebildetsten, wo wir sie nachher noch werden zu schildern haben. Im reifen Follikel finden sich zwischen den übrigen Schichten dünne Lagen von sternförmig verzweigten, körnerhaltigen Bindegewebszellen, die indess im Allgemeinen klein und saftarm sind. Am meisten entwickelt sind sie nach Aussen von der, unter der Granulosa sich ausbreitenden Capillarschicht.

Was die Spindelzellen betrifft, welche die Hauptmasse der Follikelwand bilden, so tragen dieselben in den äussern Schichten die unzweideutigen anatomischen Charaktere des glatten Muskelgewebes; in den innern Schichten der Follikelwand bleibt zwar ihr Verhältniss zu den Blutgefässen dasselbe, so dass man nicht zweifeln kann, genetisch dieselben Elemente vor sich zu haben, dabei aber erscheinen die einzelnen Spindeln mehr und mehr verkümmert und zu feinen Fäden mit dünnen Kernen umgewandelt.

Als Motiv dieser Verkümmerng möchte wohl die bedeutende, der Ernährung ungünstige Spannung anzusehen sein, welche diese innersten Schichten in Folge des rapiden Dotterwachstums erfahren. Stellenweise scheinen die Spindelzellen sogar zu streifigen Lamellen, ähnlich den in den Arterien auftretenden, sich zu verbinden, so in den innersten Follikelschichten überhaupt und besonders im Stigma. Hiermit steht auch die grosse Brüchigkeit dieser Theile in Uebereinstimmung.

Von Interesse ist das Verhalten der Follikelgefässe: Die Arterien treten, dichotomisch sich theilend, in wenig geneigtem Verlauf durch die Schichten bis nahe zu ihrem Uebergang in die Capillaren, sie sind an ihrer Ringmuskulatur kenntlich. Ihre Endausbreitung finden sie in einer dünnen Capillarschicht, welche sich an der Innenseite der Intima ausbreitet. Die Capillaren, deren Dm. 12—15 μ beträgt, gehen aus Seitenzweige der letzten Arterienästchen hervor, und sie convergiren strahlig gegen die, in Abständen von $\frac{1}{2}$ bis 1 mm liegenden Venenanfänge (taf. II. fig. IX u. fig. VII). Die Venen sind gleich von Anfang an sehr weit und durchbohren die Schichten der Innenhaut unter nahezu rechtem Winkel, um nach Aussen von jener in flach verlaufende Stämme einzumünden. Das Bild, dass die Venenwurzeln von der Fläche her gewähren, erinnert, der strahligen Anordnung der Capillaren halber, an dasjenige der Wirbelvenen der Chorioidea. — Hat man an einem reifen, frischen Follikel die Aussenhaut entfernt, so zeigt sich die innere wie von kleinen Blutpunkten besät, während Flachschnitte der Innenhaut einfach von runden Löchern von 40—120 μ Dm. besetzt sind. Es sind dies eben die Venen der Innenhaut; Ringmuskulatur besitzen sie keine; sie werden von bogenförmig an ihnen vorbeiziehenden Spindelzellzügen umhüllt. Nach Aussen vom Endothel finden sich in ihrer Wand kleine Nester von körnigen Bindegewebszellen.

Das eigenthümliche Bild, unter dem die Venen der Innenhaut sich darstellen, ist auch schon früheren Forschern aufgefallen. Purkinje nennt sie *corpuscula minuta, fors glandulosa aut vasculorum ampullae*. v. Baer spricht von kleinen hellen Stellen, die die Oeffnungen der Blutgefässe zu sein scheinen und er stellt die Vermuthung auf, dass die Dotterkugeln durch unmittelbaren Zutritt des Blutes ernährt werden.²⁾ Allen Thomson endlich erwähnt derselben Flecken und bildet sie ab unter dem Bemerken, dass er und Sharpey sie zuerst für Drüsen gehalten hätten.³⁾

Die Capillarschicht ist an reifen Follikeln nur lose mit der übrigen Intima verbunden, und kann schon durch bloßes Abstreifen mit einem Pinsel abgelöst werden. Um die Capillaren herum und nach Aussen von ihnen liegt eine Lage von rundlichen, mit kurzen Ausläufern versehenen Bindegewebszellen, welche wie die übrigen Gebilde gleicher Natur ziemlich reich an starklichtbrechenden Körnern erscheinen. Am frischen, senkrechten Durchschnitt erscheint die Schicht wegen ihres Körnerreichthums dunkel und undurchsichtig. Ferner findet man in der Capillarschicht ein Gewebe vielfach sich durchkreuzender, feiner Faserzüge, die im Allgemeinen strahlig von den Venenwurzeln aus sich ausbreiten. Nach Innen von den Capillaren bildet dies feine Fasergerewebe eine zusammenhängende, dünne Platte, die wir als *M. supracapillaris* bezeichnen wollen. Es ist die innerste, am meisten verkümmerte Lage von Spindelgewebe und zugleich die Abgränzung der festen Follikelwand gegen die Granulosa. Bemerkenswerth ist es, dass im reifen Follikel die Kerne der innern Capillaren gleichfalls verkümmern und die Wand dieser letzteren dadurch eine, der am Meisten charakteristischen Eigen thümlichkeiten einbüsst. Der innern Fläche der Supracapillaris liegt die schon oben erwähnte, zusammenhängende Schicht auf, welche aus der Dotterhaut und aus den mit ihr innig verbundenen Granulosazellen besteht.

¹⁾ l. c. p. 9.

²⁾ l. c. II. 23.

³⁾ l. c. pg. 59.

Bildung des Nebendotters. Die Verfolgung der Nebendotterbildung hat mit ganz ungewöhnlichen Schwierigkeiten zu kämpfen, wie schon daraus ersichtlich ist, dass von den vielen Forschern, die den Vorgang studirt haben, kaum zwei über denselben übereinstimmend sich aussprechen. Die Frage erhält dadurch ihre erhöhte Wichtigkeit, dass von ihr bekanntlich die Deutung abhängt, die man dem Vogelei im Vergleich mit dem Säugethierei zu geben hat. — Schen wir ab von zahlreichen Deutungsmodifikationen im Einzelnen, so haben zwei Hauptansichten allmählig bei der geführten Diskussion sich fester formulirt. Die Eine, die in ihrem Ursprung auf v. Baer, auf Meckel v. Hemsbach und auf Coste zurückführt, parallelisirt blos die Cicatricula des reifen Vogeleies mit dem Ovulum des Säugethiers. Ihre präeiseste Gestaltung hat die Ansicht durch Allen Thomson erhalten, dem auch Ecker sich anschliesst. Hiernach ist der gesammte weisse und gelbe Dotter als eine Production des Follikelepithels anzusehen, die allmählig um das primordiale Ei sich herum lagert.

Dieser Auffassung steht diejenige gegenüber, welche auf dem Boden der Schwann'schen Zellentheorie sich entwickelt hat, und die durch R. Wagner, Leuckart u. A., neuerdings durch Kölliker und ganz besonders durch Gegenbaur verfochten worden ist. Nach derselben entspricht das ganze Vogelei dem Säugethierei, und sind dessen kugligen Elemente nur als etwas höhere Entwicklungsstufen der Dotterkörner anzusehen. Gegenbaur speziell hat den Versuch gemacht, das Hervorgehen der Dotterkugeln aus den Körnern des primordialen Dotters wahrscheinlich zu machen, während Klebs, in mehr vermittelnder Richtung, ein im Ei secundär entstehendes Epithel als Ausgangspunkt der Dotterbildung statuirt hat. Für meine Person schlage ich mich entschieden auf die Seite von Allen Thomson. Bevor ich indess das Beobachtungsmaterial schildere, das mich hierzu bestimmt, muss ich mit einigen Worten die zeitlichen Verhältnisse der Dotteranlage diskutieren.

Schon oben wurde hervorgehoben, dass die Reifung des primordialen Eies und diejenige des Nebendotters zwei Vorgänge sind, die zeitlich aus einander fallen. — Die Reifung des primordialen Eies erfordert aller Voraussicht nach zu ihrer Vollendung sehr lange Zeit. — Das verschiedene Verhalten der inneren und äusseren Eier im Eierstock jüngerer Thiere zeigt, dass beim Vogel wie beim Säugethiere die Entwicklung der Primordial-Eier von dem Verhalten der Blutgefässe nicht ganz unabhängig ist, insofern als in den Follikeln, die den, von Innen nach Aussen vordringenden Blutgefässen am nächsten liegen, die Eier auch am frühesten zur Reife gelangen. Wo die Ernährungszufuhr sehr dürftig ist, da kann sogar die Entwicklung des Eies auf lange Jahre völlig sistirt bleiben und das kümmerlich entwickelte Ei in einer Art latenten Lebens verharren. Schon eine mässige Blutzufuhr zum Follikel scheint indess zur Reifung der Eier völlig zu genügen, und wir treffen daher die Primordial-eier zu einer Zeit ausgebildet, da die Bildung des Nebendotters noch kaum begonnen hat. An den im Frühjahr untersuchten Ovarien von geschlechtsreifen Hennen findet man, neben den nachher zu besprechenden grösseren Follikelformen, eine grosse Zahl kleinere, eben nur über die Oberfläche hervortretende, deren Durchmesser nur $\frac{1}{2}$ bis 1 mm beträgt. Das in diesen Follikeln liegende Ei, körnig von Ansehen und von einer 3 bis 4 μ breiten Zonoidschicht umgeben, enthält bereits ein Keimbläschen von 210 bis 260 μ Dm. Dies ergibt ein Volumen von 0,0048—0,0092 Cubikmillimeter, es hat somit schon in diesen kleinen Follikeln das Keimbläschen fast ganz oder ganz die Grösse erreicht, die es in den zur Ausstossung reifen Eiern besitzt. Es ist dabei von einer 1—2 μ dicken, radiärstreifigen Membran umgeben und besteht, soweit sich aus dem Verhalten gegen Druck beurtheilen lässt, aus einer gallertartigen Substanz. Der an die Membran stossende, peripherische Theil ist durchsichtig, während der centrale Theil blaskörnige Massen in netzförmiger Anordnung eingelagert enthält.

Die körnige Masse des Hauptdotters liegt bei den Eiern fraglicher Grösse an der Peripherie und stösst unmittelbar an die Zonoidschicht an; einzelne Körner treten in letztere selbst ein, und verwischen so die scharfe Abgränzung derselben. Das Centrum der Eier erscheint zu der Zeit hell, am Durchschnitt zeigt sich zuweilen ein deutliches Hervortreten kleiner rundlicher Felder. Isolirt man das Ei durch Zerreißen des Follikels und zerdrückt es, so entleert dasselbe aus seinem hellen Centrum Massen von kleinen, kernhaltigen Zellen von 10–12 μ Dm., oder wohl auch kernlose Kugeln von ungefähr denselben Dimensionen, ein Verhalten auf das wir bald werden zurückkommen müssen. — Zonoidschicht und körniger Hauptdotter bleiben an den zerdrückten Follikel-Eiern meist an einander haften, und schwimmen in grösseren oder kleineren Fetzen auf dem Objectträger umher. Von einer radiären Streifung ist an der Zonoidschicht nichts wahrzunehmen. Abgesehen von den eingelagerten Körnern ist sie ganz structurlos, ihre Consistenz scheint derjenigen einer weichen Gallerte vergleichbar.

Während wir in jedem Ovarium erwachsener Hennen eine grosse Zahl von Follikeln der eben beschriebenen kleinen Art mit nahezu reifen Primordialeiern vorfinden, so ist bekanntlich die Zahl der, der Reife entgegengehenden, gelben Follikel auch bei der thätigsten Leghenne eine sehr beschränkte. Als Beispiel führe ich die Messungen und Volumsberechnungen an, die ich für die Eierstöcke von drei Hennen ausgeführt habe, von welchen No. 1 alle Tage, No. 2 und No. 3 alle zwei Tage legten. No. 3 hatte erst seit kurzem wieder ihre Thätigkeit begonnen. (Die Volumina sind unter der Voraussetzung berechnet, dass die reifenden Dotter des Eierstocks Rotationsellipsoide sind.)

		gr. Axe.	kl. Axe.	Volum. 1)
I	a	34 mm.	28 mm.	13,6 cc.
	b	26 „	22 „	6,6 „
	c	22 „	18 „	3,7 „
	d	15 „	13 „	1,3 „
	e	11 „	10 „	0,58 „
II	a	30 „	28 „	12,3 „
	b	22 „	21 „	5,08 „
	c	11 „	11 „	0,69 „
III	a	32 mm.	28 mm.	13,11 „
	b	27 „	24 „	8,14 „
	c	21 „	19 „	3,97 „
	d	14 „	12 „	1,05 „
	e	9 „	8 „	0,30 „

Man sieht aus der kleinen Tabelle, dass die Anhäufung des Dotters ein Vorgang ist, der seiner Rapidität nach, vielleicht am ehesten mit der Eiterung verglichen werden kann, da derselbe in der Hauptsache auf den Zeitraum weniger Tage sich zusammendrängt. Entwerfen wir für 1, 2 u. 3 die Wachstumscurven unter der Voraussetzung, dass für 1 der Zwischenraum des Legens je 1, für 2 und 3 je 2 Tage beträgt, so erhalten wir 3 Linien, welche von einem flachen Anfang an plötzlich sehr steil und gegen die Abscissenaxe convex ansteigen.

¹⁾ Das Volumen dreier Eierdotter von Hühnern derselben Zucht, wie die getödteten, bestimmte ich zu 44 cc., ihr Gesamtgewicht betrug 47,5 gr. Dies würde also für den einzelnen Dotter 14,7 cc. Volumen, 15,9 gr. Gewicht ausmachen. Selbstverständlich variiren diese Werthe innerhalb gewisser Gränzen.

Eine mehr oder weniger grosse Beschleunigung des Processes der Nebendotterbildung, von individuellen und von Ernährungsverhältnissen abhängig, ist natürlich durchaus denkbar, dagegen scheint eine Sistirung desselben, mit nachheriger Weiterführung nicht vorzukommen. Wird aus irgend einem Grund, etwa in Folge plötzlich eintretender mangelhafter Ernährung, der bereits begonnene Process der gelben Dotteranhäufung unterbrochen, so zerfällt die gebildete Masse und wird resorbt. Derart rückgängige Follikel findet man bei Hühnern, die vorübergehend schlecht gehalten waren, in verschiedenen Entwicklungsstadien und zwar zeigt sich stets, dass an einem solchen Eierstock alle grösseren Follikel collabirt sind. Es kann die gelbe Dottermasse erst in einen öligen Brei sich umwandeln, späterhin wird sie völlig resorbt und die Follikel werden nun zu schlaffen, nur wenig Flüssigkeit enthaltenden Säcken.

Ähnliche, wenn auch viel weniger tiefgreifende Rückbildungen mögen wohl auch an kleineren Follikeln ablaufen, bei welchen die Nebendotterbildung in ihren früheren Anfängen sich befand. Die Follikel, welche hinsichtlich ihrer Grösse zwischen den eben besprochenen gelben und den kleinen unter 1 mm. die Mitte halten, dürfen wir daher nicht ohne Weiteres als einer einzigen progressiven Reihe angehörig betrachten. Es können möglicher Weise regressive Formen, oder regressive neben progressiven Formen vorliegen. So werden z. B. die Verhältnisse, die man im Herbst an Ovarien von Hühnern findet, die zu legen aufgehört hatten, nur sehr bedingt zum Schlusse über die Dotterbildung verwendet werden dürfen.

Nach den wenigen Vorbemerkungen über den zeitlichen Ablauf der Dotterbildung, kehren wir zu ihrer histologischen Verfolgung zurück. Die mikroskopischen Elemente, welche man ausser den Granulosaellen, dem Keimbläschen und dem körnigen Dotter im Follikelinhalt zu verschiedenen Perioden trifft, sind;

- 1) kernlose Blasen von 10 bis 50 μ Dm.
- 2) einkernige weisse Dotterzellen und zwar sowohl kleine mit kleinem, als mittlere mit grossem, oder grosse mit kleinem Kern; stets zeigt ihr Kern die früher beschriebenen charakteristischen Kernkörper, während ihr Inhalt klar und dünnflüssig ist.
- 3) vielkernige weisse Dotterzellen, meist grösser als die vorigen, mit vielen, sehr kleinen, oder mit einer Anzahl mittelgrosser Kerne.
- 4) körnerhaltige, gelbe Dotterkugeln.

Die verschiedenen aufgeführten Formen sind zwar von fast allen Forschern über Eientwicklung gesehen worden, hinsichtlich ihrer genetischen Verknüpfung aber sind sie sehr verschieden gedeutet worden.

Schwann und mit ihm die meisten späteren Autoren lassen die gelben Kugeln aus den weissen hervorgehen, über das „Wie“ äussern sich indess nur Wenige. Leuekart¹⁾ lässt die Kerne der weissen Zellen sich lösen und durch feinkörniges Fett ersetzt werden. Coste²⁾ schildert die Bildung von Kernen in kernlosen Blasen und späterhin ihren Zerfall in feine Körner, die Körner der gelben Kugeln; von der Kernausscheidung sagt er, sie sei eine Art von kugliger Krystallisation des gelösten Fettes. Auch Gegenbaur³⁾ lässt die Körner der gelben Kugeln durch Zerfall der angeblichen Fetttropfen der weissen ent-

¹⁾ l. c. 791.

²⁾ l. c. 72 und pg. 95 bis 98 und Erklärung zur Tafel II. fig. 3. des Hühnes.

³⁾ l. c. pg. 506.

stehen, die weissen Elemente aber aus kernlosen Blasen und diese aus ausgewachsenen Dotterkörnern. Klebs¹⁾ hält die gelben Dotterkörper für ausgewachsene Kerne von weissen Zellen, während Meekel²⁾ merkwürdiger Weise die Reihe umkehrt und die weissen Zellen durch einen Erweichungsprozess aus den gelben ableitet.

Dass die gelben Elemente aus den weissen hervorgehen, das kann nicht im Geringsten bezweifelt werden. Nicht allein bilden diese fast den gesamten Inhalt des Follikels zu einer Zeit, da von jenen noch gar Nichts vorhanden ist, sondern wir finden speciell die, von weissen Elementen erfüllte Dotterhöhle in Eiern von 10—15 mm grösser, als in reiferen; ferner treffen wir an solchen, noch nicht völlig gereiften Eiern vielfach kleinere und grössere Nester weisser Substanz in die gelbe eingestreut, welche später gänzlich durch gelbe Substanz ersetzt werden. — Auch der Uebergang einkerniger in vielkernige Elemente ist nicht zu bezweifeln, denn letztere sehen wir an denselben Localitäten wie erstere, neben und nach ihnen auftreten. Dabei sind im Allgemeinen die Kerne der vielkernigen Zellen kleiner als die der benachbarten einkernigen.

Weniger haltbar erscheint die von einigen Forschern versuchte Ableitung der Körner der gelben Kugeln von den Kernen der weissen. Wenn man sieht, wie ein Zunehmen der Zahl und eine fortschreitende Verkleinerung der Kerne in vielen Fällen die Einleitung zur Anlage der gelben Kugeln bildet, so ist man allerdings versucht, die Kerne der weissen und die Körner der gelben Kugeln zu identifizieren. Allein beide Bildungen sind von völlig differenter chemischer Natur. Die feinen Körner der gelben Kugeln sind, wie früher gezeigt wurde, ausgefüllte Eiweisskörper, die in Salzlösungen, in Alkalien und in verdünnter Salzsäure leicht sich lösen. Die Kerne der weissen Zellen dagegen resistiren gegen diese, sowie gegen verschiedene andere Lösungsmittel. Wahrscheinlich sind sie ein Gemenge verschiedener Stoffe, unter denen, wie die Schwefelsäurereaction zeigt, das Protogon sich mitbefindet. Der Zerfall und die allmähliche Lösung der ursprünglich vorhandenen weissen Kerne und die Ausscheidung ungelöster Eiweisskörper in den gelben Kugeln sind zwei Vorgänge, die neben einander hergehen und deren innere Beziehung wir für den Augenblick nicht feststellen können.

Als Abkömmlinge weisser, kernhaltiger Zellen sind nun aber auch die durchsichtigen kernlosen Kugeln anzusehen. Ein Hervorgehen der kernlosen aus kernhaltigen weissen Kugeln kann auf verschiedene Weisen erfolgen. Einmal haben wir soeben gesehen, dass die kernhaltigen weissen Elemente dadurch in gelbe sich umwandeln, dass ihre Kerne sich lösen, während andererseits neue Ausscheidungen im Innern der Blasen stattfinden. Die beiden Vorgänge brauchen nun nicht nothwendig neben einander zu erfolgen, sondern es kann die Lösung der Kerne der Körnerausscheidung vorausseilen. Die kernlosen Blasen treten alsdenn als Zwischenglieder zwischen weissen Zellen und gelben Kugeln auf. Als solche Zwischenglieder treffen wir sie vor Allem in den Follikeln jüngerer Thiere, in denen die Nebendotterbildung eben erst ihren Anfang nimmt. Ein weiteres Zwischenglied ist die kernlose Kugel mit nur partieller Körneranfüllung. Auch diese Bildung findet man im Ovarialei, so besonders in der Umgebung der centralen Höhle von Follikeln im Uebergang zur völligen Reife (10—15 mm).

Wie die körnerfreien Blasen in körnerhaltige sich umwandeln, so kann auch wiederum die umgekehrte Metarmorphose stattfinden. Man sieht im Laufe der normalen Entwicklung, ja selbst beim blossen längeren Liegen der Eier, dass die gelben Kugeln ärmer an körnigem Inhalt werden, und dass in eben dem Maasse ihr Inhalt sich aufhellt. Ob solche Wiederlösungen auch innerhalb des Ovariums auftreten,

¹⁾ l. c. pg. 331.

²⁾ l. c. pg. 426.

weiss ich nicht. Allerdings findet man in den hellen Follikeln von Herbstovarien kernlose Blasen, welche sparsame, in lebhafter Molecularbewegung befindliche Eiweisskörner enthalten (vergl. taf. II. fig. 10). Von diesen vermag ich indess nicht zu entscheiden, ob sie als retardirte progressive, oder als regressive Formen anzusehen sind. Ich möchte Ersteres vermuthen, weil, wie wir oben sahen, die Rückbildung der Follikel mit bereits angelegtem gelbem Dotter eine sehr tiefgreifende zu sein pflegt, und sich nicht auf eine blose Verkleinerung der gelben Kugeln und partielle Lösung ihrer Körner beschränkt.

Ein Uebergang kernhaltiger, weisser Zellen in kernlose Elemente kann noch in anderer als in der oben beschriebenen Weise erfolgen. Behandelt man einkernige, weisse Zellen unter dem Mikroskop mit Wasser, so sieht man, wie dies auch Coste schon angiebt¹⁾, dass sie platzen, wobei sie aus den Rissstellen einen Theil ihres Inhaltes, und mit einem Ruck auch ihren Kern austossen. Der austretende Inhalt trübt sich körnig beim Contact mit Wasser, und dasselbe gilt auch von der, in der Blase zurückbleibenden Flüssigkeit. Die Blase schrumpft nun bis auf ein gewisses Maass zusammen, behält aber, wenn dies Maass erreicht ist, ihre kuglige Gestalt bei. Ein derartiges Platzen kernhaltiger weisser Zellen kommt vielleicht auch im Innern der Follikel vor. Es ist mir gerade bei den hellen Follikeln mittlerer Grösse von Herbstovarien aufgefallen, dass oft grosse Massen von kernlosen Blasen vorhanden sind, zwischen welchen kleinere, allem Anschein nach geschrumpfte Kerne in Reihen sich eingeschoben finden, und es liegt nahe, dies Bild durch einen dem obigen analogen Vorgang zu erklären. Auch hier muss ich zweifelhaft lassen, ob die fraglichen Elemente späterer progressiver Metamorphosen fähig sind. In den Follikeln, auch in den hellen, von thätigen Leghennen sind die kern- und körnerlosen Blasen jedenfalls eine Ausnahme, während sie in den Ovarien junger oder älterer, unthätiger Hühner oft in sehr grossen Massen sich finden.

Die weissen Dotterzellen sind der obigen Ausführung zu Folge die Muttergebilde der kernlosen hellen sowohl, als der körnerhaltigen gelben Kugeln. Woher stammen aber sie? — Um die besondere Schwierigkeit dieser Frage zu verstehen, müssen wir auf eine topographische Schilderung der Follikel mittlerer Grösse ($1\frac{1}{2}$ bis 5 mm.) eingehen. An diesen nämlich erhält man Bilder, deren Verständniss ohne genaue Berücksichtigung des Vorhergehenden und des Nachfolgenden kaum erreichbar ist. An Follikeln von $1\frac{1}{2}$ bis 2 mm. findet sich im hellen Centrum des Primordialeies eine Anhäufung von Nebendotterelementen, welche von der körnigen Masse des Hauptdotters schalig umschlossen wird. Letzteres Verhältniss erhält sich bis beinahe zur Reife des Eies. Noch in Follikeln von 3, 4, 5 mm. und darüber werden die weissen Nebendotterelemente von Aussen her umfasst von einer körnigen Schicht, die eben nichts Anderes ist als die ausgedehnte Masse des Hauptdotters. Auf diese folgt eine $2-4\ \mu$ breite, durchsichtige Lage (die Basalmembran einiger, die Dotterhaut anderer Autoren). Letztere Schicht ist offenbar völlig identisch mit der früher geschilderten Zonoidschicht, von welcher sie sich durch die schärfere, innere Abgränzung, durch das Schwinden der eingelagerten Körner und durch eine oft sehr ausgeprägte, radiäre Streifung auszeichnet. Wir können sie in diesem Entwicklungsstadium als Cuticula bezeichnen. In den gelben Follikeln schwindet der Hauptdotter bis auf den Cumulus proligerus und es schliessen sich nun, wie dies oben geschildert wurde, die Nebendotterelemente unmittelbar an die, die Granulosa enthaltende Gränzschicht an.

¹⁾ l. c. 97.

In der körnigen Aussenzone der Follikel mittlerer Grösse findet man runde Körner, von ca. $1\ \mu$ oder etwas darüber Durchmesser, in grosser Menge eingestreut, welche von den Kernen der zunächst liegenden weissen Zellen nur durch ihre Kleinheit sich unterscheiden. Die innersten, noch innerhalb der körnigen Zone liegenden Elemente sieht man bereits unzweifelhaft von einem ähnlichen hellen Hof umgeben, wie er die weissen Zellen characterisirt, und nimmt man nun hierzu noch, dass die Grösse der weissen Zellen sowie ihrer Kerne von Aussen nach Innen wächst, so gelangt man allerdings zum Schluss, dass die in der Körnerzone liegenden, kleinen Kugeln die Kerne von jüngeren weissen Zellen sind, die später sich vergrössern, und aus der körnigen Zone dadurch heraustreten, dass diese nach Aussen von ihnen sich vorschiebt. — Das eben beschriebene Bild ist von Coste sowohl als von Gegenbaur gesehen worden, und sie haben beide daraus geschlossen, dass die Dotterkörner durch Anwachsen zu den Kernen weisser Zellen zu werden vermögen. Der Sachverhalt ist indess der, dass die jungen weissen Zellen von Aussen her in die körnige Zone eindringen, und diese ihrer Breite nach durchsetzen, wobei sie allmählig an Grösse und Entwicklung zunehmen. Die Entscheidung hierüber giebt vor Allem das Studium jüngerer Ovarien.

Schon oben haben wir gezeigt, dass in den Ovarien junger Herbst-Hühner die Nebendotterblasen auf beiden Seiten der Granulosa auftreten, dass sie sogar diese in 2 Schichten trennen können, und dass mit ihrem Auftreten eine partielle Anflockerung der Granulosa und eine Umhüllung und Aufquellung eines Theiles von deren Zellen Hand in Hand geht. Man findet an solchen Ovarien ebensowohl, wie an denjenigen von jungen Frühjahrshühnern verschiedene Uebergänge der Nebendotterelemente in den körnigen Hauptdotter; bald sind es Kugeln, die zum Theil noch in der Zonoidschicht, zum Theil im Hauptdotter liegen, bald solche, die in die Körnermasse des letzteren sich völlig eingebettet haben, bald endlich sind sie in das Centrum der körnigen Kugel vorgedrungen. Sehr häufig ist auch das, fig. 3. e., wiedergegebene Bild, bei welchem die körnige Kugel von den hellen Blasen ringsumher besetzt erscheint.

Dass es dabei wirklich um ein Eindringen der Kugeln sich handelt, geht u. A. daraus hervor, dass man bei Schnitten erhärteter Ovarien häufig den Hauptdotter kleinerer Follikel isolirt, und mit den entsprechenden runden Ausschnitten versehen, umhersehwinnen sieht. Die Sache scheint bei jüngeren Thieren deshalb viel handgreiflicher sich zu gestalten als bei thätigen Leghennen, weil die Umbildung der Granulosazellen langsamer erfolgt und weil somit die Blasen noch ausserhalb des Hauptdotters eine beträchtlichere Grösse erreichen können. Bei jungen Frühjahrshühnern fand ich noch an Follikeln von mehreren Millimetern Durchmesser kernhaltige Gebilde mit allen Attributen weisser Dotterzellen, welche in der Granulosa selbst und nach Aussen von der Cuticula lagen.

Die Granulosazellen brauchen nicht nothwendig alle die Metamorphosen zu weissen oder zu kernlosen Elementen durchgemacht zu haben, bevor sie in das Innere des Primordialeies eindringen, sie können den Weg auch in ihrer primitiven Form antreten. Wir haben oben bereits gesehen, dass Eier von $\frac{1}{2}$ bis 1 mm. Durchmesser innerhalb ihrer körnigen Dotterrinde ganz vollgepfropft sein können von kleinen Zellen, welche mit den Granulosazellen völlig übereinstimmen. In Eiern von noch grösserer Kleinheit findet man bei thätigen Hennen massenhaft runde Körner von $6-8\ \mu$ Dm., welche ihrem Aussehen und ihrer Reaction zu Folge gleichfalls nichts Anderes sind als Kerne von einwandernden, oder von eingewanderten Zellen. Es ist überhaupt schwer, genau zu sagen, wann und wo dieser Einwanderungsprozess beginnt, aber dass er ziemlich frühzeitig anfängt und bis zur Reifung der Follikel andauert, dafür spricht die ganze Reihe der zu beobachtenden Erscheinungen.

Der ganze Prozess der Nebendotterbildung gestaltet sich dem bisher Mitgetheilten zu Folge also:

Von den Zellen der Granulosa, welche fortwährend sich vermehren, erfährt ein Theil eine Umbüllung; zugleich mit Bildung der Hülle löst sich der körnige Inhalt und, unter gewissen Bedingungen sofort auch der Kern. Schon bevor diese Metamorphose begonnen hat, oder bald nachher treten die Zellen in das Innere des Hauptdotters ein, hier können sie noch bedeutend aufquellen unter gleichzeitigem Wachsthum ihres Kernes. Später zerfällt der einfache Kern in mehrere, zuletzt in sehr viele und es bildet diese Theilung der Kerne die Einleitung zu ihrer Lösung. Noch während der Kernzerfall erfolgt, oder mehr oder weniger lange nachher erfüllen sich die hellen Blasen, unter gleichzeitigem Anschwellen mit dichten, feinen Körnermassen, deren Verhalten dasjenige unlöslich gewordener Eiweiskörper ist. Dabei wird die Masse des Dotters weit reicher an festen Bestandtheilen als zuvor.¹⁾ Langsam beginnend, erfährt der Prozess der Nebendotterbildung eine zunehmende Beschleunigung, so sehr, dass in der letzten Zeit vor der Follikelöffnung das Anwachsen der Dottermasse von Tag zu Tag, oder von 2 Tagen zu 2 Tagen je in geometrischer Progression steigt. Bemerkenswerth ist es, dass die Anhäufung von Körnern in den weissen Kugeln erst von der Zeit an beginnt, da der körnige Hauptdotter nicht mehr zwischen sie und die eigentliche Granulosa sich einschicht.

Die Einwanderung der Granulosazellen in das Primordialei mag wohl für die unveränderten Elemente eine active sein, für die bereits umhüllten weissen Zellen scheint mir eher ein passives Heinein-gepresstwerden angenommen werden zu müssen. Es fehlt den weissen Zellen gerade das eigentliche Protoplasma, und zudem sind meines Wissens bis jetzt noch keine spontanen Lokomotionen an membranhaltigen Zellen beobachtet.

Die von verschiedenen Autoren discutirte peripherische Lagerung des Cumulus proligerus hängt, wie man sieht, damit zusammen, dass von der Zeit an, da die Einwanderung der weissen Dotterzellen beginnt, der körnige Hauptdotter stets der Peripherie des Follikels zustrebt.

Es treten durch den Cumulus auch dann noch weisse Elemente hindurch, wenn im übrigen Bereich die Nebendottermasse schon allenthalben bis dicht zur Follikelwand reicht, daher trifft man auch gerade unter dem Cumulus, wie dies früher erwähnt wurde, massenhaft weisse Zellen kleinster Art, sowie solche in zusammenhängender Schicht auch über dem Cumulus, zwischen ihm und der Granulosa eingekeilt sich finden.

Nachdem wir den Ursprung der weissen Zellen und ihre Umbildungen im Ovarialei verfolgt haben, wird uns nun auch eine merkwürdige Bildung zugänglich, die wir früher in der Umgebung der Keimscheibe des gelegten Eies kennen lernten, nämlich die Vacuolen. Wir sahen, dass die Vacuolen als von heller Flüssigkeit erfüllte und von einer Membran umsäumte Höhlen im weissen Dotter sich darstellen, welche besonders im Keimwall und im Boden der Keimböhle, sowie an der Peripherie der Keimscheibe reichlich sich vorfinden. Es sind dies Lokalitäten, an welchen neben anderweitigen weissen Zellen auch mächtige Kugeln mit sehr zahlreichen kleinsten Kernen vorkommen, und speciell am Keimscheibenrand fanden wir, dass die zwischen den Vacuolen übrig bleibende weisse Masse durch einen äusserst weit gehenden Zerfall der Kerne ausgezeichnet ist. Im Laufe der Entwicklung nimmt die Menge der Vacuolen beträchtlich zu und sie können zu grösseren Hohlräumen confluiren, wovon später einlässlich die Rede sein wird.

¹⁾ Nach Lehmann, Zoochemie 282. beträgt der Wassergehalt reifer Eierdotter nur 48–55 %.

Hält man die eben angeführten Eigenthümlichkeiten der Vacuolen zusammen mit dem, was wir oben von der Umbildung der weissen Zellen erfahren haben, so gelangt man zum Schluss, dass die Vacuolen nichts Anderes sind, als grosse weisse Blasen, deren Kerne sich gelöst haben, ohne dass es zu nachfolgender Ausscheidung körniger Masse gekommen ist.¹⁾ Dafür spricht ihre kuglige Form, ihre membranöse Umgränzung, der weitgehende Kernzerfall mancher angränzender weisser Elemente, sowie der Umstand, dass auch während der ferneren Entwicklung der Prozess des Kernzerfalls und der Kernlösung an einem ganzen Theil der weissen Zellen sich verfolgen lässt. Die Keimhöhle selbst möchte als aus confluirten weissen Blasen hervorgegangen anzusehen sein. Sonaeh können im Ei, das den Eierstock verlassen hat, zwar die einleitenden Schritte zur Umbildung weisser Kugeln in gelbe stattfinden, aber ohne dass die Anhäufung der körnigen Eiweissvorräthe nachfolgt. Der Grund für das Ausbleiben des letzten Schrittes liegt unzweifelhaft darin, das nach dem Austritt aus dem Eierstock auch die mächtige Stoffzufuhr wegfällt, welche in der letzten Periode der Eibildung die Anhäufung der gelben Dottermasse möglich gemacht hatte.

Ich habe in der ganzen bisherigen Darstellung der Dotterhaut nicht anders als im Vorbeigehen erwähnt und zwar deshalb, weil die complicirte Geschichte dieses Gebildes nur im innigen Zusammenhang mit der Geschichte des Nebendotters verständlich wird. — Soviel in allen Arbeiten über das Eierstocksei des Vogels von der Dotterhaut die Rede ist, so herrscht doch über die Lage und über die Entstehungsgeschichte derselben Nichts weniger als Klarheit.

Purkinje²⁾ schildert die Membran also: *Quandiu vitellus in ovario haeret, membranae ovuli externae, relate ad vitellinam, admodum teneram adeo crassae sunt, ut opera tantum pertinacissima a membrana vitelli penitus auferri possint, quin haec laedatur. Operae pretium esset inquirere, quale commercium inter hanc membranam et internam faciem membranae externae vasculosae in ovulo ovarii intercedat, quo fiat ut sanguis secretioni substantiae vitelli inserviat. Hoc certum est, tunc membranae vitellinae paginam internam omnem esse globulis aequalibus pellucidis ad sanguineorum formam accedentibus obductam, quos facile a globulis oleosis vitelli distinguas.* Aus diesem ganzen Passus geht hervor, dass Purkinje als Dotterhaut des Ovarialeies eine dünne Schicht ansieht, welche nach Aussen von den Granulosazellen liegt. Da er von einer allerdings mühsamen, aber doch vollständig möglichen Präparation der Dotterhaut spricht, so liegt die Vermuthung nahe, dass er die dünne Capillarschicht nebst der Supracapillaris mit zu seiner Dotterhaut gezählt habe. Diese Schichten nämlich lösen sich zur Zeit der Reife so leicht vom übrigen Follikel, dass man sie von Innen schon durch einen Pinsel abstreifen kann, und auch von Aussen lassen sie sich mit einiger Sorgfalt am reifen Follikel frei präpariren. Zieht man sie mit einer Pincette von ihrem Inhalt ab, so pflügt an ihrer Innenfläche die Schicht der Granulosazellen haften zu bleiben. Wie Purkinje, so versteht auch v. Baer unter der Dotterhaut des reifen Ovarialeies eine, nach Aussen von der Granulosa liegende verdichtete Gewebsschicht. Er drückt sich hierüber durchaus unzweideutig aus. Die Dotterhaut ist nach ihm nirgends mit der Kapsel verwachsen, hat beim reifen Dotter keine Organisation und „von ihrem späteren Zustand im gelegten Ei unterscheidet sie sich dadurch, dass an ihrer inneren Fläche eine dichtere Schicht von Dotterküglehen eng anliegt. In unreifen Dotterkugeln ist die Dotterhaut dicker, es sind viele Körnchen in ihr eingewachsen und bilden eine innere Schicht von ihr. In ganz kleinen Eiern ist statt einer dünnen Oberhaut eine dicke, ganz aus kleinen Kügelchen bestehende Schicht und es scheint daher, dass diese Schicht sich erst allmählich in die bekleidende oberhautähnliche Dotterhaut und in jene Lage von Dotterkugeln theilt, welche man im gelegten Ei, durch weisse Farbe ausgezeichnet, die ganze Masse des Dotters überziehen sieht.“

Während Purkinje noch rein anatomisch die Dotterhaut des Eierstocksfollikels beschreibt, so sucht,

¹⁾ Schon Remak scheint etwas derartiges geahnt zu haben, vergl. § 3.

²⁾ Purkinje, l. c. p. 8.

wie man sieht, v. Baer bereits über ihre Entstehungsgeschichte einiges festzustellen und wie nahe er darin der Wahrheit gekommen ist, das wird aus dem Späteren sich ergeben.

Seit Schwann ist nun der histologische Begriff einer Zellmembran mit demjenigen der Dotterhaut vermischt worden und wohl kaum zum Vortheil einer raschen Verständigung. Schwann selbst verlegt noch die Dotterhaut nach Aussens von der Granulosa, deutet sie indess bereits als Zellmembran.¹⁾ — Meckel v. Hemsbach²⁾ lässt am reifen Follikel die Dottermembran aus geschichteten Zellen bestehen (Supracapillarschicht), nach innen von ihr folgt als zusammenhängende, irisirende, steife Falten werfende Schicht eine Lage cubischer Zellen (Granulosa). Der aus Zellen gebildeten Dotterhaut stellt Meckel eine Schicht entgegen, die vor ihm nicht beachtet worden war, die er Zona nennt und als die eigentliche, aber vergängliche Eizellmembran ansieht (Zonoidschicht). Diese gleiche Schicht beschreibt Gegenbaur und schildert ihre Umbildung in die Dotterhaut, welche letztere er nach Innen von den Granulosazellen verlegt (Cuticula).³⁾ Letztere Behauptung theilt auch Hoyer. — Klebs⁴⁾ dagegen unterscheidet eine nach Aussens von den Granulosazellen liegende Dotterhaut von der nach Innen liegenden Basalmembran (der Cuticula). Erstere nimmt er gleichwohl noch als Zellmembran in Anspruch. Kölliker⁵⁾ wiederum spricht von einer nach Innen von den Granulosazellen liegenden Dotterhaut, während Allen Thomson⁶⁾ in seinen vortrefflichen Artikel über das Ei die Dotterhaut als eine spätere Bildung um Dotter und um Granulosa herum auftreten lässt.

Ueber einen Hauptpunkt, mit dessen Erledigung wir beginnen wollen, über die Beziehung nämlich der Granulosa zur Dotterhaut im reifen Ei giebt die Untersuchung des Eies im Eileiter ganz entscheidenden Aufschluss. Hier sieht man nämlich die innere Fläche der Dotterhaut mit einer Schicht polygonaler Zellen belegt, von welchen im oberen Theil des Eileiters die meisten klein (nur von 8—12 μ Dm.) sind, während einzelne grössere zwischen ihnen hervortreten. (taf. II. fig. XI.) An den Orten, wo die Zellen abgestreift sind, zeigt die Membran eine gefelderte Zeichnung, von kleinen, körnigen Leisten herrührend, welche zwischen die Zellengränzen eingeschoben waren. Die wenigsten der Zellen sind einkernig geblieben, der grössere Theil enthält 2, 3 oder auch viel mehr Kerne, die durch starke Lichtbrechung sich auszeichnen, und man hat dicht beisammenliegend alle Uebergangsformen von den kleinen, einkernigen Granulosazellen bis zu den grossen, vielkernigen und scharf umgränzten Elementen des weissen Dotters. Hält man damit zusammen, dass im gelegten Ei eine mehrfache Schicht grösserer, weisser Zellen den gelben Dotter überzieht, von welchen im reifen Eierstocksei nichts vorhanden ist, so ergibt sich der Schluss, dass 1) zur Zeit der Follikeleröffnung die Granulosazellen nach Innen von der Dotterhaut liegen und dass sie 2) während des Durchganges des Eies durch den Eileiter sich zu jener Schicht weisser Elemente entwickeln, die am gelegten Ei den gelben Dotter umgeben.

Welches ist nun aber die Entstehungsgeschichte der Dotterhaut im Ovarium und wie stellt sie sich zu der aus der ursprünglichen Zonoidschicht hervorgegangenen Cuticula?

Untersucht man grössere, gelb werdende Follikel, so findet man, dass mit dem Schwinden des körnigen Hauptdotters auch die Cuticula als selbstständige Schicht sich verliert. In Follikeln von 10—35 mm. stossen die innersten Elemente des gelben Dotters unmittelbar an eine Gewebsplatte von 5—8 μ Dicke an, welche von jenen ebenso leicht wie von der Supracapillarschicht sich ablöst. Jene Platte

¹⁾ Schwann, l. c. 59. Hoyer (Müllers Archiv 1857. pg. 52) lässt Schwann behaupten, die Epithelschicht liege nach Aussens von der Dotterhaut und bleibe beim Austritt des Eies zurück. Hievon sagt Schwann das gerade Gegentheil.

²⁾ Meckel v. H., l. c. 425.

³⁾ Gegenbaur, l. c. 515. u. fig. 2. c.

⁴⁾ Klebs, l. c. 329. und fig. 11 u. 12.

⁵⁾ Kölliker, Entwicklungsgesch. p. 27.

⁶⁾ Allen Thomson, l. c. 79.

enthält eine einfache Lage niedriger Granulosazellen, und auf dem senkrechten Durchschnitt erhärteter Follikel hat es leicht den Anschein, als ob sie ganz aus diesen gebildet wäre. Man erkennt indess bei genauer Betrachtung, nach Innen sowohl wie nach Aussen, einen schmalen, durchsichtigen Substanzsaum, der die Zellen überragt. — Da nun die Zellgränzen selbst auf senkrechten Durchschnitten etwas verwischt erscheinen, und da die ganze Membran fest zusammenhängt, so ist zu schliessen, es seien die Zellen in eine durchsichtige Substanzmasse eingebettet und durch diese mit einander verkittet.

Streift man am reifenden Follikel die innere Wandfläche ab, so erhält man grössere Fetzen einer, in steife Falten sich legenden Membran (von 3–5 μ Dm.), an deren Innenfläche die polygonalen Granulosazellen festhaften. Nach dem Abwischen der Zellen, was nach einiger Maceration leicht möglich ist, zeigt die Membran eine feinkörnige Zeichnung, welche häufig mit grosser Bestimmtheit die Zellenfelder wiedergibt. Dies, sowie die Lagerung der durchsichtigen Haut an der Aussenseite der Granulosazellen lässt keinen Zweifel, dass wir es mit der Dotterhaut zu thun haben. Zuweilen konnte ich an frischen Flächenpräparaten noch mit voller Bestimmtheit eine zusammenhängende, leicht granulirte und scheinbar weiche Lage erkennen, welche die innere Oberfläche der Zellen überzog und die ich somit für die Cuticula halten musste.

Dem Gesagten zufolge ist die Dotterhaut im reifen Eierstocksfollikel schon vorhanden als eine durchsichtige, etwas steife Membran, an deren Innenseite die Granulosazellen eingebettet sind. Ihr erstes Auftreten scheint in die letzten Tage vor dem Legen des Eies zu fallen, da man sie mit Sicherheit erst in den gelb werdenden Follikeln nachweisen kann. —

Es fragt sich nun, woher die Dotterhaut stammt. — Eine Zeitlang glaubte ich, sie sei die innerste, aus Spindelgewebe gebildete Schicht der Follikelwand, die Supracapillaris. Es bestimmte mich zu der Annahme die Beobachtung, dass die Dotterhaut des gelegten Eies ein verfilztes Faserwerk zeigt, demjenigen nicht ganz unähnlich, dass auch in der Supracapillarschicht vorhanden ist. Indess ist die Aehnlichkeit doch nur eine oberflächliche und vollends bin ich von dieser Annahme zurückgekommen, als ich sah, dass an frisch eröffneten Calices die Supracapillaris noch intact erhalten ist. — Man könnte hiernach die Dotterhaut von einer Ausscheidung der Granulosazellen ableiten, etwa in dem Sinn, dass man annähme, es finde sich etwas plastische (fibrinogenhaltige) Lymphe an der Peripherie des Follikels, welche durch eine von den Zellen ausgeschiedene, fibrinoplastische Substanz coagulirt werde. Auch hierfür liesse sich Manches anführen, besonders die Eigenschaften der feinen Dotterhautfasern, die mit denen von Fibrinfasern am meisten übereinstimmen. Es giebt aber noch eine weitere Möglichkeit, nämlich die, dass die Dotterhaut die erhärtete Cuticula sei. Diese Möglichkeit ist meines Erachtens die wahrscheinlichste. Ich denke mir nämlich, dass wie die weissen Dotterzellen allmählich durch die weiche Cuticula hindurch in den körnigen Hauptdotter und durch diesen in das Innere des Eies vordringen, so auch die letzten Granulosazellen denselben Weg antreten, und durch die Cuticula sich durchdrängen. Letztere gelangt alsdann an deren Aussenseite und in dichte Berührung mit der Supracapillaris. Hiernach erhärtet sie endlich in vollständiger Weise, nachdem bis dahin ihre Consistenz zwar zugenommen, aber doch immer noch eine geringe (eine zähschleimige?) geblieben war.

Mit der oben gegebenen Auffassung von der Abstammung der Dotterhaut findet, wie man sieht, das allmähliche, die Reifung des Follikels begleitende Schwinden der innern Cuticula seine Erklärung. Ebenso wird dadurch die so vielfach postulierte Uebereinstimmung zwischen der Dotterhaut des Vogel- und des Säugethieries hergestellt. — Mag indess dem sein, wie ihm will, so ist soviel sicher, dass die Cuticula, so lange sie überhaupt nach Innen von der Granulosa vorhanden ist, weich bleibt und dem

gleichfalls weichen, körnigen Hauptdotter innig anhaftet, und dass sonach weder die eine noch die andere von den beiden Schichten den durchtretenden Zellen ein Hinderniss in den Weg zu legen vermag.

Inwiefern die Dotterhaut im Eileiter äussere Verstärkungen erfährt, vermag ich nicht mit Sicherheit zu sagen. In ihren äusseren Schichten pflegt sie am gelegten Ei gröbere Fasernetze, oft auch längere doppelt contourirte Streifen zu zeigen, die möglicher Weise sekundäre Auflagerungen sind. Mehrmals beobachtete ich in gelegten Eiern kleine, der Dotterhaut innig anhaftende Blutherde, in einem Fall waren ihr sogar entschieden organisirte Gewebsfetzen aufgelagert. Diese Dinge können aus den Follikeln selbst oder aus dem Infundibulum des Eileiters hinzugekommen sein.

Wir haben früherhin das Verhältniss des Nebendotters zu der Granulosa verfolgt und es bleibt uns übrig, auch die Beziehungen der Granulosa zu den Bestandtheilen der Follikelwand zu studiren.

An den kleinsten, nur Bruchtheile von Millimetern messenden Follikeln bietet, wie wir früher sahen, die Wand wenig besondere Eigenthümlichkeiten, sie besteht aus dichtgedrängten Spindelzellen, und Blutgefässe dringen nur sehr vereinzelt in sie vor. Die Granulosa aber wird durch mehrfach geschichtete, kleine, eckige und granulirte Zellen gebildet. Mit dem Wachsthum der Follikel sieht man ihr Gefässsystem sich entwickeln, gleichzeitig aber auch jene merkwürdigen Kornzellenstränge, deren schon mehrfach Erwähnung geschehen ist. Am auffälligsten sind letztere an Follikeln von 1—3 mm. entwickelt (taf. II. fig. XIV), sie pflegen hier 20—40 μ breit, aus doppelten oder mehrfachen Zellenlagen gebildet zu sein und netzförmige Verbindungen unter einander einzugehen. Zwischen den Strängen zerstreut liegen auch vereinzelt Kornzellen. Es sind die Kornzellen nichts anderes als sehr körnerreiche Bindegewebszellen, welche dadurch so eigenthümlich hervorstechen, dass sie in das ganz andersartige, weit durchsichtigere Spindelgewebe eingeschoben sind.

Der genetische Gegensatz zwischen Spindel- und Kornzellengewebe ist noch weit schärfer, als ich ihn in meiner Arbeit über den Säugethiereierstock und auch in meinem Programm über die Häute annahm. Das Spindelgewebe nämlich ist ein mehr oder weniger verkümmertes glattes Muskelgewebe, dieses aber, wie wir später entwickeln werden, stammt von einer ganz anderen Embryonalanlage als die Bindesubstanz. Spindelgewebe und Kornzellen sind somit nicht nur etwa ihrem äusseren Habitus nach, sondern auch nach ihrer Geschichte vollständig auseinander zu halten.

An die, hauptsächlich in der äusseren Follikelschicht zu runden Strängen zusammengeordneten Kornzellen, schliessen sich im innern Abschnitt der Follikelwand flache Lagen von körnigen Bindegewebszellen, die mit den Zügen von Spindelzellen alterniren. Die innerste und zugleich die entwickeltste dieser Lagen breitet sich, wie wir früher sahen, unter der innern Oberfläche des Follikels aus, in der Schicht, in welcher die Capillaren ihre Endausbreitung finden. Es ist leicht, sich zu überzeugen, dass die Masse der Kornzellen zu der Zeit besonders üppig sich entwickelt, da auch die Anhäufung des Nebendotters beginnt, d. h. in Follikeln von 1—5 mm., während sie in den grösseren, der Reife nahenden Follikeln wiederum mehr und mehr verkümmern.

An Follikeln zwischen 3 und 10 mm. pflegt die Granulosa nach Innen und nach Aussen scharf sich abzugrenzen. Die Zellen besitzen eine gestreckte Gestalt und stehen mit ihrem längsten Durchmesser senkrecht zur Wand. Die Länge der einzelnen Zellen ist im Allgemeinen der Dicke der ganzen

Zellenschicht gleich, indess macht sich auch jetzt noch eine Andeutung von Schichtung in der Incinanderkeilung und reihenweisen Schichtung der Zellkörper bemerkbar. Sehr scharf tritt an den fraglichen Follikeln die Cuticula hervor als ein $2-4\mu$ breiter, durchsichtiger Saum. Die Granulosazellen haften der Cuticula zu der Zeit fest an, und folgen ihr meist in weiter Ausdehnung, wenn der Follikelinhalt entleert wird. Andererseits haftet aber die Cuticula auch am körnigen Dotter an, und meist erhält man an feinen Durchschnitten Bilder, wie das fig. XII. taf. II. abgebildete, wo die streifige Granulosa, die Cuticula, der körnige Dotter und die innerste Schicht des weissen Dotters eine im Zusammenhang sich auslösende Gewebsschicht bilden. Bei jener Figur ist ein weiteres Verhältniss abgebildet, das man häufig genug trifft, und welches beweist, dass die Granulosazellen auch nach Aussen in inniger Beziehung zur Nachbarschicht stehen. Man sieht nämlich, dass beim Ablösen der Granulosa ein Theil der Zellen an der Follikelwand haften bleibt, ebenso bemerkt man bei den abgelösten Zellen kleine Zacken an der nach Aussen gekehrten Grundfläche.

Halten wir nun zusammen, dass die Granulosazellen in früher Zeit von den Kornzellen weder durch Form noch durch andere Verhältnisse sich unterscheiden, dass sie weder in ihrer Form noch in ihrer Anordnung die Charactere eines ächten Epithels theilen, dass ferner die Kornzellen eben zu der Zeit auf das reichlichste sich entwickeln, da die Bildung des Nebendotters eine regere wird, dass ihre innerste, in der Capillarschicht gelegene Ausbreitung von der Granulosa nur durch die dünne, aus Spindelzellennetzen gebildete Supraepillaris getrennt ist, dass wir endlich keinen Grund haben, diese Schicht als Durchgangshinderniss anzusehen, so kommen wir zu folgendem Schluss: Es ist die Granulosa mit den Kornzellen in eine Reihe zu stellen, sie ist im Grunde nichts Anderes, als die innerste und compacteste Schicht von Bindegewebszellen, welche über das Flechtwerk von Spindelgewebe in den Follikelraum sich vordrängt, ähnlich wie dies für die Endothelien an den inneren Gefässflächen sowohl, als an der Peritonäalfäche statt findet.

Was mich in dieser Annahme bestärkt, das ist das Verhalten der Follikel nach der Entleerung des Eies. Da sieht man nämlich sehr bald die Bindegewebszellen massenhaft über die innere Follikeloberfläche emporwuchern, besonders aus der Umgebung der radialen Venenstämmen. In dem also entstehenden Granulationsgewebe entwickeln sich weiterhin Blutgefässe, und der sich vascularisirende Bindegewebspfropf schliesst binnen Kurzem die Follikelhöhle zu.

Ich habe oben den Prozess der Dotterbildung nach seinem zeitlichen Ablauf mit der Eiterung verglichen; aus den eben gemachten Auseinandersetzungen geht hervor, dass zwischen beiden Prozessen noch eine tiefere Uebereinstimmung besteht, insofern beide auf massenhaftes Auftreten junger Bindegewebszellen hinauslaufen; diese machen im Follikel des Vogel-Ovariums eigenthümliche Metamorphosen durch, die wir an Eiterzellen nicht zu beobachten pflegen, die aber mit der ganz besonderen Bedingung des Zusammentreffens der Granulosazellen mit dem Ei in Beziehung stehen mögen. Wollten wir übrigens etwas weiter gehen, so könnten wir in der Kernlösung und der gleichzeitigen Färbung der Säugethierblutkörper einen Vorgang finden, der wenigstens nach gewissen Seiten der Bildung den gelben Dotterkugeln sich anschliesst.

Wovon hängt nun aber die üppige Proliferation der Bindegewebszellen im Follikel ab? Hier müssen wir auf ein physiologisches Princip kommen, dass ich schon s. Z. in meinem Programm hervorgehoben habe¹⁾ und dessen Allgemeinheit mir durch zahlreiche neue Beobachtungen völlig bestä-

¹⁾ l. c. p. 31 bis 33.

tigt worden ist, es ist dies das Princip der Einwirkung von Zellen verschiedenen Ursprungs auf einander. Wie die wachsenden Epithelien, wie das sich entwickelnde Nervensystem und die sich bildenden Muskeln das Bindegewebe ihrer Umgebung zu Vegetationsvorgängen anregen, als deren Produkt wir unter Anderem die umgebenden Capillarschichten treffen, so kann auch das Ei als ein Vegetationsreiz auf seine Nachbarschaft wirken (wohl durch Erzeugung gewisser in die Umgebung diffundirender Umsetzungsprodukte), und so erfolgt die Bildung von Gefässen und von massenhaften jungen Bindegewebszellen. Diese Production wächst in eben dem Maasse als durch Eröffnung der zuführenden Gefässbahnen das zum Wachsthum erforderliche Ernährungsmaterial zur Verfügung gestellt wird. So lange das Ei in den flüssigkeitsarmen Schichten des Ovarium steckt, so bleibt die Reizung ziemlich latent, hat aber einmal dies Verhältniss sich geändert, so steigert sich der ganze, vom Primordialei angeregte Neubildungsvorgang mehr und mehr, bis er endlich durch Sprengung des Follikels sich selbst ein Ende setzt. Nur kurze Zeit überdauert die Produktion von Bindegewebszellen und Gefässen jene Episode und liefert noch das Granulationsmaterial zur Ausfüllung des geborstenen Kelches.¹⁾

Beim Säugethier sehen wir denselben Neubildungsprozess im Bindegewebe des Follikels die Reifung des Eies begleiten, offenbar läuft er aber nicht mit der ausserordentlichen Rapidität ab, und dies mag der Grund sein, wessalb statt der Anhäufung massenhaften Nebendotters die Bildung einer reich vaskularisirten Haut, der tunica intima in den Vordergrund tritt.

Führen wir den Ursprung des Nebendotters auf das Bindegewebe zurück, so verliert der viel verspottete Vergleich, den Meckel v. Hemsbach zwischen gelbem Dotter und Corpus luteum angestellt hat, viel von seinem Paradoxen. Obwohl der Vergleich natürlich nur mit vielen Restrictionen kann aufrecht erhalten werden, so liegt ihm doch die richtige Betrachtung zu Grunde, dass dasselbe gelb pigmentirte Fett in den Zellen des Corpus luteum und der innern Follikelhaut der Säugethiere, wie in den gelben Dotterkugeln des Huhnes vorkommt, welchen Bildungen noch diejenigen angereicht werden können, aus welchen beide ihren Ursprung ziehen, die Kornzellen des ovariellen Stroma.

Recapituliren wir nochmals in kurzen Zügen die Verhältnisse des Vogelovariums, so haben wir im Stroma zwei Elemente, das bindegewebige, durch die Kornzellen und die Gefässendothelien repräsentirt, und das muskulöse durch die eigentlichen glatten Muskeln, die verkümmerten Spindeln und die streifigen Lamellen vertreten. Im Innern des Follikels treffen wir das, aus Keimbläschen und Hauptdotter bestehende Primordialei und den Nebendotter, nebst der Granulosa. Letztere, von den Kornzellen des Stroma abstammend, liefert den weissen Dotter, aus welchem durch eine fernere Metamorphose der gelbe sich bildet. — Entleert wird der gesammte Inhalt des Follikels mit sammt der Granulosa und mit der, nach Aussen von letzterer liegenden Dotterhaut. Die Elemente der Granulosa, welche zur Zeit der Ausstossung

¹⁾ Seitdem obiges geschrieben wurde, ist in Virchow's Archiv (Bd. XL p. 1) die wichtige Arbeit von Cohnheim erschienen, welche den Eiter aus dem Blut ableitet. Obige Darstellung lässt sich mit leichten Modificationen den neuen Begriffen anpassen. — Uebrigens wird es jetzt möglich sein, die von mir gegebene Bildungsgeschichte des Nebendotters experimentell zu prüfen. Der strenge Beweis für ihre Richtigkeit wird dann geleistet sein, wenn es gelingt, Farbstoffkörner, die in die Cirkulation eingeführt wurden, im Innern der Dotterelemente wieder aufzufinden. Leider erlaubt mir die Jahreszeit nicht, den Versuch sofort anzustellen.

noch vorhanden sind, wandeln sich während des Durchgangs des Eies durch den Eileiter zu den weissen Zellen um, die man am gelegten Ei dicht unter der Dotterhaut findet.

Der Vergleich mit dem Säugethiereierstock ergibt übereinstimmend:

- 1) die erste Bildung der Follikel bei beiden Klassen, das Auftreten der mehrfach geschichteten Granulosa um das Primordialei herum, die Zusammensetzung des Stroma aus modifizierten muskulösen Gefässwandungen und das Auftreten von Bindegewebeelementen in Form von Kornzellen.
- 2) die ursprünglich dichte Berührung des körnigen Hauptdotters des Primordialeies mit den Granulosazellen, und das spätere Auftreten einer körnerlosen, durchsichtigen Zwischenschicht. Diese, beim Säugethier zu einer festen Membran erstarrend, scheint, wenn auch später, beim Vogel dieselbe Metamorphose durchzumachen.
- 3) Nach den, durch die Abbildungen von Bischoff und von Coste¹⁾ unterstützten Beobachtungen Pflügers²⁾ treten beim Säugethiere Elemente der Granulosa durch die Zona hindurch bis zum Hauptdotter, und bilden nach Aussen von diesem eine dünne Schicht von Nebendotter. Beim Vogel findet derselbe Durchtritt von Granulosazellen statt, allein er geht hier viel weiter und führt die eingewanderten Elemente in's Innere des Hauptdotters selbst. Dieser wird schliesslich durch die massenhaft eingetretenen Elemente zersprengt und zieht sich zu einer kleinen, der Nebendottermasse aufliegenden Scheibe zusammen.
- 4) Bei beiden Thierklassen wird der gesammte Follikelinhalt ausgestossen. Bei den Vögeln, bei welchen auch die letzten Granulosazellen durch die Zona durchtreten, wird von dieser, resp. von der aus ihr hervorgegangenen Dotterhaut der gesammte Follikelinhalt zusammengehalten, und erhält sodann beim Durchtritt durch den Eileiter weitere secundäre Hüllen. Beim Säugethier dagegen zerstreuen sich die, lose ausserhalb der Zona liegenden Granulosazellen, und bleiben allem Anschein nach für die fernere Entwicklung ohne Bedeutung.

¹⁾ Bischoff Entwicklung des Kanincheneies taf. I. u. taf. II. u. Coste, l. c. Kaninchen taf. II.

²⁾ Pflüger, Eierstöcke. p. 82 u. taf. V fig. 6—8.

II. Die Entwicklungsvorgänge bei eintretender Bebrütung.

Die embryonalen Keime und ihre Verwendung.

Wir haben im Bisherigen den Bau des gelegten Eies und die Geschichte seiner Bildung im Eierstock verfolgt. — Jeder Follikel in seiner elementarsten Form umschliesst neben der primordialen Eizelle eine Schicht von Granulosazellen. Die Erstere besteht aus dem körnigen Hauptdotter und dem Keimbläschen, welche beiden Bestandtheilen langsam aber stätig anwachsen. Weniger gleichmässig, aber weit mächtiger entwickelt sich die Masse der Granulosazellen und von ihnen lässt sich mit grösster Wahrscheinlichkeit darthun, dass sie von bindegewebiger Abstammung sind. Ihre Hauptwucherung fällt auf die Zeit der eigentlichen Follikelreifung. Massenhaft dringen die neugebildeten Zellen in das primordiale Ei ein und, indem sie eine Reihe eigenthümlicher Metamorphosen durchmachen, entwickeln sie sich zu den Elementen des Nebendotters, den weissen Dotterzellen und den gelben Kugeln. Der Hauptdotter, Anfangs durch die eintretenden Elemente zur Hohlkugel ausgedehnt, zieht sich später zu einer, das Keimbläschen umschliessenden Scheibe zusammen, und diese wandelt sich nach stattgehabter Befruchtung beim Durchgang durch den Eileiter zu der aus getrennten Zellen bestehenden Keimscheibe um. Den Vorgang selbst dieser Umbildung habe ich nicht geschildert, obwohl ich eine Anzahl von Eiern aus dem Eileiter untersucht habe, weil ich zur Zeit Nichts zu geben im Stande bin, was der schönen Darstellung von Coste irgend wie könnte an die Seite gestellt werden.

Während die Befruchtung im Hauptdotter Vorgänge ganz neuer Art anregt, gehen im Nebendotter keine Veränderungen vor sich, die nicht schon vor der Befruchtung, oder auch ohne diese in ganz analoger Weise ihren Ablauf finden.

An dem Aufbau des embryonalen Körpers theiligt sich durch directen Uebergang der morphologischen Elemente ausser der Keimscheibe ein Theil des weissen Dotters, nämlich der Keimwall und ein Theil der Dotterrinde. Der Rest des Nebendotters kommt blos als chemisches Nahrungsmittel zur Verwendung, für ihn können wir daher mit Recht die übliche Bezeichnung eines Nahrungsdotters beibehalten.

Die Keimscheibe und die an dem Körperaufbau Theil nehmenden weissen Zellen finden nicht dieselbe Verwendung. — Aus der Keimscheibe entwickelt sich das gesammte Nervengewebe, das Gewebe der quergestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der

(ächten) Epithelien und der Drüsen. Aus den Elementen des weissen Dotters geht das Blut hervor und die Gewebe der Binde-substanz. Wir können jene erste Anlage als Hauptkeim oder Archiblast von der letzteren dem Nebenkeim oder Parablast unterscheiden. Wollte man die beiden Keime nach ihrer physiologisch hervorragenden Leistung bezeichnen, so könnte man den einen den Neuroblasten, den anderen den Hämoblasten nennen.

Es wird zweckmässig sein, schon hier die tiefen Gegensätze hervorzuheben, in welchen die Produktionen beider Keime zeitlebens zu einander stehen.¹⁾

Anatomisch und physiologisch bildet jede der beiden grossen Gewebs-Gruppen ein Ganzes, das dem Andern scharf sich gegenüberstellt. Wir können uns die sämtlichen Binde-substanzen aus dem Körper entfernt denken, und es bleibt ein Gerüst übrig mit Gehirn und Rückenmark als Axe, mit Muskeln, Drüsen und Epithelien als äusserer Umkleidung und mit den peripherischen Nerven als verbindendem Astwerk. Alle Theile dieses Ganzen stehen zum Nervensystem in näherer oder entfernterer Beziehung. Während die Muskeln und Drüsen von ihm zu ihren Leistungen bestimmt werden, erscheinen die Epithelien als die Träger der letzten Endorgane centripetalleitender Fasern. Wie weit in diesem Gesamtsystem eine wirkliche Continuität der zusammensetzenden Elemente hergestellt ist, das lässt sich beim jetzigen Stand unserer histologischen Kenntnisse nicht mit Sicherheit aussagen. Zwischen Gehirn, Rückenmark und Nerven ist eine solche Continuität unzweifelhaft in weitester Ausbildung vorhanden. Zwischen Nerven und Muskeln, zwischen Nerven und Drüsen, sowie zwischen Nerven und Epithelien besteht wenigstens überall die innigste Juxtaposition und neuere Beobachtungen weisen bekanntlich darauf hin, dass mancherorts die Beziehung eine noch tiefere ist, und das wenigstens ein Theil der Epithelial- und Drüsenzellen die letzten Enden der Nervenfasern geradezu in sich aufzunehmen vermag. — Anderseits fehlt es unter den Produkten des Hauptkeimes auch nicht an solchen, welche früher oder später in eine gewisse Unabhängigkeit vom Ganzen sich setzen. Dahin gehören die verhornten Theile, die allerdings mit der Verhornung auch ihre Lebenseigenschaften verloren, dahin ferner die Linse, zu der sich bis jetzt wenigstens keine Nerven haben hin verfolgen lassen. — Die Beziehungen zwischen den Elementen des archiblastischen Körpergerüsts bilden sich grossentheils erst secundär aus. Secundär treten die aus dem Medullarrohr hervorsprossenden Nerven zu den Muskeln, secundär treten sie zu den verschiedenen empfindenden Flächen und zu den Drüsen, und secundär wachsen sie auch von den sensibeln Ganglien aus in's Medullarrohr hinein. Auf die Gliederungen und vollständigen Trennungen, welche im Bereich des Hauptkeimes frühzeitig sich geltend machen, folgt die Anknüpfung neuer Verbindungen zwischen den bereits geschiedenen Theilen, und so treten diese schliesslich in jenen inneren Verband, welcher die ausgebildetste Centrirung aller ihrer Leistungen möglich macht.

Wie wir uns ein zusammenhängendes Gerüst von den äusseren Formen des Körpers denken können, welches nur aus archiblastischen Geweben besteht, so können wir uns auch ein solches vor-

¹⁾ Die nachfolgende Ausführung schliesst sich an diejenige an, welche ich in meinem Programm über die Häute pg. 9 u. f. gegeben habe. Ich hatte dort das mittlere Keimblatt den beiden Gränzblättern gegenüber gestellt und dabei war das Verhältniss auffallend geblieben, dass die Muskeln gleichen Ursprunges sein sollten, wie die Binde-substanz. — Die Lehre vom mittleren Keimblatt, wie ich sie dort, in weiterer Ausführung Remak'scher Principien gegeben habe, ist fortan nicht mehr haltbar. Ein mittleres Keimblatt als einheitliches Elementarorgan existirt zu keiner Zeit. Das, was spezifisch auf seine Rechnung gesetzt wurde, die Erzeugung der Binde-substanzen (inclus. des Blutes) fällt dem Nebenkeim zu, während die Chorda dorsalis, die Urvirbel und die Remak'schen Seitenplatten Produktionen des Hauptkeimes, und zwar theils von dessen oberem, theils von dessen unterem Blatte sind.

stellen, das einzig aus den parablatischen Geweben sich aufbaut. Es bildet das letztere den inneren Ausguss von jenem. Muskeln, Drüsen, centrale und periphere Theile des Nervensystems, Schleimhaut und äussere Haut, sie alle besitzen ein parablatisches Skelett und zum Theil parablatische Umhüllungen, welche je nach dem Grad und der Form ihrer Entwicklung mehr oder weniger ausgeprägt die Eigenschaften des betreffenden Organes bedingen helfen.

Die äussere Continuität des parablatischen Körpergerüsts ist vollständiger als die des archiblastischen. Während aber bei diesem zu dem Nebeneinanderliegen der elementaren Bestandtheile noch grossentheils ein innerer Verband hinzukommt, so tritt bei jenem solch eine innere Continuität sehr zurück. Grossentheils sind die Zellen nur äusserlich zusammen gehalten durch festere oder weichere, ja selbst flüssige Intercellularsubstanzen, oder wo sie unter einander in Verbindung treten, wie in gewissen Bindegewebsformen, da haben wir keinen Grund, dem Verband eine irgendwie tiefere physiologische Bedeutung zuzuschreiben. Die verschiedenen Abschnitte des parablatischen Gerüsts hängen unter einander zusammen aus demselben Grunde, aus dem die Zweige und Aeste eines Baumes mit dem Stamm zusammenhängen, weil immer ein Theil aus einem vorher dagewesenen sich hervorbildet, und weil in diesem, durch successive Apposition sich mehrenden Fachwerk niemals andere als histologische Gliederungen sich geltend machen.

So innig im Ganzen und in allen einzelnen Theilen archiblastisches und parablatisches Körpergerüst sich durchdringen, so treten sie doch nirgends in eine andere Verbindung, als in die des Nebeneinanderseins. Wir können uns in Gedanken das eine Gerüst auf das sauberste aus dem andern herausgelöst denken, ohne Verletzung einer Continuität. Am einfachsten gestaltet sich die Sache bei den nervösen Centralorganen und bei der Retina, wo die, das parablatische Gerüst einzig repräsentirenden Capillaren so lose in die Maschenräume der archiblastischen Gewebsmasse eingefügt sind, das sie wie die Finger aus einem Handschuh herausziehbar sind. Für die übrigen Organe macht sich die Sache meist complicierter, aber das Princip der Juxtaposition bleibt überall dasselbe.

Der grösste Gegensatz besteht zwischen der physiologischen Dignität der beiden Gewebssysteme. Auf das System der archiblastischen Gewebe sind alle jene Leistungen concentrirt, die, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, um ihrer selbst willen da sind, die Leistungen, die jedem Geschöpf sein spezifisches Gepräge geben, die es zu dem machen, was es eben ist. Wir können uns die sämmtlichen parablatischen Gewebe durch irgend andere passende Einlagen von ähnlichen mechanischen Eigenschaften ersetzt denken, es wird die spezifische Natur des Geschöpfes dadurch nicht verändert, es behält dieselben psychischen Eigenschaften, dieselbe Kraft und Leichtigkeit seiner Bewegungen, dieselbe Leistungsfähigkeit seiner Sinne. Nehmen wir nun aber einem Körper sein archiblastisches Gerüst weg, so bleibt eine Masse, die für sich allein keinerlei Bedeutung mehr hat. Gegenüber dem archiblastischen Körper repräsentirt der parablatische vollständig das untergeordnete Princip. Alle seine Leistungen behalten ihren Sinn nur so lange, als sie zu den Leistungen der archiblastischen Theile in Beziehung gedacht werden. Die Knochen, die Knorpel, die Bänder, die Sehnen, sie können nur so lange verstanden werden, als wir sie uns mit den Muskeln in Verbindung denken. das ganze reich verzweigte Röhrenwerk der Gefässräume verliert von dem Augenblick sein Interesse, wo wir ihm das arbeitende Herz entziehen, und wo wir uns dasselbe ausser Verband denken mit den zu ernährenden, archiblastischen Geweben. Die Herstellung stützender und verbindender Gerüstmassen, die Bereitung, Aufspeicherung und Fortleitung der Ernährungsflüssigkeiten, des Blutes und der von ihm sich abspaltenden Transsudate, das sind die Functionen der parablatischen Gewebe. Diese repräsentiren daher für die übrigen Gewebe, das was Bernard jüngst

mit einem sehr treffenden Ausdruck das innere Medium genannt hat, d. h. die Bedingungen zur Entwicklung und Erhaltung ihres Lebens.¹⁾

Die Unterordnung der parablatischen Gewebe unter die archiblastischen findet ihren Ausdruck auch im gesammten Gang der Entwicklung. Von Anbeginn übernimmt der Hauptkeim die Oberleitung bei der Bildung des Körpers. Durch das Wachsthum und die Gliederung seiner Produkte wird der Körper zunächst nach seinem Hauptplane angelegt, und secundär erst wachsen von der Peripherie her, in der später zu betrachtenden Weise die Produkte des Nebenkeimes in die Lückenräume hinein, welche im Gebäude des Hauptkeimes ausgespart bleiben. Dies Verhältniss erhält sich auch später, secundär wachsen die Gefässe zwischen die Läppchen der sich bildenden Drüsen, secundär in die vorhandenen Hohlräume von Hirn und Rückenmark, secundär ferner in diejenigen der Retina. Wenn ich daher oben das parablatische Gerüst einen innern Ausguss des archiblastischen genannt habe, so ist damit mehr als ein rein topographisches Bild gegeben, es drückt jene Bezeichnung auch das genetische Verhältniss aus, nach welchem uns überall die Anlage des Hauptkeims als das Frühere, die Bildung des Parablastgerüsts als das Spätere erscheint.

Überall sind es die Gefässe, (oder richtiger gesagt die Endothelaukleidungen derselben), welche als die ersten Pioniere der Binde-substanzentwicklung auftreten, an sie schliessen sich später mehr oder minder mächtige Adventitien an, welche zu Bindegewebe, zu Knorpel und zu Knochen sich sondern. Welches die besonderen Bedingungen dieser Sonderung sind, das werden wir später zu ermitteln suchen, und ebenso werden wir genauer feststellen müssen, wie allenthalben die archiblastischen Gewebe direct die Entwicklung der parablatischen beeinflussen.

Von den beiden Keimen repräsentirt nur der Archiblast das unmittelbare Produkt der Zeugung. Seine Bildung ist an das Zustandekommen einer wirksamen Befruchtung gebunden, während die Elemente des Nebendotters, wie dies schon oben hervorgehoben wurde, dieselben sind im Eierstock, wie im gelegten Ei. Wenn wir später sehen, dass aus dem Nebenkeim Gefässe, Bindegewebe, Knorpel und Knochen sich bilden, Dinge, die im unbefruchteten Ei selbst bei der Bebrütung niemals entstehen, so haben wir darin allerdings auch einen Einfluss der Befruchtung, allein dieser Einfluss ist nur ein indirecter, und er wird durch die besondere Form der Entwicklung bedingt, die der Hauptkeim nimmt. Der Nebenkeim ist daher im Gegensatz zum Hauptkeim eine rein mütterliche Mitgift, ein Material, das dem Gelde ähnlich, zu Vielem verwendbar erscheint, dessen besondere Verwendungsweise aber bei der Entstehung nicht vorgesehen ist, sondern nach den besonderen Bedingungen, unter denen die Verwendung erfolgt, bald so, bald anders sich gestaltet.

Der Stoss, den das primordiale Ei im Acte der Zeugung erhält, beherrscht die ganze nachfolgende Entwicklung archiblastischer Gewebe bis zum Lebensende. Diese Entwicklung, in Abhängigkeit von inneren und äusseren Medien stehend, wird bald mehr, bald minder eingreifende Hemmungen erfahren können, allein sehen wir von dieser relativ zufälligen Verunständung ab, so führt, wie dies am schlagendsten die Erblichkeitsverhältnisse zeigen, die ganze Reihenfolge von Bildungsvorgängen im Hauptkeim auf jenen ersten Reiz zurück, den der Samen bei einmaliger Berührung auf das primordiale Ei ausgeübt hat. Beliebige äussere Reize, die auf den einmal ausgebildeten Nerven, auf den Muskel, auf die Drüsenzelle einwirken, veranlassen in diesen augenblicklich gewisse moleculäre Vorgänge, die bei jedem der genannten Theile ihren eigenthümlichen Character besitzen, niemals aber sehen wir, dass solch' ein Reiz Pro-

¹⁾ Cl. Bernard, leçons sur les tissus p. 54 u. f.
His.

duktion neuer Nervenzellen oder Nervenfasern, oder auch nur neuer Muskelemente nach sich zieht. Dieser beschränkten, und durch den Zeugungsact bestimmt vorgeschriebenen Produktionskraft des Archiblasten gegenüber, ist diejenige der parablatischen Gewebe eine unbegrenzte. Jeder auf ein parablatisches Gewebe wirkende Reiz macht dieses in kürzester Zeit zum Sitz lebhafter Zellenneubildung, an welche sich die Bildung von Gefässen oder von Bindegewebe u. dergl. anreihen kann. Die Wirkung eines solchen Reizes ist aber eine, der Zeit nach kurze, nach wenigen Tagen erlöschte sie, wie wir z. B. an dem typischen Ablauf einer jeden Entzündung sehen. Nur dadurch kann sonach die Produktion der parablatischen Gewebe fort und fort voranschreiten, dass auch fort und fort an den betreffenden Lokalitäten die Bedingungen der Reizung selbst sich erneuern.

Die gesammte Bildung des paraplastischen Körpergerüsts führt sich, wie mir kaum zweifelhaft erscheint, auf die immer sich erneuernden Reize zurück, welche Seitens der archiblastischen Gewebe auf ihre parablatische Nachbarschaft ausgeübt werden.¹⁾ Gerade die früher geschilderte Geschichte der ovariellen Follikel giebt für diese Abhängigkeit parablatischer Gewebe von archiblastischen Zellen sprechende Belege, denn wie wir sahen, so schliesst die so massenhafte Produktion parablatischer Zellenmassen fast in demselben Momente ab, da das einem fremden Körper ähnlich wirkende Ei den Follikel verlassen hat.

Sind nun aber die beiden in ihrer Entwicklung so differenten Keime zu irgend einer Zeit derselben Quelle entsprungen? Ich habe oben gezeigt, dass mit grösster Wahrscheinlichkeit die Zellen der Granulosa nichts Anderes sind, als die innerste Schicht von Bindegewebszellen, welche die aus Spindelgewebe gebildete Follikelwand überschritten haben. Aus den Granulosazellen geht nun aber der gesammte Nebendotter, also auch der Nebenkeim hervor. Wir hätten sonach in der That zwei Gewebefamilien, von welchen jede seit der Zeit der ersten Entstehung in geschlossener Reihenfolge sich fortgepflanzt hat, jeweilen mit der anderen Familie zu gemeinsamen Bau sich vereinigend, niemals aber dem Charakter ungetreu werdend, den sie einmal erhalten. Es ist dies, wie man sieht, eine Complication auf einem Gebiete, auf welchem die neueren Arbeiten über die Entstehung organischen Lebens sie am wenigsten hätten erwarten lassen. Nicht jede Zelle kann zu Allem werden, sondern der Einen ist dieser, der Andern ein anderer Kreis von Entwicklungsmöglichkeiten erschlossen.

Das Wachsthum und die primäre Gliederung der Keimscheibe.

In dem eben abgeschlossenen Capitel über die Rolle der beiden Keime habe ich verschiedentlich den nachfolgenden Specialbeschreibungen vorgreifen müssen. Ich werde das auch in diesem, der Mechanik der ersten Entwicklung gewidmeten Abschnitte nicht vermeiden können. Die Menge der zu betrachtenden Einzelvorgänge ist zu gross, ihre Schilderung zu umständlich, als dass es nicht wünschenswerth wäre, zur Erleichterung der Uebersicht einige leitende Gesichtspunkte vor auszusetzen.

Mit dem Eintritt der Bebrütung nimmt das obere Blatt der Keimscheibe an Umfang und an Dicke zu. Die ihm anhaftenden subgerminalen Fortsätze vergrössern sich gleichfalls, sie verbinden sich unter einander immer inniger, und es entsteht durch ihre Vereinigung eine zusammenhängende Zellenlage; diese

¹⁾ Vergl. hierüber m. Programm p. 32 u. 33 und M. Schultze's Archiv I. 197.

löst sich, zunächst im Bereich der Area pellucida, vom oberen Keimblatt ab. Die Keimscheibe besteht sonach jetzt in ihrem centralen Theil aus zwei Blättern, einem oberen, diekeren und einem unteren, dünneren. Die Lösung beider Blätter erfolgt nicht überall zugleich, sie schreitet innerhalb der Area pellucida von vorn nach rückwärts und von Aussen nach Innen fort. Eine feste Verbindung erhält sich längs eines schmalen Streifens, welcher in der Richtung der künftigen Körperaxe vom Centrum der Keimscheibe nach hinten sich erstreckt. Das Flächenbild dieses Streifens ist der Primitivstreif v. Baer's oder Axenstreif, wie man ihn auch, in Berücksichtigung der vielen Missdeutungen nennen kann, die v. Baer's Bezeichnung erfahren hat. Die Zellenmasse, welche die Verbindung zwischen beiden Blättern herstellt, mag der Axenstrang heissen.

Das obere Keimblatt liefert das cerebrospinale Nervensystem, die animalen Muskeln, die Wolffischen Körper nebst den von ihnen abstammenden Sexualdrüsen und bleibenden Nieren, sowie die Epidermis mit ihren Abkömmlingen und unmittelbaren Fortsetzungen (Epithel und Drüsen der Mundhöhle und der Kloake).

Das untere Keimblatt nebst dem Axenstrang liefert die Chorda dorsalis, das System des N. sympathicus, die gesamte glatte Muskulatur, sowie die Epithelien und Drüsen der inneren Schleimhäute.

Mit Rücksicht auf die höchsten Leistungen beider Blätter, die Bildung nämlich von Nerven und Muskeln, erscheint es durchaus gerechtfertigt, auf die Bezeichnungen *animales* und *vegetatives* Blatt zurückzukommen, welche v. Baer eingeführt, Remak wiederum verdrängt hat.¹⁾

Bei der Bildung von Organen können sich die Produkte beider Keimblätter mannigfach combiniren, so tritt das animale Nervensystem mit dem vegetativen in Verbindung und gewinnt die Oberherrschaft über dieses, so treten in Begleitung der Gefässe organische Muskeln und organische Nerven in fast alle Organe des animalen Lebens, so wird das Herz als ein, seiner Anlage nach animaler Muskel, vegetativ innervirt u. s. w.

Zwischen dem oberen und dem unteren Keimblatte erfolgen weitere Flächenscheidungen. An der unteren Fläche des oberen Keimblattes bildet sich die obere Nebenplatte, oder wie wir sie nach ihrem späteren Schicksale nennen können, die animale Muskelplatte. Der über ihr befindliche Theil des animalen Blattes mag das obere Gränzblatt heissen. Ebenso entsteht an der oberen Fläche des unteren Blattes die untere Nebenplatte oder vegetative Muskelplatte, die wir nunmehr von dem darunterliegenden unteren Gränzblatt, dem Darmdrüsenblatt Remak's zu unterscheiden haben. Auch die Muskelplatten lösen sich nicht mit einem Male; sie bleiben sowohl mit den anstossenden Gränzblättern, als unter einander, stellenweise noch während geraumer Zeit, in Verbindung. Sie bilden sich blos in dem Theile der Keimscheibe, welcher später zum Embryo wird. Wir unterscheiden diesen Abschnitt als Keimzone von der ihn umgebenden Aussenzone des Fruehthofes. — Von den beiden Muskelplatten wird die obere bald viel mächtiger, als die untere, und mit zunehmendem Wachstum schiebt sich ihre Gränze weiter nach Aussen vor, als die der letzteren.

Das Darmdrüsenblatt wird ziemlich frühe von seiner Nebenplatte dadurch geschieden, dass das Gefässblatt zwischen beide sich eindringt. Das Gefässblatt nämlich ist das Produkt des Nebenkei-

¹⁾ Selbstverständlich sind die Bezeichnungen *animal* und *vegetativ*, oder *organisch* in jenem Sinn zu nehmen, der ihnen seit Bichat conventionell zukommt, wonach man die Organe des bewussten Lebens *animal*, die des unbewussten *vegetativ* nennt. In dem Sinn also, in welchem man von vegetativen Nerven und von vegetativen oder organischen Muskeln spricht.

mes. Seinen Anfang im Keimwall nehmend, schiebt es sich allmählig über den Rand der Area pellucida gegen die Keimzone, und gegen den in dieser liegenden Axenstrang vor. Die Bahn, auf welcher es zuerst die Keimzone erreicht, ist der eben bezeichnete Zwischenraum zwischen dem Darmdrüsenblatt und seiner Muskelplatte. Von da aus rückt es im ferneren Lauf der Entwicklung weiter, schiebt seine Ausläufer zwischen die sich bildenden Urwirbel, sowie zwischen animale Muskelplatte und oberes Gränzblatt, und es kleidet schliesslich alle die Zwischenräume aus, die die einzelnen Theile des Hauptkeimes zwischen sich frei gelassen haben.

Gleichzeitig mit der ersten Blätterspaltung beginnen an der Keimscheibe Falten aufzutreten, die sich sodann bald weiter entwickeln und die späteren, weitergehenden Gliederungen einleiten. Anfangs ziemlich regellos vertheilt, nehmen die Falten allmählig ein bestimmteres Gepräge an, und es bilden sich nun 2 longitudinale und 2 transversale Systeme aus, die sich je mit einander kreuzen. Die Reihenfolge der Falten in jedem der 4 Systeme ist eine gegebene, dagegen ist die quantitative Entwicklung der Falten in den verschiedenen Systemen eine verschiedene. Die beiden longitudinalen Systeme sind symmetrisch mit Bezug auf eine Längsaxe, die beiden Transversalsysteme dagegen entsprechen sich zwar in der Reihenfolge mit Bezug auf eine centrale Queraxe, dagegen sind sie von sehr ungleicher Ausbildung, indem je die vorderen Falten mächtiger sind, als die hinteren. Alle Falten entwickeln sich in den höheren Schichten mehr als in den tieferen, sie entwickeln sich am beträchtlichsten in dem oberen Gränzblatte, weit weniger in der oberen Muskelplatte, noch weniger in der unteren und am wenigsten im Darmdrüsenblatt.

Indem wir von der zeitlichen Reihenfolge der sich bildenden Falten absehen und blos auf die räumliche Rücksicht nehmen, können wir für das obere Gränzblatt folgendes Schema aufstellen: Zwei seichte Rinnen kreuzen sich im ursprünglichen Centrum der Keimscheibe und scheiden die Area pellucida in 4 Quadranten, von welchen die vorderen frühzeitig breit und kurz, die hinteren lang und schmal werden. Die centrale Querrinne bezeichnet die Gränze von Kopf und von Rumpftheil, während die longitudinale die Scheidung von rechts und links angiebt. Die hintere Hälfte der longitudinalen Centralrinne vertieft sich zu einer scharfen Furche der Primitivrinne. Die Keimzone zweigt sich von der Aussenzone durch die beiden vorderen und die beiden seitlichen Gränzzinnen ab. In der Aussenzone erhebt sich das obere Gränzblatt zu 4 Falten, den Aussenfalten, von welchen die beiden seitlichen später das Amnion bilden. Die Gestalt der Keimzone, wie die des ganzen Fruchthofes wird mehr und mehr eine langgestreckt-eiförmige, und man kann in ihr einen mittleren Abschnitt, die Stammzone von einem peripherischen, der Parietalzone unterscheiden. Den Abschnitt des animalen Blattes, welcher der Stammzone angehört, nennen wir mit v. Baer die Rückenplatte, den der Parietalzone angehörigen die Bauchplatte. Jede dieser Platten besteht nach dem früher gesagten aus einer höher liegenden und aus einer tiefer liegenden Schicht, die Rückenplatte aus der Medullarplatte und dem Stammtheil der oberen Muskelplatte (obere Urwirbelplatte), die Bauchplatte aus der Hautplatte v. Baer's (Hornblatt von Remak), und aus dem Parietaltheil der oberen Muskelplatte (obere Seitenplatte).

Die Medullarplatte erfährt eine doppelte Biegung von vorn nach hinten und von einer Seite zur anderen. Die transversale Biegung erzeugt den bekannten oberen Schluss der Medullarplatte zum Medullarrohr. Die longitudinale Biegung dagegen bedingt eine vorübergehende Hebung von Kopf- und Schwanzende des Stammes, auf welche später eine Abwärtsbeugung dieser Theile folgt.

Nach Aussen von der Medullarplatte tritt eine schmale, frühzeitig sich schliessende Rinne auf,

die Zwischenrinne.¹⁾ Der Theil des oberen Gränzblatts, aus dem sie besteht, mag der Zwischenstrang heissen. Von den Längsrändern der Rinne kann man den inneren die Medullarnath, den äusseren die Nath des Hornblattes nennen. Die Zellen des Zwischenstranges werden zur Anlage der sensibeln Ganglien, zur Substanz des Rolando, zum Gehörbläschen und zur Auskleidung der Riechgruben.

Aus dem Gränzblattantheil der Bauchplatten geht die epitheliale Bekleidung der gesammten Haut und der zunächst angränzenden Schleimhäute hervor; aus der tieferen Schicht dagegen entwickelt sich die Muskulatur des Herzens, der oberflächlichen und tief liegenden Theile von Gesicht und Hals, der Rumpfwand, der Extremitäten, des Beckens und der unteren Schwanzfläche. Während sonach im Stammtheil des animalen Blattes die zum Nervensystem verwendeten Gebilde prävaliren, tritt in der Parietalzone das Muskelsystem mächtig in den Vordergrund.

Die Parietalzone des animalen Blattes bildet ursprünglich vier Bergfalten, welche in ihren verschiedenen Abschnitten ungleich stark entwickelt sind. Weiterhin schlagen sich diese vier Falten unter den Stammtheil des Keimes, zuerst die vorderen, später die seitlichen und die hinteren. Die Umlegung der parietalen Falten liegt der Abschnürung des Embryo zu Grunde. v. Baer vergleicht diesen Vorgang mit der ringförmigen Abschnürung, welche sich an einem, mit verschiebbarem Inhalt versehenen Saek durch Umfassen mit der Hand oder mit einem Bindfaden erzeugen lässt.²⁾ Dies setzt voraus, dass eine

e. Lr. centrale Längsrinne, in der hinteren Hälfte der Keimscheibe zur

Pr. Primitivrinne sich vertiefend.

c. Qr. centrale Querrinne.

St. z. Stammzone.

P. z. Parietalzone.

A. z. Aussenzone.

v. Pf. vordere Keimfalte.

h. Pf. hintere „ „

s. Pf. seitliche „ „

Af. Aussenfalten, von welchen die beiden seitlichen zum Amnion sich schliessen.

ringförmige oder eiförmige Zone an der Uebergangsstelle von der Leibeswand zur Amnionplatte im Wachstum zurückbleibe, oder geradezu sich verkleinere. Es ist dies eine Auffassung, welche stillschweigend von den meisten seitherigen Forschern scheint angenommen worden zu sein; das Bild das man indess

¹⁾ Es ist dies die Rinne, die ich bei einem früheren Anlass bereits aufgefunden, und als Urnierenfalte bezeichnet habe (M. Schultze, Archiv I. 161); ich lasse diesen Namen fortan fallen, ebenso die etwas lange und hybride Bezeichnung von Paramedullarrinne, welche ich in meiner Notiz an die Basler naturf. Gesellsch. provisorisch benützt hatte.

²⁾ l. c. II. 45.

dadurch vom Abschnürungsvorgang erhält, ist ein ungenaues. Eine richtigere Vorstellung gewährt der Vergleich mit der Faltung eines Briefes. Dabei ist nur hervorzuheben, dass bei dem sich abschnürenden Embryo die Umschlagsränder nicht gestreckt verlaufen wie beim Brief, sondern gebogen, indem der Stammentheil nach vorn sowohl als nach hinten die Seitentheile der Umschlagslinie überragt. — Die Art der Zusammenfaltung bedingt das Zustandekommen einer Reihe von Duplicaturen, deren Kenntniss für die Bildungsgeschichte des Gesichtes, des Halses, der Extremitäten sowie der Becken- und Schwanzgegend von grösster Bedeutung ist.

Umstehender Holzschnitt giebt eine schematisirte Darstellung der Zonen und der hauptsächlichsten Falten der Keimscheibe. Er passt insofern nicht auf ein einzelnes Präparat, als manche der hier gezeichneten Bildungen nicht neben, sondern nach einander erscheinen; so treten vor Allem im hinteren Leibesabschnitt die verschiedenen Zonengränzen erst deutlich zu Tage, wenn die vorderen bereits weitergehende Verschiebungen erlitten haben. Auch ist in der Zeichnung auf die später zu besprechende Einschnürung des mittleren Leibesabschnittes keine Rücksicht genommen.

Die ersten richtigen Fundamente der Lehre von den Keimblättern sind bereits von C. Fr. Wolff gelegt worden. Nicht allein hat dieser scharfblickende Forscher die Hauptmomente der Körperabschnürung auf das Einflüssichste geschildert, sondern es findet sich bei ihm klar der Satz ausgesprochen, dass von den primitiven Körpersystemen ein jedes seine besondere Anlage besitzt, die von der Anlage der übrigen Systeme nicht merklich sich unterscheidet. Es scheint, so sagt Wolff an einer Stelle¹⁾, als würde zu verschiedenen Zeiten, und mehrere Male hinter einander nach einem und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann ein ganzes Thier zusammengesetzt wird, gebildet, und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine bestimmte eigenthümliche Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus, beinahe wie ein zweites in Hinsicht auf die äussere Gestalt dem ersten ähnliches Thier durch Wiederholung desselben Zeugungsactes. Darauf erscheint ein drittes, das Gefässsystem, das gewiss, ungeachtet ich seiner bis jetzt nicht gedacht habe, dem ersteren nicht so unähnlich ist, dass nicht die, als allen Systeme gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgte das vierte, der Darmkanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes, in sich geschlossenes Ganze den drei ersten ähnlich erscheint.“ Wolff würde vielleicht die Blätterlehre sofort in ihrer späteren Gestalt hingestellt haben, wenn er die allerersten Entwicklungsstadien mehr in den Bereich seiner Untersuchung gezogen hätte. Dies scheint indess wenig geschehen zu sein. Wolff's präcisere Angaben datiren alle erst vom Ende des ersten Tages ab, d. h. von der Zeit, da die Abschnürung des Embryo bereits begonnen hat.

Durch Pander ist die von Wolff gelassene Lücke wenigstens zum Theil ausgefüllt worden und von ihm datirt bekanntlich die eigentliche Ausbildung der Keimblättelehre. Nach Pander besteht die Keimscheibe ursprünglich aus einer einzigen Schicht zusammenhängender Körner, auf ihrer Aussenfläche entsteht eine zweite dünnere und durchsichtigere, welche Pander als seröses Blatt dem zuerst vorhandenen Schleimblatt gegenüber stellt. Von dem Ende des ersten Tages ab, bildet sich zwischen diesen beiden Blättern eine neue Schicht, aus kleinen, durchscheinenden Kügelchen bestehend, die Gefässschicht, aus welcher das Blut und die Anfangs wandungslosen Gefässe entstehen, sowie späterhin das Herz. In Folge einer Reihe von Faltungen entwickelt sich aus dem serösen Blatt der Kopf, die äussere Wand des Leibes, der Brust, des Bauches, des Beckens und das Amnion. Das Schleimblatt aber in Verbindung mit dem Gefässblatt bildet die Gedärme und das Mesenterium.

Die unter grossem Aufwand von Mitteln angestellten Würzburger Untersuchungen lieferten der Entwicklungsgeschichte ein glänzendes Gerüste, das nun noch einer eben so glänzenden inneren Füllung bedurfte. So ausgezeichnet nämlich bei Pander die verschiedenen Vorgänge dargestellt sind, welche zur Sonderung des Embryo von der Keimbaut führen, so ist doch die spezielle Ableitung der primitiven Organe noch etwas mager, und verschiedentlich hinter Wolff zurückgeblieben. Das Rückenmark, die Urwirbel, das

¹⁾ Bildung des Darmkanals, deutsche Ausgabe 148, der ganze Abschnitt von pg. 144–150 ist äusserst wichtig, besonders aber die Vergleichung zwischen Entwicklung von Pflanzen und Thieren, sowie die Anwendung der gewonnenen Principien auf die anatomische Systemlehre (149 u. 150).

Herz sind mit einem Mal da, und man sucht vergebens nach ihrer Zurückführung auf die verschiedenen Blätter. Im Ganzen machen die beiden Pander'schen Schriften beinahe den Eindruck von vorläufigen Mittheilungen, und man kann sich kaum der Vorstellung erwehren, es sei darin erst ein Theil von allen den vielen Erfahrungen mitgetheilt, welche die drei verbündeten Forscher bei ihren Untersuchungen mussten gewonnen haben.¹⁾ — In um so reicherer Ausstattung erscheint uns dagegen die Entwicklungsgeschichte v. Baer's, ein Werk, das als die mittelbare Frucht der Würzburger Untersuchungen langsam zwar reifte, dafür aber auch zu einer Vollendung gedieh, die selbst unter den größten Leistungen der physiologischen Wissenschaften fast einzig dasteht.

Die Gestalt, welche die Keimblattheile unter den Händen v. Baer's erhalten hat, ist folgende:²⁾ die Keimscheibe, Anfangs aus wenig zusammenhängenden Körnern bestehend, erfährt im Beginn der Bebrütung eine Differenzirung von oberer und unterer Fläche. Erstere wird glatter, in sich zusammenhängender, während letztere weich und uneben bleibt; noch sind keine getrennten Blätter vorhanden, bald aber findet eine Scheidung statt in eine obere und in eine untere Schicht. Zwischen beiden bleibt eine, Anfangs indifferente Masse, die indess weiterhin so sich sondert, dass eine Schicht dem oberen Blatt sich anlegt, die andere dem unteren, jene wird dunkler, diese heller und in ihr entwickeln sich die Gefässe. Von den beiden inneren Schichten heisst v. Baer die obere die Fleischschicht, die untere die Gefässschicht. Die beiden Gränzblätter nennt er die Hautschicht und die Schleimhautschicht. Beide innere Schichten reichen nicht soweit als die einschliessenden. Die Gefässschicht reicht bis zur Mitte des undurchsichtigen Hofes. Die Fleischschicht dagegen nur bis zur Gränze des Embryo, und sie hängt hier mit der darüber liegenden Hautschicht zusammen.

Mit der Blättergliederung combinirt sich die nach der Fläche; die Axe des Embryo wird bezeichnet durch den zuerst auftretenden Primitivstreifen, um welchen herum der Embryo als kugliger Schild sich anlegt. Der Primitivstreifen scheidet sich in die Chorda dorsalis und die Rückenplatten, letztere enthalten die Hautschicht und die Fleischschicht. Indem ihre Ränder nach aufwärts sich biegen, und unter einander verwachsen, entsteht der Rücken; der eingeschlossene Theil der Hautschicht löst sich von der Fleischschicht ab und bildet, an Dicke rasch zunehmend, die centrale Nervenröhre.³⁾ Diese scheiden sich später in die Häute und in die Markplatten. Der übrige Theil der Hautschicht wird zur Haut des Rückens, die Fleischschicht aber der Rückenplatten wandelt sich zur oberen Fleischröhre des Körpers um, welche die Wirbelsäule, nebst der ihr aufliegenden Muskulatur umfasst. Nach aussen von den Rückenplatten, zeigen sich als dunkle, der Wirbelsäule parallel herablaufende Bänder, die Bauchplatten. Diese zerfallen, vom dritten Tage ab, in einen oberen und in einen unteren Theil, von welchen jener als eigentliche Bauchplatte, Knochen, Muskeln und Nerven der Bauchwände (inclns. Brust- und Halswand), also mit anderen Worten die animale Leibeswand bildet, während die untere, rascher nach abwärts sich biegende Lage mit dem Schleimblatt die vegetativen Organe des Rumpfes bildet. Die untere Lage der Bauchplatte gehört dem Gefässblatt an, während es im Betreff der „eigentlichen Bauchplatte“, d. h. des animalen Abschnittes zweifelhaft gelassen wird, ob sie ursprünglich nicht auch aus dem Gefässblatt hervorgegangen sei.⁴⁾ Der innere, stärker sich verdickende Theil der unteren wird zu den Gekrösplatten, der äussere, dünnere theilweilig sich an der Bildung der Darmplatten. Jene wachsen sich unter der Wirbelsäule in der Mittellinie entgegen. Indem sie das Schleimblatt vor sich hertreiben, bilden sie schliesslich jene vertikale, blos vom Gefässblatt gebildete Scheidewand, welche den Darm an der Wirbelsäule befestigt. Die Darmwand bildet sich aus den Darmplatten, welche aus dem Schleimhautblatt und aus dem äusseren Theil der unteren Bauchplattenlage sich zusammensetzen. Wir haben also, nach Vollendung der Spaltung den Embryo bestehend aus einem äusseren animalen Blatt und einem inneren vegetativen. Beide hängen längs des Stammes unter einander zusammen. Jenes bildet eine obere und eine untere Röhre (Rücken- und Bauch-

¹⁾ Aeusserst anziehend ist die Schilderung, welche v. Baer in seiner Biographie von dem Entstehen und Verlauf der Würzburger Untersuchungen, sowie von ihrer ersten Aufnahme beim gelehrten Publikum giebt. — Das Bahnbrechende, was darin lag, tritt vielleicht am scharfsten aus der Kritik Oken's hervor (Isis 1817 pg. 1528), und es ist eigenthümlich, zu sehen, wie Oken, nachdem seine Einwendungen durch Pander alle besetigt worden waren, am Ende darauf hinauskommt, er habe stets dasselbe behauptet (Isis 1818 p. 523). Die Pander'sche Replik in der Isis ist in manchen Punkten etwas detaillirter als die Dissertation und als die Beiträge. Ebenso ist die beigelegte Durchschnittstafel weit einlässlicher, als die der Beiträge.

²⁾ I. c. I. 8 u. f. bes. auch Bemerkung zu I. 20, ferner II. 67 u. f.

³⁾ Diese präcisere Angabe findet sich I. c. II. 80 u. 102, während im ersten Band p. 28 das centrale Nervenrohr noch aus einer an der Innenfläche der Rückenplatte entstehenden trüben Absonderung abgeleitet wird

⁴⁾ I. c. I. 41.

röhre), dieses eine einzige. Jedes der beiden Blätter ist ferner zweiblättrig. Das animale besteht aus der Hautschicht und aus der Fleischschicht, hiervon liefert, wie wir sahen, die Hautschicht auch das centrale Nervensystem. Das vegetative Blatt aber besteht aus der Gefässschicht und aus der Schleimhautschicht.

Ich habe die v. Baer'sche Darstellung der Keimblattlehre etwas ausführlicher mitgetheilt. Vergleicht man dieselbe mit der oben gegebenen Darstellung, so wird man finden, dass ich in allen wesentlichen Punkten auf dieselbe zurückgekehrt bin. Die hauptsächlichsten Differenzen sind bedingt durch die schärfere Ausscheidung des vom Nebenkeim abstammenden, eigentlichen Gefässblattes und seiner Produkte. Das, was v. Baer Gefässblatt nennt, umfasst meine vegetative Muskelplatte mit sammt dem Gefässblatt des Nebenkeimes. Die Zusammenfassung bleibt auch jetzt noch insofern nicht ohne Berechtigung, als die organischen Muskeln durch die ganze Entwicklungsperiode und auch im späteren Leben speciell den Gefässen zugeordnet sind und mit ihnen sich ausbreiten. Abstrahiren wir von den Produkten des Nebenkeimes, deren Geschichte bis jetzt überhaupt nur sehr unvollkommen bekannt war, so lässt sich die mitgetheilte v. Baer'sche Keimblattlehre auch jetzt noch fast wörtlich beibehalten.

Die Darstellung, welche v. Baer von der ersten Scheidung des Embryo gegeben, wurde zwar von der Mehrzahl der nachfolgenden Schriftsteller adoptirt, indess sollte sie nicht ohne Opposition bleiben. Unter der Aegide der neu geschaffenen Zellenlehre trat im Jahre 1840 Reichert gegen dieselbe auf und bemühte sich zu zeigen, dass die Lehre von den, durch Spaltung der Keimscheibe entstehenden Keimblättern unhaltbar sei. Nach Reichert entstehen die Embryonalanlagen einzeln aus dem Dotter selbst, und zwar durch Metamorphose von den weissen Zellen der Dotterhöhle, die allmählig denen der Keimscheibe gleich werden. Die Keimscheibe, für welche Reichert den bisherigen Namen verwirft, wird zur Anlage der Umhüllungshaut, einer Membran, deren einziger Zweck der Schutz des Embryo ist. Unter der Umhüllungshaut entstehen nun zunächst aus dem Dotter die beiden Urhälften des Centralnervensystems, und etwas später zwischen ihnen die Wirbelsäule. Die Anlage des Nervensystems soll von der Umhüllungshaut sich abschaben lassen¹⁾ und auch weit dunkler aussehen als letztere. Zwischen ihnen vertieft sich die Umhüllungshaut zur Primitivrinne. Nach der Ausscheidung des centralen Nervensystems bildet sich unter ihm, gleichfalls aus dem Dotter, eine derbe, consistente Membran von kreisrunder Abgränzung, die sogenannte *Membrana intermedia*, sie hängt mit der Umhüllungshaut im Bereich von Wirbelsäule und Primitivrinne zusammen, sonst aber ist sie von jener völlig getrennt. Aus ihr entwickeln sich das Wirbelsystem, das Hautsystem, das Blutsystem und das Darmhautsystem. Die *Membrana intermedia* überragt vorn die Urhälften des Centralnervensystems, und während diese sich aufwärts biegen und in der Mittellinie einander entgegentreten, biegt sich der vorderste Theil der *M. intermedia* nach abwärts und zweigt eine Grube ab, die Kopfvisceralhöhle. Erst jetzt, nachdem die Abschnürung des Embryo begonnen, scheidet sich eine neue Membran vom Dotter ab, welche der *Membrana intermedia* von unten her sich anlegt. Dies ist die Anlage der Darmschleimhaut. Sie ist eben ausgespannt, und breitet sich über den Zugang zur Kopfvisceralhöhle flach aus, später verkümmert sie an dieser Stelle, so dass sie an der Auskleidung jener Höhle gar nicht sich theiligt. — Die Sonderungen im Bereich der *Membrana intermedia* denkt sich Reichert also: Zu beiden Seiten der Chorda dosalis lösen sich zwei membranartige Schichten von der *Membrana intermedia* ab, die Urplatten des Wirbelsystems, die sich bald in die Wirbel sondern. Der Kopftheil des Wirbelsystems wird zur Schädelkapsel, und sendet nach abwärts die Visceralfortsätze zur Umhüllung der Kopfvisceralhöhle, während vom Wirbelsystem des Rumpfes analoge Visceralplatten in die Leibeshöhle eintreten. Seitlich von den Urplatten des Wirbelsystems entstehen die Anlagen des Hautsystems, die später als *M. reuniens superior* das Wirbelsystem überdecken, und als *M. reuniens inferior* den unteren Schluss bilden. Im vorderen Abschnitt der *M. intermedia* entsteht das Herz mit den Aortenbogen, über welchen allmählig das Gehirn sich nach vorn schiebt. Die arteriellen Blutbahnen entstehen durch den Stoss des sich contrahirenden Herzens als wandlose Rinnen, die venösen durch dessen Zugkraft. Die Leibeshöhle bildet sich dadurch, dass die *Membrana reuniens inferior*, welche nach aussen in die Amnionplatte sich fortsetzt, von dem tiefer liegenden Theil der *M. intermedia* sich abspalte; von letzterem schliesst sich der mittlere Theil als Darmhaut mit der inne liegenden Schleimhaut zum Darm zusammen. Der periphere Theil erhält sich in der *Area vasculosa*. Aus der *Membrana intermedia* bilden sich endlich auch die Wolff'schen Körper, die Allantois, die Leber, der Pankreas und die Lungen.

Dies die Grundzüge des Reichert'schen Systems. Kolliker sieht darin einen wesentlichen Fortschritt

¹⁾ Reichert, Entwicklungsleben p. 106.

gegen v. Baer und zwar soll der Fortschritt in der schärferen Sonderung der Schichten und in der Einführung histologischer Betrachtungen liegen.¹⁾ — Ich kann diese Ansicht Kölliker's nicht theilen. Durch das Gekünstelte seiner theoretischen Verknüpfungen nicht minder, als durch die viel geringere Präcision seiner Beobachtungen tritt Reichert, soviel ich zu beurtheilen vermag, weit hinter v. Baer zurück. Von Zellen ist allerdings viel bei ihm die Rede, allein die Einführung wirklich histologischer Gesichtspunkte vermisst man in seinem Werke, was um so auffällender ist, als die Elemente zu denselben schon in der oben citirten Gliederung von Wolff, sowie in der durchaus analogen v. Baer's auf das präziseste hervortreten. Die vier Systeme, welche Wolff und v. Baer auseinanderhalten, Nervensystem, Muskelsystem, Gefäßsystem und Darmsystem lassen sich mit verhältnissig geringen Correcturen den Anforderungen der heutigen Gewebelehre anpassen. Wir haben in ihnen die Anlage zum Nervengewebe, zum Muskelgewebe, zu den Binde-substanzen nebst dem Blut und zu dem Gewebe der Epithelien und Drüsen.

Reichert selbst hat allerdings bei Abfassung seines Werkes v. Baer als einen völlig überwundenen Standpunkt angesehen und er widmet dessen Lehre eine Art von entschuldigendem Nachruf, welcher mit den Worten schliesst: „Mit der Tendenz des literarischen Zeitgeistes geirrt zu haben, thut der Würde des Mannes keinen Eintrag; entehrend ist nur, mit eigener Schuld im Irrthum zu verharren.“ — Die seitdem verflossenen 27 Jahre haben entschieden, auf welcher Seite die unabhängige und bleibende Forschung stand, auf welcher die vergängliche, unter dem Eindruck der Lehren des Tages gemachte.

Eine dauernde Verbindung zwischen der Histologie und der Entwicklungsgeschichte hergestellt zu haben, ist das grosse Verdienst von Remak. Dieser begabte Beobachter, indem er die Keimblattlehre wiederum zu vollen Ehren brachte, hat in durchgreifender Weise dargethan, dass die Entstehungsgeschichte eines grossen Theiles der Körperorgane eine zusammengesetzte ist, indem gewisse histologische Bestandtheile von dem einen, gewisse andere von einem andern Keimblatt geliefert werden. Es war dies ein entscheidender Fortschritt, der sich besonders fruchtbar erwies für die Auffassung der Häute und der Drüsen, sowie für diejenige der Sinnesorgane. v. Baer hatte zwar schon die Analogie hervorgehoben, welche zwischen der sogenannten primären, oder Blättersonderung und der histologischen Sonderung besteht, aber er war noch genöthigt gewesen, eine selbstständige histologische Sonderung innerhalb der bereits gebildeten Organe anzunehmen. Die Nervenröhre z. B. bildet sich ihre Gefässhaut unabhängig von dem ursprünglichen Gefässblatt, desgleichen entstehen die Muskeln und die Nerven je an den Stellen, an welchen man sie später trifft.²⁾ — Bei Reichert findet sich eine Entdeckung, deren Benutzung diesen Beobachter bereits zu den Principien Remak's hätte leiten können. Reichert nämlich fand, dass die von ihm sogenannte Darmschleimhaut das Material zum Cyliuderepithel des Darmes liefert, während die gefässführende Unterlage von der *M. intermedia* abstammt. Allein schon der Gedanke, auch die Schleimhautdrüsen von dem untersten Blatt abzuleiten, hat Reichert ferne gelegen und so lässt er sie, wie die übrigen Drüsen, wie die Muskeln und wie die sämtlichen Binde-substanzen aus seiner *Membrana intermedia* hervorgehen.

Remak's Keimblattlehre ist bekannt: Schon die Keimscheibe des unbebrüteten Eies besteht aus zwei Blättern, von welchen das untere nach Eintritt der Bebrütung sich spaltet. Von den also gegebenen drei Blättern liefert das mittlere Keimblatt, das motorisch *germinative*, wie es Remak nennt, das Material zur Bildung des gesamten locomotorischen Apparates, der Knochen, Knorpel, Bänder und Muskeln, ferner das gefässführende Gerüst der Haut, aller Schleimhäute und aller absondernden Drüsen, die Lymphdrüsen und verwandte Gebilde, Milz, Thymus und Peyersche Drüsen, endlich die peripherischen Nerven, die Nebennieren, die Urnieren und die Geschlechtsdrüsen. Frühzeitig sondert sich das mittlere Keimblatt in die *Chorda dorsalis*, in die Urwirbelplatten und in die Seitenplatten, von welchen letztere, der Fläche nach sich spaltend, die Leibeshöhle zwischen sich bilden. Aus dem obersten Keimblatt entstehen die Centralorgane des Nervensystems und die Linse; ausserdem liefert es mit dem unteren Keimblatt die Epithelialüberzüge der Haut und der sämtlichen Schleimhäute, sowie das zellige Parenchym aller auf der Haut und auf Schleimhäuten ausmündenden Drüsen, mit Ausnahme der Geschlechtsdrüsen und der Urnieren. Diese Vertheilung der Rollen der Keimblätter würde histologisch völlig durchgreifen, wenn sie nicht einige merkwürdige Paradoxa enthielte, wie die Entstehung der Sexualdrüsen, der Wolffschen Körper und der peripherischen Nerven aus dem mittleren Keimblatt, und den Ursprung der Chorioidea und der Gefässe von Centralnervensystem und Retina aus dem oberen Keimblatt. Einige von diesen paradoxen Verhältnissen sind im Laufe der Zeit durch die Bemühungen verschiedener Forscher beseitigt worden, allein dies gilt nicht von Allen.

¹⁾ Kölliker, Entwicklungsgesch. p. 18.

²⁾ I. c. II. 93.

Ein besonderer Stein des Anstosses bleibt die Entstehungsgeschichte des Nervensystems, welche bis jetzt nicht auf ein einheitliches Princip sich hat zurückführen lassen.

In meinem mehrfach citirten Programm über die Häute und Höhlen des Körpers habe ich, von Remak's Keimblattlehre ausgehend, gesucht, die nothwendige Uebereinstimmung zwischen Entwicklungsgeschichte und Histologie zu vervollständigen, indess ist es mir dort nicht gelungen, das gesetzte Ziel ganz zu erreichen. Hinsichtlich der zurückbleibenden Incongruenzen zwischen histologischer und embryologischer Scheidung war ich zur Alternative gelangt¹⁾, dass wir entweder noch nicht den vollen Ausdruck des Scheidungsgesetzes gefunden haben, oder dass das aufstellbare Gesetz zwar richtig, die Beobachtung aber lückenhaft sei. Ich glaubte damals das letztere, die Folge hat indess für das Erstere entschieden. Das mittlere Keimblatt Remak's ist eben keine embryologische Einheit, sondern es setzt sich zusammen aus dem vom Nebenkeime abstammenden Gefässblatt und aus den Intermediärgelbilden des Hauptkeimes, den Muskelplatten und dem Axenstrange. Da diese Theile schon von der zweiten Hälfte des ersten Tages an untereinander in Verbindung treten, so erklärt sich auch leicht, wie Remak zu seiner Anstellung des mittleren Keimblattes gelangen, und wie dieses bei den nachfolgenden Beobachtern so allgemeine Anerkennung gewinnen konnte.

Ich kann die Darstellung der Remak'schen Lehre nicht abschliessen, ohne dem persönlichen Andenken ihres so früh dahin geschiedenen Urhebers einige Worte zu widmen. — Als ich vor nunmehr 16 Jahren in Berlin studirte, hatte ich das Glück bei Remak eine Vorlesung über Entwicklungsgeschichte zu hören. Wir waren ein kleines Collegium von nur dreien beisammen. Der Mehrzahl der Mediciner genügte das einstündige Publicum, welches Johannes Müller im gleichen Sommer über denselben Gegenstand las, und in welchem dieser grosse Lehrer in mächtigen Zügen eine Uebersicht über die gesammte damalige Zeugungs- und Entwicklungslehre entwarf.

Die bei Remak zugebrachten Stunden sind mir, neben den unvergesslichen Vorträgen von J. Müller das Liebste und das Anregendste geblieben, was mir in Berlin zu Theil geworden ist. Trotz der kleinen Zuhörerzahl gab sich Remak die grösste Mühe, uns gründlich in die von ihm vertretene Wissenschaft einzuführen, und bei den, in seiner Wohnung abgehaltenen Vorträgen wurden Hekatomben von Eiern und von Krebsen geopfert, um uns eine reichliche Selbstanschauung zu verschaffen. Ich habe damals in Remak nicht allein den geistvollen, und unermüdlich vorwärtsstrebenden Forscher, sondern vor Allem auch den aufopfernden Lehrer kennen und lieben gelernt, und ich mache mir um so mehr zur Pflicht, an dieser Stelle meinen Gefühlen persönlicher Hochschätzung und Dankbarkeit Ausdruck zu geben, als Remak's persönliches Wirken im Ganzen fast mehr Verkenntung, als Anerkennung gefunden hat. Remak war eine eigenthümlich bewegliche und bewegte Natur. Mit sprudelnder Lebhaftigkeit und ohne Rückhalt sprach er jeweilen die ihm bewegenden Ideen aus, und er hat sich durch dies Verhalten während seines Lebens manche unbillige Beurtheilung zugezogen. Für einen Kopf von der schöpferischen Begabung Remak's mag es nicht immer klug sein, den ganzen Mechanismus seines Denkens offen preis zu geben. Es ist ein solcher Kopf auf seinem Wege zum Ziel zu manchen Kreuz- und Querzügen genöthigt, die dem oberflächlichen Zuschauer als Abwege erscheinen können. Wie sehr es aber Remak mit der Erstrebung grosser Ziele Ernst war, das wird die Geschichte der Wissenschaft jederzeit aus den Fortschritten entnehmen, die durch ihn auf verschiedenen Gebieten, vor Allem auf dem der Embryologie sind angebahnt worden.

Eine durchgreifende Umgestaltung der Keimblattlehre ist seit Remak nicht erfolgt. Kölliker in seiner Entwicklungsgeschichte hat sich bekanntlich ganz an Remak angeschlossen. Hensen²⁾, sowie Stricker und seine Schüler³⁾ opponiren Remak in einzelnen, mehr oder weniger wichtigen Punkten, ohne indess eine neue Basis herzustellen. Der wichtigste Versuch einer Neuerung ist die von Stricker vorgeschlagene Trennung des Remak'schen Hornblattes in ein Nervenblatt und in ein Epithelblatt, für welche bei den Batrachiern sich Belege finden lassen. Der neueste Arbeiter endlich auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte Dursy⁴⁾ kehrt allerdings Remak den Rücken; so weit ich ihn verstehe, scheint er

¹⁾ l. c. p. 6.

²⁾ Hensen, Virchow's Archiv Bd. XXX, 176.

³⁾ Stricker, Schenk, Barkan, Török und Afanasieff in verschiedenen kleinen Aufsätzen, in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XI, 315, Archiv f. Physiologie 1864 p. 52 und in den Sitzungsberichten der k. k. Akademie d. Wissensch. in Wien Jahrgänge 1866 u. 1867.

⁴⁾ Dursy, Primitivstreif des Hühnchens. Jahr 1867. — Die Sprache Dursy's lässt zu wünschen übrig; wenn Dursy von „Meister Remak spricht, der in die Falle geht,“ so ist dies ein Ton, der eines wissenschaftlichen Werkes kaum würdig erscheint, am wenigsten einem Manne gegenüber von den bedeutenden Verdiensten Remak's.

überhaupt auf die Keimblätter wenig Gewicht zu legen, wie ihm denn die histologischen Gesichtspunkte völlig fern liegen. Dursy lässt Anfangs zwei Keimblätter, das obere und das mittlere gegeben sein, denen später erst das untere sich zugesellt. Der verdickte Mitteltheil jener beiden bildet den Embryonal-schild, aus welchem die Rücken- und die Bauchplatten hervorgehen. Den hinteren Theil des Embryonal-schildes nimmt der Primitivstreifen ein, dessen vorderes Ende successive die Axengebilde des Embryo bildet. — Schärfer als irgend einer seiner Vorgänger hebt Dursy die Thatsache hervor, dass die ganze vordere Hälfte der embryonalen Anlage dem Kopf angehört, auch einige andere Einzelbeobachtungen sind bei ihm neu. In seinen Deutungen dagegen ist Dursy meines Erachtens nicht glücklich, hauptsächlich deshalb, weil er zu wenig die Durchschnittsbilder und die Flächenbilder mit einander combinirt hat. (Eigenthümlich erscheint besonders die Vorstellung, wonach Kopf- und Schwanzende des Embryo sich ursprünglich berühren, und dann durch den dazwischen auftretenden Rumpf keilförmig auseinander getrieben werden sollen.)

Es ist wohl zweckmässig, an die eben gegebene erste Uebersicht der embryonalen Gliederungen und Abschnürungen sofort einige Worte über ihre Bedingungen anzuknüpfen.

Schon C. Fr. Wolff stellte Entwicklung, Wachsthum und Ernährung zusammen¹⁾, und mit überzeugender Klarheit hat weiterhin C. E. v. Baer dargelegt, wie die Entwicklung des Embryo aus dem Keime im Wesentlichen nichts Anderes ist als der Anfang des Wachsthums, das zuerst unter etwas anderen Formen erfolgt als später. Beide Forscher haben auch schon versucht, einzelne Gestaltungs- und Lagerungsverhältnisse auf besondere Wachstumsbedingungen zurückzuführen. So erläutert z. B. Wolff die successiven Umwälzungen des Embryo auf mechanischem Wege²⁾, so leitet ferner v. Baer die Längskrümmungen, die der Embryo erleidet, von einem ungleichen Wachsthum der Rücken und der Bauchseite ab. — Der Versuch auf ein allgemeines, aller Gestaltung zu Grunde liegendes Gesetz zurückzugeben, findet sich indess weder bei dem einen noch bei dem anderen der beiden grossen Forscher, obwohl die Aufgabe wenigstens v. Baer klar vor Augen gestanden hat. „Nach welchen Gesetzen, sagt er, die ursprünglich wenig verschiedenen Elemente sich in die Mannigfaltigkeit der Organe umwandeln, ist eine wohl noch kaum in's Auge gefasste, aber doch für eine wahre, eindringende Erkenntniss des organischen Baues ganz unabweisbare Aufgabe, denn es muss einst erforscht werden, welche allgemeinen Verhältnisse alle Einzelheiten bestimmter Thierformen erzeugen.“³⁾

Remak, dem wir hinsichtlich der histologischen Entwicklungsprincipien so wichtige Verallgemeinerungen verdanken, ist auf die Aufgabe, ein allgemeines, mechanisches Gestaltungsprincip aufzusuchen, nicht eingegangen. Nach seiner Darstellung entsteht bei der Körperbildung hier eine Falte, dort eine solide Anlage, hier eine Trennung, dort eine Verwachsung, wie es eben die Natur des zu bildenden Organes mit sich bringt und alles das geschieht nach complexen Gesetzen, deren innern Zusammenhang wir nicht einmal zu ahnen vermögen.

Wir können es wohl als einen feststehenden Grundsatz ansehen, dass, wo nur immer in der Natur ein vielgliederiger Vorgang unendlich häufig in wesentlich derselben Weise abläuft, die Grundbedingungen desselben durchaus einfach sein müssen. Je complexer die Bedingungen, um so häufiger, und in um so breiteren Gränzen muss der daraus resultirende Vorgang variiren. — Wenn wir nun sehen, wie in dem ganzen grossen Reich der Wirbelthiere, bei allen späteren Gestalt- und Grössenverschiedenheiten die ersten

¹⁾ Man vergl. z. B. die *Praemonenda der Theoria generationis*. 812—17, sowie das *Capitel de vegetatione*.

²⁾ *Theorie der Generation*, deutsche Ausgabe p. 215—16.

³⁾ v. Baer I. c. II. 55.

Körperanlagen in wesentlich derselben Weise sich gliedern, und wie in Uebereinstimmung damit gewisse Grundzüge des Baues auch für das ausgebildete Thier durchweg dieselben bleiben, so müssen wir uns sagen, dass mit Nothwendigkeit die ersten Bedingungen der Gestaltbildung von der allereinfachsten Art sein müssen.

Die Mechanik der Gestaltung lässt sich nun wirklich auf ein einfaches Problem zurückführen, auf das Problem nämlich von den Formveränderungen einer ungleich sich dehnenen, elastischen Platte.

Es sei eine ebene, elastische Platte gegeben, die sich aus irgend einer Ursache ausdehnt, so wird dieselbe nur so lange eben bleiben, als sie in allen Punkten genau in demselben Maasse wächst. Ist dies nicht der Fall, so wird sie sich krümmen, und sie wird zugleich an verschiedenen Stellen ungleich dick werden. Die besondere Form, die die Platte annimmt, wird abhängig sein, einmal von dem Gesetz ihres Wachstums, andertheils von dem Gesetz, nach welchem die elastischen Kräfte in ihr vertheilt sind. Ausser mannigfachen Verbiegungen und Knickungen wird aber eine solche sich deh nende Platte auch Continuitätstrennungen, seien es Flächenspaltungen, seien es Längs- oder Querspaltungen erleiden können. Die Formveränderungen der Platte werden nämlich vielfältige Spannungen zur Folge haben, welchen die Festigkeit des Gewebes nicht durchweg das Gleichgewicht zu halten vermag.

Die Keimscheibe stellt nun in der That eine elastische Platte mit ungleich vertheiltem Wachsthum dar. Sie wächst im Centrum rascher als an der Peripherie. Die Peripherie bildet sonach für den Mitteltheil der Scheibe einen Ausdehnungswiderstand und die Folge davon ist, dass die Scheibe sich blasenartig wölbt und nach bestimmten Richtungen sich faltet.

Das Gesetz, nach welchem in der Keimscheibe das Wachsthum voranschreitet, scheint ein verhältnissmässig einfaches zu sein und für die Wissenschaft stellt sich die Aufgabe, dasselbe festzustellen, und aus ihm, sowie aus dem Gesetz der Elasticitätsvertheilung die, successiv entstehenden Formen abzuleiten. — Es ist eine Aufgabe, die, wie man sieht, mathematisch sich formuliren lässt, und als deren letzte Lösung auch eine mathematische Ableitung muss angesehen werden. Ich vermag nicht zu beurtheilen, wie viel von dieser Aufgabe die analytische Mechanik zu lösen im Stande sein wird, indess scheint es mir, als sollte es möglich sein, unter Zuhülfenahme gewisser einfacher Voraussetzungen wenigstens einige Grundphänomene der Gestaltbildung abzuleiten. Das Ziel, das ich mir in der vorliegenden Arbeit stecken muss, ist auch weit bescheidener, als das eben bezeichnete. Ich werde mich begnügen zu zeigen, dass die Richtung der in der Keimscheibe erfolgenden Veränderungen im Allgemeinen mit denjenigen übereinstimmt, welche aus den erkennbaren Eigenschaften des Wachsthumsgesetzes ableitbar sind, und in Ermangelung strengerer Beweise werde ich suchen, durch einfache Experimente die gegebenen Ableitungen zu erläutern. — Uebrigens sollen an dieser Stelle zunächst nur die elastischen Eigenschaften der Keimscheibe und das Gesetz ihres ersten Wachstums zur Sprache kommen, alle speziellen Ableitungen mögen auf den speziellen Theil verschoben bleiben.

Der Keimscheibe kommt schon ziemlich frühe ein gewisser Grad von Elasticität zu, das Auftreten mehr oder weniger regelmässig gekrümmter Falten beweist dies auf das bestimmteste. Oft treten ganze Reihen von kleineren Falten auf, die weiterhin in eine einzige, grössere zusammenfliessen, ferner verändern gegebene Umbiegungsstellen allmählich ihren Ort u. dergl. mehr. Selbstverständlich ist die Elasticität der Keimscheibe weder sehr gross, noch sehr vollkommen, am ehesten lässt sie sich vielleicht vergleichen mit derjenigen von etwas weichem oder von befeuchtem Papier. An manchen Stellen, welche stärker gespannt sind, sieht man Knickungen eintreten, welche sich nie wieder ausgleichen, sondern mit der Zeit nur schärfer sich ausprägen oder selbst zu wirklichen Continuitätsstörungen führen. Die meisten

der sogenannten Abschnürungen, die Abschnürung der Chorda dorsalis, des Medullarrohres, der Linse und anderer Theile mehr gehören dahin. Es ist klar, dass der Biegungswiderstand in verschiedenen Abschnitten ein verschiedener sein wird, ein grösserer im dicken Centrum, ein geringerer an der verdünnten Peripherie, dass er ferner mit zunehmendem Wachsthum und mit eintretender Gliederung für jeden Abschnitt fortwährend sich ändert. Beim unteren Keimblatt ist er von Anfang an geringer, als beim oberen, und die Bildung von Falten erreicht bei jenem zum Theil aus diesem Grunde, zum Theil auch wegen des geringeren Wachsthum's niemals die Entwicklung wie bei diesem. Mit diesen wenigen und wenig bestimmten Andeutungen über die elastischen Eigenschaften der Keimscheibe müssen wir uns vorläufig begnügen, da es uns für's Erste an Mitteln gebricht, etwas schärfere Resultate zu gewinnen. Etwas fruchtbarer erweist sich das Studium des Wachsthumsgesetzes, obwohl es mir auch hier nicht möglich ist, der Aufgabe in ihrer eigentlichen Strenge gerecht zu werden.

Die Keimscheibe wächst durch Vermehrung und Vergrösserung ihrer Zellen. Zerlegen wir ihr Wachsthum in dasjenige aller der einzelnen Zellen, aus denen sie zu einer gegebenen Zeit, etwa beim Beginn der Bebrütung besteht, so ist klar, dass aus einer einzelnen, kugligen Zelle nach einiger Zeit ein Haufen kann hervorgegangen sein, der nach seiner Grösse und nach seiner Form sehr bedeutende Verschiedenheiten zeigen kann. Es wird sich die Form desselben um so mehr von der ursprünglichen Kugelgestalt entfernen, je mehr in dem Zellenhaufen das Wachsthum nach verschiedenen Richtungen ungleich vorangeschritten ist. — Ferner ist klar, dass die Grösse des Wachsthum's für die Zellen derselben Abstammung mit der Zeit sich ändern kann, und dass sie auch verschieden sein kann für Zellen, die auf verschiedenen Punkten der Keimscheibe und in verschiedenen Höhen derselben liegen. Die Form- und Volumsänderung, welche die ganze Scheibe erfährt, ist aber abhängig von dem Gesamtgesetz, welches alle die nach Ort und Zeit wechselnden Wachsthumsgesetze umfasst.

Die Abhängigkeit des Gesamtwachsthum's von den Partialwachsthümern complicirt sich noch dadurch, dass ein ungehemmtes Wachsthum überhaupt zu keiner Zeit erfolgen kann. Es sind sonach die Dimensionen der Keimscheibe in gegebener Richtung nicht der unmittelbare Ausdruck der nach der Richtung entwickelten Wachsthumskräfte. Bei relativ feststehender Peripherie müssen die in derselben Richtung fortwachsenden Theile sich gegenseitig hemmen, und zwar um so mehr, mit je grösserer Kraft das Wachsthum erfolgt. Ausser den früher erwähnten Formveränderungen der ganzen Keimscheibe müssen auch Formveränderungen und Verschiebungen der einzelnen Zellen stattfinden. Die Ausdehnung der Zellen wird vorzugsweise in der Richtung des geringsten Widerstandes erfolgen, und in derselben Richtung werden sie auch theilweise an einander vorbei gleiten. Die Beobachtung senkrechter Keimscheibensehnitte zeigte das Vorhandensein derartiger Vorgänge mit grösster Schärfe, zuerst im oberen später auch im unteren Keimblatte. In ersterem sind die mehrfach geschichteten Zellen vor der Bebrütung dicht zusammengedrängt, so dass sie an einander sich abplatten, aber noch überwiegt kein Durchmesser merklich über die übrigen. Aeusserer und innere Oberfläche der Gesamtplatte sind glatt und scharf abgegränzt (wohl in Folge des durch die Dotterhaut bedingten radialen Druckes). In den subgerminalen Fortsätzen, deren Zellen rings von Flüssigkeit umspült sind, besitzen diese grösstentheils eine kuglige Gestalt. Mit zunehmendem Wachsthum der Keimscheibe nehmen die Zellen im Centrum des oberen Blattes mehr und mehr langgestreckte Formen an, und ihre Längsdurchmesser stellen sich senkrecht zu seiner Oberfläche, sie werden dabei keilförmig in einander gefügt. Weiterhin rücken sie an gewissen Stellen schichtenweise auseinander und lösen sich schliesslich völlig in getrennte Lagen auf. Ähnliche Form- und Lageveränderungen treten an den Zellen des unteren Keimblattes weit später, aber

dann in ganz ähnlicher Weise auf. An der Peripherie des oberen Blattes flachen sich wegen des Ueberwiegens des radialen Druckes die Zellen nach Art von Plattenepithelien ab, und in der zwischen Centrum und Peripherie gelegenen Aussenzone pflegt kein Durchmesser der Zellen über den anderen zu überwiegen, die Zellen sind kuglig oder polygonal von Gestalt.

Wo an einer Stelle in einem früher gespannten Abschnitte des oberen Keimblattes eine Knickung eintritt, da fällt mit einem Male die Wachstumsbeschränkung weg, und nun können auch wiederum die Zellen die Form annehmen, die ihrem natürlichen Wachstumsbestreben entsprechen. Solches beobachtet man z. B. an der Knickungsstelle der Primitivrinne, an derjenigen der Zwischenrinne und anderwärts mehr. Es zeigen diese Erfahrungen, wie sehr man sich hüten muss, die Formverhältnisse der Zellen als maassgebendes Unterscheidungsmerkmal anzusehen. Eine Zelle, als weicher Körper, kann unter dem Einfluss äusserer Kräfte sehr verschiedene Formen annehmen, ohne dass dadurch ihre innere Natur braucht geändert zu werden.

Eine scharfe Feststellung des Wachstums Gesetzes wird wohl immer ein frommer Wunsch bleiben. Für unsere nachfolgenden Betrachtungen kann indess die Kenntniss von einigen seiner Eigenschaften genügen, und diese können wir für die ersten Zeiten der Entwicklung aus den Verschiedenheiten in der Dicke der Keimscheibe entnehmen.

Die Betrachtung senkrechter Durchschnitte zeigt, dass vom Beginn der Bebrütung an die Keimscheibe in ihrer Mitte am dicksten wird, von da nimmt ihre Dicke gegen die Peripherie hin stetig ab, allein nach verschiedenen Richtungen ungleich rasch. Am raschesten verjüngt sich die Scheibe nach vorn, langsamer, aber symmetrisch nach den Seiten, am langsamsten nach hinten. Es gilt dies Verhältniss für die Keimscheibe als Ganzes, es gilt ferner für das vollständige animale, oder das vollständige vegetative Blatt. Für die Muskelpplatten allein dagegen erleidet es gewisse Modificationen. Dieselben verjüngen sich nämlich allerdings an der Peripherie, dagegen fällt ihre grösste Mächtigkeit nicht in das Centrum der Keimscheibe, sondern in den innern Rand der Parietalzone. Das Wachstum schreitet auch nach der Tiefe mit abnehmender Intensität fort, es sind die Produkte des unteren Blattes schwächer, als die des oberen, und sie erreichen an der Peripherie ihr Ende früher, als jene.

Nach den früher gegebenen Auseinandersetzungen dürfen wir die Dicke der Keimscheibe nicht als ein genaues Maass des Gesamtwachstums ansehen, weil die Dicke der Keimscheibe eine Function der Widerstände ist, welche sich dem Flächenwachstum entgegen stellen. Nichtsdestoweniger besteht ein gewisser Parallelismus zwischen dem Dickenwachstum und dem Gesamtwachstum, letzteres steigt und fällt (wenigstens in der ersten Zeit der Entwicklung) je in gleichem Sinn, wie jenes. Die Stellen grösserer Dicke in der Keimscheibe dürfen sonach auch als diejenigen des intensivsten Wachstums überhaupt angesehen werden.

Gehen wir von dem eben dargelegten Princip aus, so ergibt sich für die Keimscheibe, dass Anfangs das Maximum ihrer Wachstumsintensität in das Centrum fällt, von da nimmt die Wachstumsintensität nach allen Richtungen ab, aber nach verschiedenen Richtungen ungleich, symmetrisch nach den Seiten, unsymmetrisch nach vorn und nach hinten. Somit ist das Wachstum der Keimscheibe eine Function von Ort und Zeit, welche zu gegebener Zeit räumlich nur ein Maximum besitzt; von diesem, dem Wachstumscentrum ausgehend, nimmt die Function nach allen Richtungen stetig ab, und zwar symmetrisch mit Bezug auf eine durch das Centrum gelegte Axe (die Längsaxe), unsymmetrisch mit Bezug auf zwei andere, senkrecht zu einander und zu jener gestellten Axen (die Queraxe und die Tiefenaxe).

Indem die Mitte der Keimscheibe am raschesten sich ausdehnt, wölbt sie sich über die Ebene empor, in welcher der Randtheil liegt, und da das Wachsthum vom Centrum aus nicht nach allen Richtungen gleich rasch fortschreitet, so kann auch die Form der entstehenden Wölbung nicht eine nach allen Richtungen symmetrische sein. Es entsteht ein langgestreckt eiförmiger Schild, welcher mit Bezug auf eine Längsaxe symmetrisch und zugleich vorn breiter ist, als hinten; derselbe umgibt sich weiterhin mit einer Reihenfolge ähnlicher Falten, deren Verlauf im Allgemeinen den Curven gleicher Plattendicke folgt.

Es ist hier noch nicht der Ort, die specielle Ableitung der successiven Formen der Keimscheibe zu versuchen, wir werden uns dieser Aufgabe später unterziehen müssen. Dagegen möchten wir, um des ganzen weitern Verständnisses halber, hier schon auf das ausdrücklichste betonen, dass ein verhältnissmässig einfaches Wachsthumsgesetz das einzige Wesentliche bei der ersten Entwicklung ist. Alle Formung, bestehe sie in Blätterspaltung, in Faltenbildung oder in vollständiger Abgliederung, geht als eine Folge aus jenem Grundgesetz hervor. Hierdurch wird es verständlich, wie die Blätterspaltung in verschiedenen Regionen der Keimscheibe eine verschiedene Reihenfolge befolgen kann, es wird ferner verständlich, wie das Aussehen der Keimscheiben oder dasjenige jüngerer Embryonen von einer und derselben Entwicklungsstufe so ausserordentlich variiren kann, während doch schon vom 3. oder 4. Tag an ein Embryo fast genau aussieht, wie der andere. — In der Zeit, da die Faltungen der Keimscheibe ihren Anfang nehmen, treten nicht allein kleinere Falten von ganz temporärer Bedeutung auf, sondern es können auch von Reihen paralleler Falten bald die einen, bald die anderen in den Vordergrund treten. Das eine Mal entwickeln sich zuerst die centralen, das andere Mal die peripherischen, das eine Mal besteht vollkommene Symmetrie, das andere Mal ist diese verwischt, das eine Mal erscheint eine Falte nach oben convex, die das andere Mal nach unten sich ausbiegt u. s. w. Alle diese Variationen, obwohl sie das Aussehen der Keimscheibe auf das auffallendste beeinflussen, sind für die Entwicklung selbst von völlig untergeordneter Bedeutung.

Nichts ist auch misslicher, als die Deutung der Flächenansichten der Keimscheiben aus einem der ersten Entwicklungsstadien. Selbst nach dem Studium zahlreicher Transversal- und Sagittalschnitte wird man immer noch gut thun, im speciellen Fall der Vorsicht sich zu befleissen. Was uns in unserem Urtheile vorzugsweise lenkt, das sind die verschiedenen Grade der Durchsichtigkeit; nun sieht man aber leicht, dass z. B. ein dunkler Streif ebensowohl von der Aufrichtung eines der Keimblätter, als von einer Verdickung desselben, oder von einer Anlagerung von Substanz an dasselbe herrühren kann. Das Bild, das eine gegebene Falte gewährt, wird ganz verschieden ausfallen, je nachdem ihre Ränder mehr oder weniger steil ansteigen; in dem einen Falle wird ihr Flächenbild von scharf geschnittenen dunklen, im andern Fall von breiten blassen Streifen, mit verwaschenen Rändern begränzt sein. Nehmen wir, wie dies selbst neuere Autoren gethan haben, überall da eine Blastemanhäufung an, wo die Keimscheibe dunkel erscheint, so können wir nicht anders, als zu irrthümlichen Schlüssen gelangen.

Das Wachsthum der Keimscheibe ist, wie wir oben sahen, eine stetige Function, es macht mit anderen Worten keine Sprünge. Alle Substanzanhäufungen, welche den Anschein lokaler Wucherung darbieten, müssen zurückführbar sein auf die besondere Art der Keimscheibenfaltung, ebenso müssen die lokalen Verdünnungen, die Abschnürungen u. s. w. ihre mechanische Erklärung finden in den Zerrungen, welche einzelne Abschnitte der gefalteten Platte erfahren.

¹⁾ Man vergl. hierüber v. Baer I. 147.

Alle Anlagen archiblastischer Organe sind in der ursprünglichen Scheibe vorhanden; soweit sie derselben Schicht angehören, liegen sie flach ausgebreitet neben einander, und wir müssen suchen, einestheils für jedes Organ den seiner Anlage correspondirenden Abschnitt der Scheibe zu finden, andernteils die Stellung jedes Zellencomplexes der Scheibe im spätern Organismus zu ermitteln. Die Grösse, welche ein Organ später erreicht, ist nicht allein davon abhängig, wie gross die ursprüngliche Anlage war, sondern auch davon, ob diese ursprüngliche Anlage einer Zone intensiveren oder minder intensiven Wachstums angehört hat. — Wenn das Princip des stetigen Wachstums einestheils die Aufgabe der Entwicklungsgeschichte complicirt, so bietet es auf der andern Seite eine wichtige Compensation durch die Möglichkeit einer festen Controlle, einer Controlle, welche mit der Zeit verspricht, die Lehre von der Bildung der Leibesform zu einer Wissenschaft von beinahe mathematischer Präcision zu erheben.

Eine weitere Folgerung aus dem Princip des stetigen Wachstums ist die, dass der Organismus auch nach seiner anatomischen Seite nur als ein Ganzes angesehen werden darf, in welchem die Entstehung und Ausbildung eines jeden Theiles zur Entstehung und Ausbildung aller übrigen Theile in nothwendiger Beziehung steht, weil die Bildung Aller auf ein und dasselbe einfache Grundgesetz des Wachstums sich zurückführt. Scheinbar zusammenhanglose Beziehungen, wie z. B. die Beziehung der Organisation des Nervensystems zur Entwicklung der Haare und der Haut, müssen dadurch ihre endliche Begründung finden. Ebenso ergibt sich die Stellung jener Organe, denen, wie der Hypophysis und der Schilddrüse, bis jetzt keine physiologische Rolle sich hat zutheilen lassen; es sind embryologische Residuen, den Abfällen vergleichbar, welche beim Zuschneiden eines Kleides auch bei der sparsamsten Verwendung des Stoffes sich nicht völlig vermeiden lassen.¹⁾

Stadien der ersten Entwicklung.

Nach den bisherigen einleitenden Capiteln gehen wir nun zur speciellen Verfolgung der ersten Entwicklungsvorgänge über. Zuvor sind noch die Stadien zu fixiren, nach welchen wir diese eintheilen wollen. Die Aufstellung von Stadien hat verschiedenes Missliche; einmal bleiben die Gränzen stets etwas willkürlich, da ja die Entwicklung selbst stetig voranschreitet; sodann kommen auch gerade in der ersten Zeit Schwankungen vor hinsichtlich der gleichzeitigen Vorgänge an verschiedenen Punkten der Keimscheibe, Schwankungen, welche die ohnehin schwer zu fixirenden Gränzen noch mehr verwischen. Trotzdem ist die Stadienaufstellung kaum zu entbehren. Sie allein erlaubt uns, die in derselben Entwicklungsphase befindlichen Embryonen verschiedener Wirbelthierklassen unter einander zu vergleichen, und uns von den Zeitbestimmungen unabhängig zu machen, welche uns, selbst innerhalb derselben Spezies völlig im Stich lassen.

¹⁾ Die Vorstellung, dass die Körperbildung als ein Faltungsprozess anzusehen sei, ist wohl durch Pander am schärfsten ausgesprochen worden. Bei v. Baer tritt sie schon weit weniger in den Vordergrund und sie hat sich später noch mehr verwischt. Merkwürdig erscheint in der Hinsicht die gegen Reichert gerichtete Stelle bei R. Wagner, Lehrbuch d. Physiologie, 3. Auflage I. 69: „Niemandem wird es einfallen, sich die drei Blätter der Keimhaut wie die Blätter eines Buches zu denken, Niemand wird der mechanischen Vorstellung huldigen, als entstünde der Embryo durch eine Faltenbildung dieser drei Blätter.“

Bis zur Bildung des Dotterkreislaufes lassen sich 6 Stadien leidlich scharf scheiden.²⁾ Die Charakteristik dieser Stadien ist folgende:

1. Stadium. Bildung des unteren Keimblattes aus den subgerminalen Fortsätzen und Beginn seiner Lösung.
 2. Stadium. Erste Faltung der Keimscheibe, Bildung der Primitivrinne, der centralen Querrinne und der Keimfalten.
 3. Stadium. Schärfere Sonderung von Keimzone und Aussenzone, Scheidung der Muskelplatten, beginnende Organisation des innern Keimwalles.
 4. Stadium. Beginnende Abschnürung des Kopfes des Keims, Scheidung der Keimzone in einen Stammtheil und einen Parietaltheil, Erhebung der Medullarplatte und Bildung der ersten Urvirbel.
 5. Stadium. Fortschreitende Abschnürung des Keimes, weitere Schliessung des Medullarrohrs und Gliederung von Urvirbeln, Bildung des Herzens, Hereinwachsen der Produkte des Nebenkeims in die centralen Abschnitte der Keimscheibe.
 6. Stadium. Vollendung des ganzen primitiven Gefässsystems, beginnende Thätigkeit des Herzens, Bildung des Urnierenganges, Hervortreten der Augenblasen.
- Will man die Stadieneintheilung noch weiter führen, so kann man folgende weitere Stufen festhalten.
7. Stadium. Gliederung des Gehirns, Abschnürung der Augenblasen, Bildung der Gehörbläschen, Seitwärtskrümmung des Herzens, Umwachsung des Kopfes des Embryo durch das Amnion.
 8. Stadium. Eintritt der Kopfkrümmung, Bildung des Trichters und der Linse, beginnende Eröffnung der Schlundspalten.
 9. Stadium. Bildung der hinteren Schlundspalten und der Aortenbogen, vollständiger Schluss des Amnion, beginnende Abschnürung des hintern Leibesendes.
 10. Stadium. Erstes Erscheinen der Allantois und der Extremitäten, Bildung der Leber, des Pankreas und selbstständiges Hervortreten der Lungen.

Eine scharfe, zeitliche Fixirung der einzelnen Stadien lässt sich, wie bereits oben erwähnt wurde, beim Hühnchen nicht geben, wegen der bedeutenden in der Hinsicht vorkommenden Schwankungen.

²⁾ Remak scheidet ganz ähnlich, nur definiert er etwas anders. Bis zum Beginn der Herzbildung, die er auf den Anfang des zweiten Tages setzt, nimmt er 5 Stadien an:

1. Stufe: Sonderung der Keimscheibe in drei Blätter.
2. „ Centrale Verdickung der Keimscheibe.
3. „ Bildung der Axenplatte.
4. „ Sonderung der Axenplatte in Medullarplatte, Urvirbelplatte und Chorda.
5. „ Bildung des Medullarrohres, der Kopfdarmhöhle, der ersten Blutgefässe und der ersten Urvirbel.

Ueber den ersten Tag hinaus hält Remak keine Unterabtheilungen mehr fest. Von den gegebenen Charakteristiken der 5 Entwicklungsstufen ist besonders die erste unhaltbar, denn, wie dies neuerdings wiederum Hensen und Dursy gezeigt haben, so sind während geraumer Zeit nur zwei Keimblätter zu unterscheiden.

Mit den oben festgehaltenen ersten Stadien stimmen auch diejenigen vortrefflich überein, welche Pander in seiner Dissertation aufgestellt und mit idealen Zeitbezeichnungen versehen hat. Er schildert die 8., 12., 16., 20., 24., 30., 36., 42. und 48. Bebrütungsstunde. Die Beschreibung ergibt, dass seine 8. Stunde unserem ersten, seine 12. Stunde unserem 2. Stadium entspricht; erst zur 12. Stunde sind 2 getrennte Blätter nachweisbar. Die 16. Stunde entspricht genau dem 3., die 20. dem 4., die 24. dem 5., die 30. dem Anfang, die 36. dem Ende unseres 6. Stadiums. Im Allgemeinen zeichnen sich die von Pander a. a. Ort gegebenen Beschreibungen durch grosse Klarheit und Präcision aus.

Im Atlas von Erdl entsprechen die Abb. von taf. IV unserem 3., die von taf. V unserem 4., von taf. VI unserem 5., die von taf. VII unserem 6. Stadium.

Ich halte es sogar nicht einmal für zulässig, Mittelwerthe zu berechnen, falls die Berechnung nicht über eine sehr grosse Zahl von Beobachtungen sich erstreckt, welche während einiger Jahre, durch die ganze Brütesaison hindurch, und unter genauer Berücksichtigung der Temperaturverhältnisse fortgeführt worden sind.¹⁾

Ich habe mir die Mühe genommen, aus meinen Versuchsprotokollen die Beobachtungsergebnisse von 100, in der Zeit vom Juni bis October 1866 und vom März bis Juli 1867 bebrüteten Eiern zusammen zu stellen. Die Bebrütungsdauer der benützten Fälle schwankt zwischen 2 Stunden 40 Minuten und 46 Stunden. Eine vollständige Wiedergabe der Tabellen scheint mir ohne Interesse, da sich doch keine festen Gesetze daraus ableiten lassen; nur hinsichtlich der Oscillationsbreiten der Entwicklung mag Einiges hier mitgetheilt werden.

Im 1. Stadium befinden sich die meisten, während der ersten 6 Stunden eröffneten Eier; indess kommt innerhalb dieser Zeit auch schon das 2., ja in einem Fall unter 15 sogar das 3. Stadium vor. Das letzte im 1. Stadium befindliche Ei fällt auf die 9. Bebrütungsstunde.

Das 2. Stadium findet seine Hauptvertretung von der 8. bis zur 16. Stunde. Das früheste, dem Stadium angehörige Ei finde ich mit $22\frac{2}{3}$ Stunden, das späteste mit 22 Stunden.

Das 3. Stadium fällt vorzugsweise in die Zeit von der 18. bis 23. Stunde, der früheste Repräsentant war 4, der späteste 30 Stunden bebrütet.

Das 4. Stadium scheint eine geringe Dauer zu besitzen, wie u. A. auch daraus hervorgeht, dass man beim absichtlichen Aufsuchen dasselbe sehr leicht verfehlt. Es fällt um die 24. bis 25. Stunde herum; der früheste Vertreter begegnete mir mit 18 Stunden, der späteste mit 31 Stunden. (Ein sehr verkümmertes, diesem Stadium angehöriger Keim, fand sich sogar mit 42 Stunden.)

Die Hauptvertretung des 5. Stadiums tritt zwischen der 26. und 30. Stunde auf, die des 6. zwischen der 30. und 40. Stunde. Den frühesten Embryo aus dem 5. Stadium fand ich (mit Beiseitelassung eines nachher zu erwähnenden besondern Falles) nach 23 Stunden, den spätesten nach 42 Stunden. Den frühesten Keim aus dem 6. Stadium gleichfalls in der 22. Stunde, den spätesten mit 56 Stunden (bei unregelmässiger Temperatur).

Die Einflüsse, welche auf die Raschheit der Entwicklung sich geltend machen, hat schon v. Baer²⁾ besprochen und dem von ihm Mitgetheilten kann ich, trotz mancher auf den Gegenstand verwendeten Aufmerksamkeit kaum Wesentliches beifügen. Verschiedentlich glaubte ich feste Regeln abstrahiren zu können, und stets wurde ich durch spätere Erfahrungen wieder von der grossen Unsicherheit auf diesem Gebiete belehrt.

Der Einfluss der Bebrütungstemperatur ist am unzweifelhaftesten. Die unterste Entwicklungsgränze liegt, soweit ich erschen kann, bei 35 bis 36° C., die oberste bei 42°. Ob die eine und die andere Gränztemperatur von den sich entwickelnden Eiern auf die Dauer ausgehalten wird, weiss ich nicht, da sich meine Bebrütungen immer nur auf den Zeitraum weniger Tage erstreckten.

Die Festhaltung einer constanten Temperatur im Brutofen hat bekanntlich gewisse Schwierigkeiten,

¹⁾ In neuester Zeit hat Moleschott (Untersuchungen zur Naturlehre Bd. X. 1) Messungen behufs Feststellung der zeitlichen Entwicklungsverhältnisse des bebrüteten Hühnereies veröffentlicht. Auffallender Weise hat aber dieser Physiologe unterlassen, irgend welche nähere Mittheilung über die Bebrütung der von ihm benützten Eiern zu geben, ob die Bebrütung künstlich oder natürlich war, bei welcher Temperatur sie im ersten Falle statt fand, in welchen Monaten die Versuche angestellt wurden u. s. w.

²⁾ l. c. I. 5.

und erfordert bei Anwendung der Oel- oder Spirituslampen anhaltende Aufsicht. Bei Anwendung von Gas wird die Aufsicht noch mühsamer, da ja bei gegebenem Brenner die Stärke der Flamme mit dem Druck varirt. Diesen aber pflegen die Gasfabriken innerhalb der 24 Stunden zu verschiedenen Malen sehr rapid zu ändern. Man kann durch Anwendung der im Handel erhältlichen Druckregulatoren dem Uebelstand der allzu raschen Druckschwankungen etwas begegnen, immerhin bleibt die Correctur nur eine unvollständige. Schliesslich habe ich kein anderes Mittel gefunden, mich von der Fabrik unabhängig zu machen, als die Anschaffung eines besonderen kleinen Gasometers (von c. 15 Cubikfuss Gehalt); derselbe wurde alle 24 Stunden von der Hauptleitung aus gefüllt. Ich erhielt auf diese Weise die Regulirung des Gasdruckes in meine Hand. Dadurch und durch gleichzeitige Anwendung eines Bunsen-Desaga'schen Temperaturregulators ist es mir schliesslich gelungen, eine sehr regelmässige Temperatur im Brütöfen herzustellen, welche Tagelang nur um Zehnthelle von Graden geschwankt hat.

Eine nicht zu umgehende Störung in den Gang der Temperatureurve bringt jedesmal die Einlage eines neuen Eies. Ein einziges Ei kann die Temperatur des Ofens um 5—8 Grad heruntertreiben, eine Störung, die sich Stunden lang nicht völlig ausgleicht. Im Allgemeinen habe ich, wenn ich mich von dem regelmässigen Gange der Maschine überzeugt hatte, jeweilen Morgens, vor Einlage frischer Eier, die Temperatur notirt. — Wollte man genau messende Versuche machen, so müsste man entweder registrirende Thermometer anwenden, oder noch besser, das Temperaturechronometer, das auf einigen astronomischen Observatorien gebraucht wird, um den Einfluss der Temperatur auf gewöhnliche Chronometer zu kontrolliren. Ich würde mich wohl zur Herstellung der einen oder der anderen Einrichtung entschlossen haben, hätte ich mich nicht bald überzeugt, dass die variablen Eigenschaften der Eier genaue Versuche über den Temperatureinfluss ganz ausserordentlich erschweren.

Bebrütungen, bei welchen sich die Temperatur an der untern Gränze hält, liefern im Allgemeinen Keime, bei welchen das peripherische Wachsthum und die Entwicklung des Nebenkeimes zurückbleibt, bei ihnen ist der Durchmesser der Keimscheibe gering und die Area pellucida bleibt lange klein und rund, dabei kann gleichwohl das centrale Wachsthum verhältnissmässig weit fortgeschritten sein. — Es scheint auch die Regelmässigkeit der ersten Formung der Keimscheibe in einer gewissen Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur zu stehen, in der Weise, dass eine mittlere Temperatur der regelmässigen Formung am förderlichsten ist, während die Gränztemperaturen leichter Unregelmässigkeiten erzeugen. Indess kann ich auch auf diesen Punkt nur die Aufmerksamkeit lenken, ohne ihn absolut sicher festzustellen.

Nächst der Temperatur hat die Jahreszeit den entschiedensten Einfluss auf die Raschheit der Entwicklung. Dieser Einfluss ist selbstverständlich zurückzuführen auf den Einfluss, den die herrschende Lufttemperatur einestheils auf die legende Henne, und andernteils auf das gelegte Ei ausübt. Der Einfluss der Jahreszeit auf die Henne selbst ist leicht zu constatiren; man findet, dass frisch gelegte Eier, bei sonst gleichen Bedingungen zu verschiedenen Zeiten des Jahres sehr ungleich rasch sich entwickeln, und zwar ist dabei nicht etwa der Monat maassgebend, sondern die herrschende Temperatur. Die am langsamsten in der Entwicklung voranschreitenden Eier traf ich im verflossenen Jahr gegen Ende September und Anfangs October. Auf diese folgen aber in der geringen Entwicklungsgeschwindigkeit sofort die Eier vom kalten und regnerischen Monat Juni dieses Jahres.¹⁾

Auch der Einfluss der Lufttemperatur auf das gelegte Ei scheint nicht geläugnet werden zu können. Es haben schon verschiedene Forscher auf die Möglichkeit einer beginnenden Entwicklung der Eier beim blossen Liegen in der Sommerwärme aufmerksam gemacht, und meine Erfahrungen sprechen gleichfalls dafür. Nicht allein beobachtete ich ungewöhnlich rasche Entwicklung von Eiern, welche ich im

¹⁾ Aus einem soeben erschienenen Aufsatz von Dursy ersehe ich, dass auch dieser Beobachter den bedeutenden Einfluss der Jahreszeit auf die Entwicklungsgeschwindigkeit erfahren hat. (Henne u. Pfeuff' Zeitschr. 3. Serie XXIX. 224.)

Hochsommer gekauft hatte, und die somit schon einige Tage oder Wochen alt sein mochten, sondern es ist mir wiederholt die bedeutende Grösse aufgefallen, welche an solchen Eiern die unbebrütete Keimseiche besitzen kann. Erst kürzlich eröffnete ich während der grossen Augusthitze einige Eier, von denen ich sicher wusste, dass sie nicht angebrütet waren; ich fand in mehreren eine Keimseiche von $4\frac{1}{2}$, in einem sogar von $6\frac{1}{2}$ mm. Dm., mit einer Andeutung des Axenstreifes. (Ob letzteres Ei noch bebrütbar gewesen wäre, erscheint mir zweifelhaft.)

Die rascheste Entwicklung fand ich an einer Serie von Eiern, welche ich in der heissen Zeit vom Juni 1866 bebrütete. Leider habe ich damals noch kein Protokoll geführt, und nur durch die ungewöhnliche Raschheit der Entwicklung aufmerksam gemacht, habe ich mir einige Zahlen notirt, die ich in der untenstehenden Tabelle sub a. mittheile. Es handelte sich um Eier, die ich als angeblich frisch gekaufte hatte, die indess immerhin 8—14 Tage bei heissem Wetter mögen gelegen haben. Die Bebrütungstemperatur war eine sehr hohe, 41 bis 42° , beim Herausnehmen des Eies Nr. 1 sogar $42,5^{\circ}$. Es waren somit alle Bedingungen erfüllt, welche die Raschheit der Entwicklung begünstigen. Nichtsdestoweniger würde ich an einen Fehler in meiner Aufzeichnung glauben, wäre mir nicht ganz bestimmt in Erinnerung, dass zu jener Zeit alle Eier ungewöhnlich rasch sich ausbildeten, stammten ferner die 3 Aufzeichnungen nicht von 3 aufeinander folgenden Tagen und wären sie nicht so speciell zu dem Zweck gemacht worden, eine Thatsache numerisch zu belegen, auf welche ich ohne numerische Aufzeichnung aufmerksam geworden war. Auch an eine vorausgegangene Anbrütung jener Eier ist nicht zu denken. Eine Unordnung in meiner Brütmaschine unterbrach mir leider die damals begonnene Beobachtungsreihe.

Zu den bis dahin erwähnten Einflüssen kommen noch die, schon früher erörterten individuellen hinzu, deren Vorhandensein daraus erkennbar wird, dass zwei gleichzeitig eingelegte Eier verschiedener Hennen sich ungleich rasch entwickeln können; ich habe sub d eine solche Parallelbeobachtung als Beispiel mitgetheilt.

Das genauere Studium der Einflüsse, welche die Entwicklungsgeschwindigkeit beherrschen, kann kaum nebenbei gemacht werden, es verlangt ausgedehnte, mit Plan angeordnete Versuchsreihen. Die oben mitgetheilten Bemerkungen sind aus Versuchen hervorgegangen, die diesen Anforderungen kaum entsprechen und somit können sie nicht mehr als eine erste Orientirung gewähren.

Nr. des Protok.	Bebrütungs-dauer.	Entw. Stadium.	Temperatur der Bebrütung.	Datum.	
a) Nr. 2	5 Stunden	V	$41-42^{\circ}$ C.	6. Juni 1866.	Ungemein rapide Entwicklung von Sommeriern bei hoher Bebrütungstemperatur.
„ 1	8 „	VI	$41-42$ „	7. „ „	
„ 3	24 „	VII	$41-42$ „	8. „ „	
b) Nr. 47	22 Stunden	II	$41-42^{\circ}$ C.	19. Septbr. 1866.	Langsame Entwicklung von Herbstiern bei hoher Bebrütungstemperatur. idem bei mittlerer Bebrütungstemperatur.
„ 49	20 „	II	$41-42$ „	20. „ „	
„ 50	42 „	IV	$35-40$ „	7. Oktober „	
c) Nr. 132b	30 Stunden	III	$39-40^{\circ}$ C.	4. Juni 1867.	Langsame Entwicklung von Eiern aus kühler Sommerzeit.
„ 135	$31\frac{1}{2}$ „	III	$39-40$ „	4. „ „	
d) Nr. 132a „ 132b	} 30 Stunden	V III	{ $39-40^{\circ}$ C.	4. Juni 1867.	Ungleiche Entwicklung zweier gleichzeitig eingelegter Eier.

Erstes Stadium.

Das erste Entwicklungsstadium des bebrüteten Eies führt zur Bildung eines zusammenhängenden unteren Keimblattes und zu dessen Scheidung vom oberen. Dies Stadium nach rückwärts zu umgränzen, ist nicht möglich, weil, wie schon früher erwähnt, die Eier ungleich entwickelt gelegt werden. Auch scheint es, dass die, diesem Stadium angehörigen Veränderungen während des blossen Liegens der Eier bei der Sommerwärme sich einleiten können.

Nach Eintritt der Bebrütung wächst die Keimscheibe durch Zunahme ihrer Zellen und zwar theiligen sich am Wachsthum sowohl das obere Blatt, als auch die subgerminalen Fortsätze. Das Flächenwachsthum schreitet anfangs nur langsam vor. Von $3\frac{1}{2}$ mm. wächst der Durchmesser der Scheibe im Lauf der ersten 5—8 Stunden auf $4\frac{1}{2}$ bis 5 mm. dabei erscheint der Saum derselben in Folge einer Zunahme der Vacuolen des Keimwalles meistens auffallend durchscheinend.

Die subgerminalen Fortsätze vergrössern sich, und indem sie der Fläche nach mehr und mehr in Verbindung treten, bilden sie eine zusammenhängende Schicht; diese legt sich an die untere Fläche des oberen Blattes an, und steht noch durchweg durch zwischenliegende Zellen mit diesem in Verbindung. Die Area pellucida der Keimscheibe ist jetzt minder durchsichtig als zuvor, und bei der Betrachtung des unverletzten Dotters ist vom Pander'schen Kern nichts mehr wahrzunehmen. Für die Besichtigung mit der Loupe erscheint sie etwas körnig, oder wie mit feinem, weissen Staub bestreut. — Löst man die Keimscheibe ab und reinigt sie sorgfältig von der, an ihrer untern Fläche haftenden Dottermasse, so erkennt man sofort die schärfere Ausprägung eines, schon vor der Bebrütung vorhandenen Unterschiedes in der Ansammlung der subgerminalen Fortsätze. Diese liegen nämlich im hinteren Abschnitte der Area pellucida dichter beisammen als vorn, und sie vereinigen sich daselbst früher zu einer zusammenhängenden Platte, während die Fortsätze des vorderen und des seitlichen Abschnittes noch Netze mit grösseren Maschenräumen bilden. — Die Stelle, an welcher die Fortsätze dichter angehäuft sind, charakterisirt sich im durchfallenden Licht als ein etwas dunklerer, nach vorn abgerundeter Fleck ohne scharfe Umgränzung; der Lunula eines Fingernagels vergleichbar, schiebt er sich vom hinteren Rand der Area pellucida aus bis über deren Centrum vor (taf. XII, fig. 1).

Auf die Bildung eines unteren Keimblattes folgt bald auch dessen Ablösung vom oberen. Diese Ablösung tritt nicht mit einem Rucke, und im Bereich der ganzen Area pellucida auf, sondern zunächst nur an einzelnen Stellen, dabei spannen sich anfangs die zelligen Verbindungsbrücken fadenförmig zwischen beiden Blättern aus, bis sie schliesslich durchreissen und den Zwischenraum ganz frei lassen. (Taf. I, fig. 7, taf. III, fig. 1, 1—4 geben solche Uebergangsbilder.)

Das Ablösungsmotiv ist ausserordentlich einfach. Die beiden Zellenlagen, die dichte obere und die lockere untere vergrössern sich beide nach der Fläche, und wegen des geringeren Wachsthums am Rande erfahren sie hier eine Hemmung. Die Folge davon ist, dass sie sich falten, und dass sie in derselben Weise aus einander treten, wie zwei lose verklebte Papierblätter, auf welche wir vom Rande her einen leichten Druck ausüben. Auch bei diesen erfolgt die Lösung zuerst an einzelnen Punkten und schreitet dann in der Weise vor, dass die anfangs getrennten Lücken allmählig zu einer grösseren zusammenfliessen.

Die ersten an der Keimscheibe auftretenden Falten sind noch durchaus unregelmässig vertheilt, nur das lässt sich bemerken, dass sie im Allgemeinen die Richtung von concentrischen Kreisen innehalten.

Die Lösung der beiden Keimblätter erfolgt am vollständigsten innerhalb eines Gebietes, das wir das Aussengebiet, oder die Aussenzone nennen wollen. Es besitzt halbmondförmige Gestalt, ist vorn am breitesten (0,5—0,7 mm.), und nach hinten umbiegend, verschmälert es sich mehr und mehr. Den von der Aussenzone umschlossenen mittleren und hinteren Abschnitt der Area pellucida können wir seiner spätern Bedeutung halber die Keimzone nennen. In der Keimzone geschieht die Blätterspaltung unvollständig, es erhalten sich einzelne Brücken zwischen oberem und unterem Blatt, deren Menge von Vorn nach Hinten und von Aussen nach Innen zunimmt. Eine innige Verbindung durch dichtgedrängte Zellenmassen bleibt zwischen beiden Blättern längs der Mittellinie, und es entsteht so ein Streif, welcher die Keimzone in zwei Hälften theilt, der Axenstreif. Die zwischen beiden Blättern hier angehäuften Zellenmasse mag als Axenstrang bezeichnet werden. Im durchfallenden Lichte dunkler, im auffallenden heller als seine Umgebung, reicht der Axenstrang von etwas vor der Mitte der Area pellucida bis an das hintere Ende, allwo er sich bedeutend verbreitert (fig. 2 n. 3, taf. XII).¹⁾

Das untere Keimblatt erscheint gleich nach seiner Ablösung ausnehmend zart und dünn; seine Zellen zeigen noch rundlich angeschwollene, nur an den Verbindungsstellen sich verjüngende Körper, und sie enthalten je eine gewisse Zahl von Dotterkörnern eingelagert. Die Dicke des untern Blattes beträgt 10—15 μ . Wegen seiner Zartheit wird es bei einer irgendwie unvorsichtigen Behandlung der Keimscheibe leicht zerrissen. Die Stellen, an denen es besonders leicht einreißt, sind natürlich die, an denen es in grösserer Ausdehnung frei liegt, der vordere und die seitlichen Abschnitte. Die Fetzen des abgerissenen Blattes bleiben jeweilen an den Rändern des Keimwalles und am Axenstreifen haften. (man vergl. z. B. taf. XII, fig. 3, sowie die Figuren V, 1 u. VII, 4 u. 5 der Tafel III).²⁾

Im oberen Keimblatte zeichnen sich, wenigstens bei der Flächenansicht, die centralen Zellen vor den peripherischen durch bedeutendere Kleinheit aus. Ich mass z. B. in der nächsten Umgebung des Axenstreifes Formen bis zu 5—7 μ Flächendurchmesser, während derselbe Durchmesser bei den Zellen der Peripherie 12—15 μ beträgt. Bereits sind an den mittleren Zellen die Folgen des, in der Fläche wirkenden Druckes bemerkbar. Dieselben sind mehr oder weniger stark in die Länge gezogen, und zwar in der Richtung senkrecht zur Fläche; dem entsprechend sind sie auch in einander gekeilt. Ihre Schichtung scheint annähernd eine dreifache zu sein. Die peripherischen Zellen der Keimscheibe sind noch grösstentheils kuglig von Gestalt, und sie sind nur einfach geschichtet. Die Dicke des oberen Keimblattes beträgt im Centrum 35—40 μ , an der Peripherie geht sie bis auf 12 μ herab.

In der Area opaca nehmen die subgerminalen Fortsätze gleichfalls zu, ohne dass es indess schon jetzt zur Bildung eines untern Blattes kommt. Von besonderem Interesse sind die beginnenden

¹⁾ Man vergl. mit der Schilderung diejenige von Rathke (Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere p. 20). Auch Rathke lässt die Schichtenspaltung nur partiell erfolgen, „da wo sich der Rücken des Embryo ausbildet, in der Mittelebene desselben, bleiben die Schichten für immer im Zusammenhang.“

²⁾ Remak lässt bekanntlich das untere Keimblatt schon vor der Bebrütung vorhanden sein, er nennt es dicker, weicher, weniger durchscheinend, als das obere und es soll oft auf dem Boden der Keimhöhle liegen bleiben. Dies lässt mich vermuthen, dass Remak den Keimwall mit der ihm anhaftenden Bodenschicht der Keimhöhle als den Anfang des untern Keimblattes angesehen hat. Auf diesen Theil passt nämlich seine Beschreibung, nicht aber auf die oben beschriebene Bildung. Dergleichen nennt Pander (um die 12. Bebrütungsstunde) das innere Keimblatt dicker, körniger und undurchsichtiger, als das äussere, in früher Zeit soll es leicht zerfliessen. Auch diese Charaktere, besonders der der Zerfliesslichkeit, passen auf den Keimwall. Pander drückt sich indess weiterhin deutlicher aus (Dissert. p. 27) *Ambae hae membranae totum blastodermis constituent, et ut in area pellucida, sic in area opaca adsunt, hac solum intercedente differentia, quod in area pellucida membrana pituitosa longe tenerior est, ac in zona opaca.*

Veränderungen in der weissen Substanz des Keimwalles. Schon oben wurde der Zunahme der Vacuolen gedacht, einer Erscheinung, die schon Pander und weiterhin auch Remak aufgefallen war. Die Bildung der Vacuolen haben wir in einem frühern Abschnitte auf den Zerfall und die Lösung der Kerne weisser Dotterzellen zurückgeführt. Neben ihnen und neben den Zellen mit grösseren, nicht zerfallenen Kernen findet man im Keimwalle, am Boden der Keimböhle und in dem, an die Keimscheibe angränzenden Umkreis der Dotterrinde zahlreiche grosse Kugeln, welche mit Körnern von äusserster Kleinheit bis zu 1μ herab angefüllt sind. Im Allgemeinen zeigen alle die kleinen Inhaltskörner noch deutlich ein inneres, scharf contourirtes Körperchen, und sie dokumentiren sich dadurch als Abkömmlinge weisser Dotterkerne. Auch in freien Anhäufungen treten dieselben auf, und, was ganz besonders bemerkenswerth ist, sie finden sich in nicht geringer Menge im Innern der Zellen der Keimscheibe. Hier sind sie sowohl in den Elementen des unteren als des oberen Blattes enthalten, im letzteren besonders reichlich an der Peripherie der Keimscheibe. Bei genauer Betrachtung nämlich überzeugt man sich, dass von jenen stark lichtbrechenden Körnern, welche wir, dem Sprachgebrauch folgend, als Dotterkörner bezeichnet haben, die grösseren durchweg einen oder selbst mehrere der so charakteristischen Kernkörper in ihrem Innern bergen.

Schon beim reifen Eierstocksei waren wir zum Ergebniss gelangt, dass kleinkernige weisse Dotterzellen dicht um den Hauptdotter herum sich anhäufen, und dass es kaum möglich erscheint, zwischen den kleineren weissen Kernen und den Dotterkörnern eine scharfe Gränze zu ziehen. Ausserdem hatten wir gefunden, dass beiderlei Bildungen die Protagonreaction mit concentrirter Schwefelsäure geben. Ich habe es an jener Stelle vermieden, die, ohnedem so complicirte Frage nach der Bildung des Eierstocks-Eies durch neue Zwischenfragen noch mehr zu erschweren; nun aber, da uns ein entscheidendes und unzweideutiges Material vorliegt, können wir an der Identität der Dotterkörner und der kleinsten Kerne des weissen Dotters nicht mehr zweifeln, und es handelt sich darum, dies merkwürdige Verhältniss zu erklären.

Nach meinem Dafürhalten ist die Sache einfach die, dass die Eizelle und die aus ihr hervorgehenden Zellen der Keimscheibe die kleinsten Kerne weissen Dotters in ihr Protoplasma aufnehmen. Da wir wissen, dass farblose Blutkörperchen Carmin, Indigo oder sonst fremdartige Festgebilde einzuschliessen vermögen, so können wir uns auch durchaus nicht wundern, dass das Primordialei und die Zellen der Keimscheibe Körner in ihr Inneres aufnehmen, welche in ihrer nächsten Umgebung durch Zerfall der früheren Bildungsstätten frei geworden sind. Die also aufgenommenen Körner sind nicht etwa bestimmt, in den Keimscheibenzellen die Rolle von Kernen weiter zu spielen, sie kommen ganz einfach als Nahrungsmaterial in Betracht, als solches werden sie auch bald gelöst und zu den chemischen Zwecken der Zellen verwendet.

Von den weissen Zellen des Keimwalles liefern somit diejenigen mit weitgehendem Kernzerfall und die mit völliger Kernlösung den Elementen der Keimscheibe eine, theils flüssige, theils feste Nahrung. Am Aufbau des Organismus aber betheiligen sich als Nebenkeim nur die weissen Zellen, bei welchen die Kerntheilung ein gewisses mittleres Maass nicht überschreitet.

Zweites Stadium.

Mit der Bildung und der theilweisen Lösung der beiden Keimblätter, welche wir als das Ergebnis des ersten Entwicklungsstadiums kennen gelernt haben, leitet sich, wie wir sahen, sofort auch die Ausprägung einer äusserlich wahrnehmbaren Axe ein. Zunächst ist diese nichts anderes, als ein Substanzstreif, längs dessen das obere und das untere Blatt ihren Zusammenhang beibehalten.

Die Flächenzunahme der Keimscheibe ist während des 2. Entwicklungsstadiums noch eine mässige. Der Durchmesser wächst auf 5 bis $5\frac{1}{2}$ oder bis 6 mm, selten mehr. Die Area pellucida ist Anfangs rund, gegen Ende des Stadiums fängt sie an, nach hinten sich zu verlängern. Keimzone und Aussenzone sind noch unendlich geschieden (taf. XII, fig. 4, 5 u. 6).

Die Keimzone erscheint etwas dunkler als die Aussenzone, und von einer netzförmigen Zeichnung durchsetzt, welche nach Innen sowohl als nach Hinten an Dichtigkeit zunimmt. Es wird die Keimzone halbirt durch den Axenstreif, dessen vorderes Ende über die Mitte der Area pellucida nach vorn sich verlängert, während das hintere Ende den Keimwall überschreitet und in der Area opaca sich verliert. Die Länge des Streifens beträgt 1 bis $1\frac{1}{2}$ mm; später, wenn die Area pellucida nach hinten sich vergrössert, wächst sie auf 2 mm. Seine Breite beträgt im vorderen Abschnitte $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ mm.¹⁾ Grobkörnig von Ansehen, ermangelt der Axenstreif einer scharfen Abgränzung, er geht nach Aussen in das oben erwähnte, dunkle Substanznetz der übrigen Keimzone über. Da dieses nicht allein nach Innen, sondern auch nach Hinten an Dichtigkeit bedeutend zunimmt, so ergibt sich daraus eine, von vorn nach hinten zunehmende Verbreiterung des Axenstreifs.

Nächst dem Axenstreif werden auf der Flächenansicht der Keimscheibe bald die ersten Andeutungen von Falten wahrnehmbar. Eine zuverlässige Beurtheilung derselben lässt sich indess nur an Durchschnittsbildern gewinnen. — Sieht man zunächst die auf taf. III mitgetheilten Querschnitte junger Keime durch, so tritt einem sofort eine gewisse Mannigfaltigkeit der Faltung entgegen. Bei den einen Serien, wie bei den fig. I, III u. V. dargestellten, ist die Gegend der Axe am stärksten gehoben, bei anderen, wie bei den von fig. IV ist sie am stärksten eingezogen, wieder bei anderen, wie bei VII u. VIII ist die Mitte vorn gehoben, hinten vertieft. — Bei den meisten Schnitten findet sich eine ganze Reihenfolge kleiner, wellenförmiger Erhebungen und Einziehungen. Bei fig. I zeigt sich, dass die noch unvollendete Lösung der beiden Keimblätter mit der Faltung in inniger Beziehung steht, indem je solche Stellen wechseln, an welchen die beiden Blätter gelöst und auseinander getreten sind, und solche, an denen sie noch zusammenhängen. Noch unregelmässiger sind die Faltungen, welche die Keimscheibe schon vor der Bildung des unteren Blattes gleich in der allerersten Zeit der Bebrütung zeigt; taf. VI, fig. I habe ich einen diesem Stadium entnommenen Durchschnitt abgebildet.

Es fragt sich in erster Linie, wie viel von den zu Tage tretenden Unregelmässigkeiten auf Rechnung der Präparationsmethode zu setzen sei. Die Frage ist nicht leicht zu entscheiden. Bevor die Keimscheibe abgelöst und vom anhängenden Dotter gereinigt ist, kann man, der ungeeigneten Unterlage halber, das feinere Detail der Area pellucida kaum sicher beurtheilen. Sowie aber die Scheibe abgelöst und abgespült ist, kann man auch schon den verändernden Einfluss der angewendeten Flüssigkeit anschildigen. Zwei Gefahren sind vorhanden; es können einmal, in Folge der Ablösung der Dotterhaut²⁾ und der sonstigen

¹⁾ In diesem frühesten Stadium abgebildet, findet sich der Axenstreif bei Erdl (taf. II, fig. 1 u. 2.)

²⁾ Völlig unzweckmässig ist es, die Ablösung der Keimscheibe von der Dotterhaut zu unterlassen, letztere zieht sich durch Reagentieneinwirkung stets zusammen und verunstaltet dabei die anhaftende Keimscheibe.

Manipulationen, sei es an der ganzen Keimscheibe, sei es an den Schnitten, Verbiegungen entstehen; andererseits aber können die zur Reinigung und zur Erhärtung angewendeten Flüssigkeiten Quellung oder Schrumpfung bewirken. Von diesen beiden Gefahren ist die erstere geringer, weil sie bei einiger Vorsicht vermieden werden kann, und weil ihre Folgen meistens leicht zu beurtheilen sind. Weit bedeutsamer ist die Gefahr der Quellungen und Schrumpfungen durch die angewendeten Reagentien. Dass in dieser Hinsicht meine Präparationsmethode ziemlich vorwurfsfrei ist, dass schliesse ich aus folgendem. Ich habe mittelst der Methode die Keimscheibe des unbebrüteten Eies frei von jeglicher Faltung und Verzerrung erhalten, ebenso hat sie mir für die späteren, leicht kontrollirbaren Stadien Bilder von der untadelhaftesten Vollkommenheit geliefert. Es wäre nun völlig willkürlich anzunehmen, dass eine Behandlungsweise, welche die Keimscheibe in ihren allerjüngsten, sowie in ihren etwas vorgerückteren Stadien nicht merklich verändert, eine wesentliche Vermunstung der zwischenliegenden Stadien herbeiführen sollte. — Vor Allem kommt viel auf die Reinigungsflüssigkeit an; als ich einmal zur Vermehrung meines kleiner werdenden Vorrathes an Jodserum diesen mit Wasser verdünnte, konnte ich auch von unbebrüteten Eiern keine anderen als faltige Keimscheiben gewinnen, so lange bis ich wieder das Reagens unvermischt anwendete. — Die Uebersäure in der angewendeten Concentration bewirkt nicht allein keine Verzerrungen der Keimscheibe, sondern sie hat dadurch, dass sie einen gewissen Grad der Erhärtung herbeiführt, zur Folge, dass auch die nachfolgende Alkoholbehandlung unschädlich bleibt.

Die Ungleichmässigkeit der ersten Faltenbildung, welche an der Keimscheibe im ersten und zweiten Entwicklungsstadium hervortritt, gleicht sich auch in den drei bis vier folgenden Stadien noch nicht völlig aus. Die Erklärung die sich dafür geben lässt ist folgende: Im Anfang der Entwicklung sind zwischen den einzelnen Punkten der Keimscheibe die Differenzen der Elasticität sowohl, als der aus dem Wachstum resultirenden Spannungen noch gering, oder richtiger ausgedrückt, es wächst Anfangs der, mit der Dicke zunehmende Biegungswiderstand allenthalben proportional der, von ungleichem Wachstum abhängigen Spannung. In einem gegebenen Moment werden die von den Seiten her gedrückten Theile an sehr vielen Punkten gleichzeitig in labilem Gleichgewicht sich befinden. Ort und Richtung der ersten Ausbiegungen sind alsdann von geringen Zufälligkeiten abhängig. Es werden einmal viele kleine, ein anderes Mal wenige grössere Falten sich bilden, es wird ein gegebener Punkt einmal nach dieser, ein anderesmal nach jener Richtung sich ausbiegen. Noch verhältnissmässig spät machen sich Differenzen der Gestaltung bemerkbar, indess gleichen sich die Verschiedenheiten im Aussehen verschiedener Keime um so mehr aus, je entwickelter sie sind. Bei allen Keimen schreitet das Wachstum nach demselben Gesetz voran, bei Allen vertheilen sich sonach auch Spannungen und Elasticität nach demselben Gesetz, dies führt aber bei Allen zu derselben schliesslichen Gestaltung.

So lange die Faltung der Keimscheibe noch in ihren ersten Anfängen ist, erscheint es kaum möglich, bestimmte Falten mit besonderen Namen auszuzeichnen. Bald treten indess in longitudinaler sowohl, als in transversaler Richtung einige Ein- und Ausbiegungen prägnanter hervor, welche als die ersten Spuren bleibender Faltensysteme eine bestimmtere Beachtung beanspruchen. Einestheils bildet sich auf beiden Seiten der Keimzone und nach vorn (später auch nach hinten) von ihr je eine breite Furche, welche sie von der Aussenzone trennt. Wir bezeichnen diese Furchen als die Gränzfurchen, oder die Gränzzinnen, und unterscheiden zwei seitliche, eine vordere und eine hintere, (welche letztere Anfangs noch in den Bereich der Area opaca fällt). Die Bergfalten, durch welche die Keimzone in die Gränzzinnen übergeht, sollen die Keimfalten heissen. Zwei fernere Furchen treten auf, welche im Mittelpunkt der Keimscheibe sich kreuzen, und von welchen die eine in longitudinaler, die andere in transversaler Richtung verläuft (die centrale Längs- und die centrale Querrinne).

Von grösster Bedeutung für die Bildung der ersten Falten erscheint der Zusammenhang, welcher längs der Axe zwischen oberem und unterem Keimblatt besteht. Mag die Axe Anfangs gehoben werden, indem die seitlich von ihr liegenden Theile nach unten sich biegen, oder mag sie vertieft werden, indem

jene sich heben, so bildet sie doch stets für alle, der Quere nach durchschneidenden Wellen einen entschieden hervortretenden Knotenpunkt. In der Regel erhebt sich frühzeitig das obere Blatt jederseits vom Axenstrang, und es entsteht so die oben erwähnte centrale Längsfurche. Diese bleibt sehr seicht im vorderen Abschnitt der Keimscheibe, während sie im hinteren Theil mehr und mehr zu einer tiefen Rinne, der Reichert'schen Primitivrinne sich umwandelt.

Die Biegungen, die das untere Blatt erfüllt, sind bald gleichsinnig, bald entgegengesetzt gerichtet denjenigen des oberen Blattes. Eine gleichsinnige Ausbiegung beider Blätter kann, wie man leicht sieht, durch den Widerstand bedingt sein, den einzelne Zellenverbindungen der Zerreissung entgegensetzen, sie kann aber auch ohne dies äussere Motiv stattfinden. Faltet man durch seitlichen Druck zwei aufeinanderliegende Papierblätter, so findet man, dass sie bald in derselben, bald in entgegengesetzter Richtung sich biegen. Im weiteren Entwicklungsverlauf wird eine Entfernung beider Blätter von einander dadurch nothwendig bedingt, dass das Flächenwachsthum des oberen beträchtlicher ist, als das des unteren.

Während die centrale Längsfurche die Keimzone in eine rechte und eine linke Hälfte scheidet, trennt die centrale Querfurche die vordere Hälfte derselben von der hinteren. Diese Furche ist in den Seitentheilen der Area pellucida nur seicht, in der Mitte vertieft sie sich zu einer, das vordere Ende der Primitivrinne kreuzenden Grube, auf deren Grund gleich wie auf dem Grund der Primitivrinne eine innige Verbindung zwischen unterem und oberem Keimblatt, als eine Art von kurzer Queraxe sich erhält. Sagittalschnitte dicht neben der Längsaxe können daher Bilder gewähren, welche mit Querschnitten eine grosse Uebereinstimmung zeigen (m. vergl. taf. X, fig. I u. II). Der vor der Furche gelegene Theil der Keimzone wird zum Kopf nebst dem Herzen, der hintere zu Hals, Rumpf und Extremitäten.

Vor der centralen Querrinne erhebt sich, allmählig ansteigend, die vordere Keimfalte und vor dieser liegt, durch die Gränzrinne geschieden, die vordere Aussenfalte. Bei der Flächenansicht characterisiren sich diese Bildungen durch einige Bogenlinien, welche den vorderen Theil der Area pellucida quer durchsetzen. Die Zahl derselben kann variiren, im Allgemeinen werden wir ihrer drei finden, die hinterste entspricht dem vorderen Rand der Keimfalte, die 2. dem aufsteigenden, die 3. dem absteigenden Rand der Aussenfalte. Die Zahl der sichtbaren Linien kann indess ebensowohl grösser als geringer erscheinen. Steigen die Falten nur allmählig an, so sind sie für die Flächenbetrachtung kaum erkennbar, während sie bei steilem Ansteigen als scharf gezogene Linien sich darstellen. Finden ferner, wie dies oft der Fall ist, die Ausbiegungen des oberen und die des unteren Keimblattes etwas verschränkt statt, so können zu den vom oberen Keimblatt herrührenden Bogenlinien noch einige weitere hinzukommen, die dem unteren angehören.¹⁾

Der Theil der Keimscheibe, welcher hinter der centralen Querrinne liegt, zeigt gleichfalls einige wellenförmige Biegungen, über die indess jetzt noch wenig bestimmtes sich aussagen lässt. Wir werden später auf dieselben zurückkommen.

Die Mächtigkeit, welche das obere Keimblatt an seiner dicksten Stelle erreicht, beträgt bis zu 40 μ . Nach hinten nimmt seine Dicke sehr langsam ab, am hinteren Ende des Axenstranges beträgt sie noch 25–30 μ , während sie am vorderen Ende der Area pellucida auf 12–15 μ gefallen ist; über dem Keimwall erreicht sie nur noch 8–10 μ . In transversaler Richtung nimmt die Dicke des oberen

¹⁾ Die erste Erwähnung einer Bogenlinie am vorderen Ende des Fruchthofes findet sich bei Pander (Beiträge p. 9). Pander sah sie indess nur in einzelnen Fällen. Brauchbare Abbildungen finden sich bei Erdl, taf. IV, und bei Dürsy, taf. I, fig. 2 u. f. Die übrigen Autoren erwähnen der Linien nicht.

Blattes von der Axe aus erst langsam, dann aber gegen den Rand der Area pellucida hin ziemlich rasch ab, so dass sie beim Uebergang auf den Keimwall nicht mehr als etwa $10\ \mu$ zu betragen pflegt.

Langsam schreitet die Blätterspaltung von vorn nach hinten und von aussen nach innen voran. Die verbindenden Zellenbrücken spannen sich erst fadenförmig aus, und reissen schliesslich durch. In dem vorderen Abschnitt der Area pellucida folgen sie fast ganz dem unteren Blatt, sie bilden auf dessen oberer Fläche eine unregelmässige Auflagerung, welche nachträglich zu einer zusammenhängenden, dünnen Schicht sich gestaltet. Hier erscheint daher die untere Oberfläche des oberen Blattes grösstentheils glatt und scharf begrenzt. Im hinteren Abschnitt aber der Keimscheibe folgen die zwischen beiden Blättern liegenden Zellen zum Theil dem unteren, zum Theil dem oberen Blatt. Die einander zugekehrten Oberflächen beider Blätter zeigen sich daher hier uneben und höckerig (vergl. taf. VI, fig. II). Je mehr wir uns, von der Mitte der Keimscheibe ausgehend, dem hinteren Rand der Area pellucida nähern, oder diesen überschreiten, um so unvollständiger finden wir die Scheidung der Blätter durchgeführt. Anfangs weichen die letzteren in der Gränzzone noch mehr oder weniger weit auseinander, während sie in der Keimzone zusammenhängen, dann aber fällt auch die äussere Spalte weg, oberes und unteres Keimblatt sind nun in ihrer ganzen Breite durch vielfache Brücken verbunden. Auch dann pflegt indess noch eine Gruppierung der Zwischenmasse erkennbar zu sein, ein Theil derselben theilt sich dem oberen, ein anderer dem unteren Blatt zu, und der Zwischenraum zwischen beiden Massenschichten erscheint zellenärmer. Dabei fehlt Anfangs jegliche scharfe Trennung zwischen den beiden Gränzblättern und der anhaftenden Schicht. Die tieferen Schichten des oberen Keimblattes sind aufgelockert und ihre Zellen denen der anliegenden Schicht beigemengt, die Scheidung aber eines selbstständigen, unteren Gränzblattes ist noch gar nicht erfolgt. Später allerdings, wenn das Darmdrüsenblatt sich gebildet hat, trennt es sich leicht von der darüber liegenden Schicht, und bleibt nur durch feine, bald durchreisenden Fäden mit dieser verbunden ¹⁾ (man vergl. die Serien von taf. III, bes. fig. VII.)

Histologisch bietet das 2. Entwicklungsstadium wenig Bemerkenswerthes. Die aus der wachsenden Zusammendrängung folgende Verschmälerung der Zellen des oberen Keimblattes nimmt im Centrum der Area pellucida sichtlich zu, während in den peripherischen Abschnitten des Fruchthofes die Zellen noch grossentheils Formen besitzen, die von der kugligen nur wenig abweichen. Die Dotterkörner sind Anfangs noch vorhanden, beginnen indess gegen das Ende des Stadiums zu schwinden. — Wichtige Veränderungen gehen schon jetzt im Bereich des Keimwalles vor sich, wir werden dieselben unten im Zusammenhang mit späteren Vorgängen besprechen und wollen hier nur hervorheben, dass der innere Theil des Keimwalles, welcher in sich weit zusammenhängender geworden ist, vom oberen Keimblatt sich ablöst, während der äussere Theil noch an ihn haften bleibt. Wir können demnach jetzt einen inneren und einen äusseren Keimwall unterscheiden. Ersterer geht am Rand der Area pellucida mit allmählicher Verjüngung und ohne scharfe Gränzen in das untere Keimblatt über.

¹⁾ Die lockere, zwischen beiden Keimblättern liegende Masse und ihre Scheidung in eine dem oberen, und eine dem unteren Blatt anhaftende Schicht hat schon v. Baer erkannt l. c. I. 20 u. II. 65.

Drittes Stadium.

Beim Uebergang in's dritte Stadium zeigt die Keimscheibe, von der Fläche gesehen, folgendes Verhalten: Der Fruchthof ist nach hinten etwas verlängert, im Allgemeinen unregelmässig begränzt, und mit buchtigen Rändern versehen. Nicht selten zeigt sich der innere Rand der Area opaca von einem unförmlichen Lückensysteme durchsetzt, oder es ziehen sich vom Keimwall aus einzelne, leicht bewegliche Brücken undurchsichtiger Substanz über den neu hinzugewachsenen Theil der Area pellucida weg. Im mittleren und hinteren Abschnitt der Area pellucida tritt die Primitivrinne als ein heller Streifen hervor, der nach vorn abgerundet aufhört, und nach hinten an den Rand des undurchsichtigen Hofes herantritt. Ringsumher ist die Primitivrinne umsäumt von einem dunkeln Streifen. Dieser ist der optische Ausdruck ihrer steil ansteigenden Ränder. Nach Aussen von dem dunkeln Saum und nach vorn von ihm folgt eine, von vorn nach hinten breiter werdende, unregelmässig abgegränzte, körnige Zone. Es ist dies die Zone, innerhalb deren die Verbindungen zwischen oberem und unterem Keimblatt am reichlichsten sind, sie bildet den mittleren Abschnitt der Keimzone. Der peripherische Theil der letzteren bietet noch wenig Characteristisches dar und ist von der Aussenzone höchstens durch geringe Unterschiede der Durchsichtigkeit abgesetzt. — Im vorderen Abschnitt der Area pellucida, in einiger Entfernung vom abgerundeten vorderen Ende der Primitivrinne zeigen sich, in wechselnder Zahl und Schärfe die früher erwähnten Bogenlinien, deren hinterste in das vordere Ende der Keimzone fällt. Nach hinten verlängern sie sich bald mehr, bald weniger weit; in einzelnen Fällen erstrecken sie sich bis über die halbe Länge der Primitivrinne hinaus. (taf. XII, fig. 5—7).

In das eben geschilderte Bild bringen die Vorgänge des 3. Stadiums einige Veränderungen. Von diesen Vorgängen sind die wichtigsten die Scheidung der Muskelplatten, die schärfere Ausprägung gewisser Hauptsysteme von Längs- und von Querfalten und die Organisation des Keimwalles.

Der Gegensatz der Zonen, deren erste Andeutung wir während des vorigen Stadiums hatten auftreten sehen, bildet sich allmählig schärfer aus. Indem der Fruchthof nach hinten sich verlängert, erkennt man nunmehr an seiner ganzen Peripherie eine, durch grössere Durchsichtigkeit sich auszeichnende Zone, die Aussenzone. Vorn bildet dieselbe jene bogenförmige Falte, welche wir oben schon als vordere Aussenfalte kennen gelernt hatten. In ihr ist das obere, von hinten nach vorn rasch sich verjüngende Keimblatt gehoben, während das untere Blatt im Allgemeinen nach unten ausweicht. Letzteres ist dünn, und ohne Nebenplatte; noch im Bereich der Falte geht es in den vorderen Rand des Keimwalles über.

Seitlich verlängert sich die vordere Aussenfalte, allmählig niedriger werdend bis in den Bereich der Area opaca, während sie nach hinten hufeisenförmig in die seitlichen Aussenfalten umbiegt. Diese pflegen vorn meist jetzt schon wohl ausgeprägt zu sein, während sie nach hinten sich abflachen. Noch umfasst eine jede der beiden seitlichen Falten ein ganzes System kleinerer, in den verschiedenen Blättern unabhängig verlaufender Falten; mehr oder weniger stark weichen dabei das obere und das untere Blatt auseinander. Die äussere Gränze der seitlichen Aussenfalte entspricht ungefähr dem Rand der Area pellucida, die innere Gränze wird durch eine bald mehr, bald minder tiefe Einbiegung des oberen Keimblattes, die seitliche Gränzrinne, bezeichnet. Ist diese Rinne scharf ausgebildet, so verräth sich dies für die Flächenansicht in einer längs verlaufenden Gränzlinie (man vergl. z. B. die Abb. taf. IV, fig. IV und taf. XII. fig. 11 u. 12).

Die Aussenzone erstreckt sich bis in den hinteren Theil der Keimscheibe. Hat die Area pellucida ihre volle Grösse erreicht, so sieht man jene als schmalen, blassen Saum deren unteres Ende umkreisen. Ist die Bildung der Area noch nicht soweit fortgeschritten, so erkennt man immerhin an Sagittalschnitten den hinteren Theil der Aussenzone. Wie im vorderen Theil, so sind auch in ihm nur zwei Blätter unterscheidbar, ein dickes oberes und ein dünnes unteres. Letzterem haftet vor völliger Ausbildung der Area pellucida noch eine mehr oder minder grosse Menge weissen Dotters an.

Das Mittelfeld der Area pellucida wird von der Keimzone eingenommen. In ihrem Bereich sind die Keimblätter am dicksten und zugleich liegen sie, ihrer unvollkommenen Scheidung halber noch am gedrängtesten beisammen, demnach erscheint diese Zone undurchsichtiger als ihre Umgebung, und sie stellt sich im durchfallenden Licht als dunkles Feld dar. Der leichteren Verständigung halber unterscheiden wir an ihr eine vordere und eine hintere Hälfte und legen die Gränzlinie durch das vordere Ende der Primitivrinne. Wie wir früher sahen, so wird diese Scheidung begründet durch das Verhalten der centralen Querrinne. Die beiden Hälften sind von ungleicher Länge; die vordere 0,7 bis 0,9 mm lang und in ihrem hinteren Abschnitt 0,9 bis 1,2 mm breit, erscheint sanft abgerundet. Eine mehr oder weniger grosse Verkürzung erfährt ihre Flächenansicht durch die starke Biegung ihres vorderen Endes. Die hintere Hälfte der Keimzone, durch das Vorhandensein der Primitivrinne sich characterisirend, ist vorn am breitesten, nach hinten verschmälert sie sich mehr und mehr, und am unteren Ende des Fruchthofes läuft sie in eine stumpfe Spitze aus. Die Primitivrinne erreicht dies untere Ende nicht, sondern sie endigt etwa $\frac{1}{3}$ mm vor demselben. Von der Fläche gesehen, erscheint die hintere Hälfte der Keimzone blasser und minder scharf umgränzt als die vordere, am allerhintersten Ende behält sie noch eine Zeitlang den grobkörnigen Character bei, der früher der ganzen Umgebung des Axenstreifes zukam.

Im Ganzen ist, dem Gesagten zu Folge, die Form der Keimzone in der Flächenansicht und bei möglichst vollkommener Ausbildung die einer etwas langgezogenen Birne. Ihre grösste Länge beträgt $2\frac{1}{2}$ bis $2\frac{3}{4}$ mm, die Länge der Primitivrinne $1\frac{3}{4}$ bis 2 mm. Von den verschiedenen Abgränzungen pflegt die vordere, wegen des meist ziemlich raschen Abfalles der vorderen Keimfalte die schärfste zu sein. Sind auch die seitlichen Falten zwischen Keim- und Aussenzone wohl entwickelt, so wird eine mehr oder weniger langgezogene und scharfe seitliche Gränzlinie die Folge davon sein.

In der vorderen Hälfte der Keimzone sieht man in der Regel von der Fläche her einen dunklen und schmalen Streif, welcher der Mittellinie folgt. Nach vorn wird er blasser und erreicht das Ende der Zone nicht ganz (taf. XII, fig. 9, 11, 12).¹⁾ Der Streif wird, wie dies jeder Querschnitt zeigt, dadurch hervorgebracht, dass der Axenstrang über das vordere Ende der Primitivrinne hinaus sich verlängert. Am vorderen Ende der Keimzone löst sich der Axenstrang vom oberen Keimblatt und folgt dem unteren, in dessen verdickten, mittleren Theil er übergeht.

Die Longitudinalfalten, welche die Blätter im Bereich der Keimzone zeigen, sind im Allgemeinen nur unbedeutend. Das obere Keimblatt zeigt zunächst neben der Primitivrinne eine, nach oben convexe Biegung, welche an manchen Präparaten bis zur seitlichen Gränzrinne reicht (taf. IV, fig. III). In anderen Fällen dagegen verläuft der äussere Theil desselben ziemlich eben mit ganz geringen Wellenbiegungen, oder er zeigt eine markirte Einziehung, auf welche eine entsprechende Erhebung des Randtheiles folgt.

¹⁾ Man vergl. auch die Abbildungen dieses Streifes bei Erdl, taf. IV, 1—4, und bei Dursy, taf. I, 5—6. Erdl hält ihn für die Anlage von Medulla oblongata und Gehirn, während Dursy seine Bedeutung für die Bildung der Chorda dorsalis richtig erkannt hat.

Dies ist der Fall, der die am weitesten fortgeschrittene Entwicklung bezeichnet, und es pflegt sich damit auch eine scharfe Prägung der Gränzrinne zu verbinden (taf. IV, fig. II, 4 u. 5 und fig. V, 1 u. 2). Im inneren Abschnitte der Keimzone pflegen das untere Keimblatt und die Muskelplatten den Biegungen des oberen Keimblattes zu folgen, während sie im äusseren Theil mehr selbstständig sich krümmen.

Mächtiger als die, zur Zeit noch unbedeutenden Longitudinalfalten entwickeln sich die Querfalten der Keimzone. Drei Hauptbiegungen sind es, welche in den Vordergrund treten: eine nach aufwärts concave Biegung am vorderen Theil der Keimzone, die vordere Keimfalte; eine gleiche, etwas niedrigere am hintern Theil, die hintere Keimfalte und eine concave Einziehung der Mitte, die centrale Querrinne. Zu diesen Hauptbiegungen kommen im hintern Abschnitte der Keimzone noch einige untergeordnete Faltungen hinzu.

Wir geben zunächst von der Querrinne aus. Ihre erste Entstehungsgeschichte haben wir oben bereits verfolgt und gesehen, dass sie eine transversale Wiederholung der Längsrinne (Primitivrinne) darstellt. Durch sie wird die Keimzone in eine vordere und in eine hintere Abtheilung geschieden, deren Abgränzung gleichfalls schon geschildert worden ist.

In der vorderen Hälfte der Keimzone findet sich statt der tief eingezogenen Primitivrinne nur eine seichte Längsfurche und auch diese kann in dem am höchsten ansteigenden Theil der vorderen Keimfalte wegfallen. Wir stossen da auf einen Einfluss, welchen wir später oft wieder begegnen werden, und dessen Beachtung für das Verständniss der Leibesformung von grösster Bedeutung ist. Es ist dies der Einfluss, welchen zwei sich kreuzende Falten auf einander ausüben.

Es sei ein, aus einer festen, elastischen Substanz gebildeter, bandartiger und flacher Streifen gegeben, welcher durch zwei, an den zwei Endpunkten angreifende, entgegengesetzt gerichtete Kräfte gebogen werden soll. Ein solcher Streifen setzt nun bekanntlich der longitudinalen Biegung den geringsten Widerstand entgegen, wenn die Biegungsebene mit seiner breiten Seite einen rechten Winkel bildet. Je kleiner dieser Winkel ist, um so mehr wächst der Biegungswiderstand, und derselbe erreicht schliesslich sein Maximum, wenn beide Ebenen mit einander zusammenfallen. Der Biegungswiderstand rührt davon her, dass auf der concaven Seite des Streifens die Theile zusammengedrängt, auf der convexen auseinander gezerrt werden, und die daraus resultirenden positiven und negativen Spannungen müssen selbstverständlich weit grösser ausfallen, wenn der Streifen nach seiner schmalen, als wenn er nach seiner breiten Seite gebogen wird. — Wenn nun der zu biegende Streifen anstatt flach zu sein, die Form einer Hohlrinne besitzt, so können wir ihn so betrachten, als ob er aus zwei schräg gegeneinander gestellten Hälften bestände. Wird die Rinne ihrer Länge nach nach aufwärts (d. h. gegen die offene Seite) gebogen, so haben wir die grössten negativen Spannungen auf dem Grund der Rinne, die grössten positiven an deren Rändern, und das umgekehrte findet statt, wenn die Rinne nach abwärts gebogen wird. Unter diesen Umständen wirken nicht mehr alle in Betracht kommenden Kräfte in der Biegungsebene; zu den longitudinalen treten nun auch transversale Biegungen, welche modificirend auf die Gestalt der Hohlrinne wirken. Die grösstmögliche Ausgleichung der Spannungen wird im Allgemeinen erreicht, wenn die Hohlrinne sich abflacht; diese Abflachung kann aber einerseits durch das Auseinanderweichen der Ränder der Rinne, andererseits durch ein näheres Aneinandertreten derselben, und durch die Umbildung zu einem flachen Rohr erreicht werden; dabei hängt es von der anfänglichen Stellung der Ränder der Rinne und von der Richtung der von Aussen wirkenden Kräfte ab, ob die Umlagerung in dem einen oder in dem anderen Sinn geschieht. Stehen die Ränder einer nach aufwärts sich biegenden Rinne nahezu vertikal, so können sie bei genügender Biegsamkeit des Materiales jakobartig sich kräuseln, ein Fall, dem wir später gleichfalls begegnen werden. Endlich ist für uns der Fall von Wichtigkeit, wo ein bereits geschlossenes Rohr longitudinal gebogen wird. Ueber diesen Fall geben uns unsere Anfängerversuche im Glasblasen Auskunft. Es flacht sich, wenn die Biegung irgendwie rapid geschieht, das Rohr an einer Stelle ab, es wird breiter, und indem seine concave Seite sich einknickt, rückt sie der stark gespannten convexen Seite entgegen. Besitzen die Seitenwandungen des Rohres eine gewisse Festigkeit, so kann, anstatt einer Annäherung von convexer und concaver Röhrenwand, das Rohr an seiner convexen Seite platzen, und die Ränder weichen nun nach beiden Seiten auseinander. — Die Gliederungen des Medullarrohres und die Eröffnung des 4. Ventrikels finden, wie wir später sehen

werden, ihre Erklärung als derartige Umformungen eines der Länge nach sich biegenden geschlossenen Rohres.

Der vordere Abschnitt der Keimzone besitzt eine nach oben convexe Biegung, welche ihrerseits modificirend auf die axiale Längsrinne wirkt, indem sie, besonders nach vorn diese mehr und mehr ausgleicht.

Im ganzen Bereich der vorderen Keimfalte ist das obere Keimblatt dick, und es verjüngt sich von hinten nach vorn, und von der Axe nach den beiden Seiten hin sehr allmählig. Das untere Blatt hängt mit ihm längs der Axe bis nicht ganz zum vorderen Zonenrand zusammen. Es erscheint das untere Blatt blos in der Mitte verdickt, während es nach den Seiten hin rasch sich verjüngt. Seine axiale Verdickung erstreckt sich über die Verbindungsstellen beider Blätter hinaus bis in die vordere Gränzrinne.

Die Erhebung, welche das obere Keimblatt durch die vordere Keimfalte erfährt, erstreckt sich seitwärts bis in die Aussenzone, ja bis in die Area opaca hinein. Allerdings wird die Falte um so niedriger, je weiter sie sich von der Längsaxe entfernt und es verschiebt sich zugleich ihr Gipfel nach rückwärts. Von der Fläche gesehen, zeigt sich ihr Gipfelrand als eine gebogene Linie, welche in der Mitte stark convex, an den Seitentheilen mehr gestreckt verläuft (taf. XII, fig. 9—12).

Die vordere Hälfte der Keimzone lässt sich, dem Verhalten der Keimfalte gemäss, in einen hinteren und einen vorderen, oder in einen centralen und einen peripherischen Abschnitt scheiden. Letzterer stellt sich mehr und mehr vertikal zur Keimblattebene, während der erstere allmählig von der Querrinne zur Höhe der Falte ansteigt und dabei meist ziemlich gestreckt verläuft. (taf. V, fig. III u. IV.)

Am hinteren Abschnitte der Keimzone kann man gleichfalls einen, durch die hintere Keimfalte abgelenkten, kurzen Endtheil von dem längeren Mitteltheil unterscheiden. Letzterer, von der Primitivrinne seiner ganzen Länge nach durchzogen, verläuft nicht gestreckt wie der Mitteltheil der Vorderzone, sondern er zeigt constant eine Reihe von Wellenbiegungen, welche stellenweise in kurzen Abständen hinter einander folgen können (man vergl. die fig. I—V von taf. V, bes. fig. III u. fig. IV). Wo diese Biegungen sehr scharf sind (wie z. B. an dem Keime, von welchem fig. IV einen Längsschnitt giebt), da äussert sich dies auch für die Flächenansicht. Es zeigen sich dann nämlich neben der Axe unregelmässig vierseitige Felder, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit Urwirbeln darbieten und die, wie wir sehen werden, in der That auch als deren Vorläufer anzusehen sind. Sie treten zunächst in der Mitte der hinteren Keimzonenhälfte auf, von der Stelle ab, wo die Muskelplatte mit dem oberen Keimblatt noch innig verbunden ist (taf. XII, fig. 9).

Die hintere Keimfalte erscheint selbst dann, wenn sie stark ausgeprägt ist, nie so stark gehoben, als die vordere, und ihr Endtheil zeigt stets nur eine sanfte Neigung. Auch sie ist indess in transversaler Richtung bis in die Area opaca hinein zu verfolgen.

Recapituliren wir die Systeme der Hauptfalten, welche während des 3. Stadiums entweder bereits scharf sich ausprägen, oder doch in ihren ersten Anfängen sich skizziren, so haben wir in longitudinaler sowohl, als in transversaler Richtung je eine axiale Thalfalte, zwei Paare von convexen und ein Paar von concaven Seitenfalten. Von diesen gehören die inneren convexen Falten der Keimzone, die äusseren der Aussenzone an, beide Zonen aber werden vorn sowohl, als an den Seiten und hinten je durch eine Thahrinne, die Gränzrinne, geschieden. Longitudinale und transversale Falten kreuzen sich und die Kreuzung ergibt gewisse, ausgezeichnete Punkte, deren Bedeutung wir später werden kennen lernen. Die beiden Axialfalten kreuzen sich unter rechtem Winkel im Mittelpunkt der

ursprünglichen *Area pellucida*, welcher zugleich der Punkt des maximalen Wachstums ist. Die Krenzung der übrigen Falten aber geschieht im Allgemeinen nicht genau unter rechten Winkeln, weil alle äusseren Faltensysteme gebogen verlaufen. Die vorderen Falten sind nach vorn, die hinteren nach hinten, die seitlichen nach Aussen convex, und zwar fällt ihre grösste Ausbiegung durchweg in den Kreuzungspunkt mit der sie schneidenden Axialfalte. Dies ist im Allgemeinen auch die Stelle ihrer grössten Erhebung oder Vertiefung.

Dass alle Faltensysteme ihre grösste Ausbildung in der Zone des intensivsten Wachstums erreichen, ist leicht verständlich, weniger selbstverständlich erscheint die andere Thatsache, dass alle Trasversalfalten vorn früher und stärker sich ausbilden, und dass die schärfere Ausbildung der hinteren Systeme im Grund erst von der Zeit an erfolgt, wo die vordere Keimfalte ganz umgeknickt und die vordere Gränzfalte bis unter die Keimzone zurückgeschoben ist. — Diese raschere Entwicklung der vorderen Faltensysteme hängt damit zusammen, dass die am vorderen und die am hinteren Abschnitte des Fruchthofes mit gleicher Biegsamkeit behafteten Strecken der Keimscheibe ungleich lang sind. Nach vorn ist, wie dies jeder Längsschnitt ergibt, die verdünnte Strecke zwischen der Axe und dem äusseren Keimwalle beträchtlich länger als hinten. Nun bringt aber dieselbe Kraft an einer langen, elastischen Feder oder Platte eine stärkere Ausbiegung hervor, als an einer kurzen, und ebenso muss die Kraft, welche in der wachsenden Keimscheibe im longitudinalen Sinn wirkt, die längeren Strecken von leichter Biegsamkeit, welche den vorderen Theil des Fruchthofes einnehmen, stärker falten, als die kürzeren hinteren Abschnitte. Die Nothwendigkeit dieses Vorganges kann man sich durch ein einfaches Experiment erläutern. Man schneidet sich einen Streifen von festem Papier und erteilt diesem in einem Theile seiner Länge grössere Steifigkeit durch Bildung einer Längsfalte, die beiden Enden lässt man ungefalt, und giebt dem einen, wir wollen es das vordere nennen, eine grössere Länge als dem anderen. Stösst man nun von den beiden Enden her den Papierstreifen zusammen, so hebt sich der vordere Theil stets früher und stärker, als der hintere, und die hintere Falte fängt erst dann an, sich schärfer auszubiegen, wenn das vordere Ende vollständig unter den steifen Mitteltheil verschoben ist.

Bildung der Muskelplatten. Wir haben oben bereits der Zellen gedacht, welche zwischen oberem und unterem Keimblatt vorhanden sind und welche entweder die Verbindung zwischen den beiden Blättern früher hergestellt hatten, oder dieselbe zur Zeit noch herstellen. Von diesen Zellen ordnet sich, wie wir sahen, bei der fortschreitenden Blätterspaltung ein Theil dem unteren Blatt, ein anderer Theil dem oberen Blatt bei. Beide Schichten nehmen aber zu, die obere indem sie Verstärkungen aus dem oberen Keimblatt selbst empfängt. Bei zunehmendem Wachsthum treten in einem Theil ihrer Ausdehnung die beiden Schichten zu einer Platte zusammen, welche wir die vereinigte Muskelplatte nennen können. Diese, Anfangs locker und netzförmig durchbrochen, besteht sonach aus zwei Bestandtheilen, welche, schon von Anfang an unterscheidbar, später wieder auseinander treten, um getrennte Entwicklung zu verfolgen. Die untere, dem unteren Keimblatt zugeordnete Schicht nämlich liefert die organischen Muskeln, die obere, dem oberen Keimblatt zugetheilte die animalen. Jene können wir daher kurzweg als organische Muskelplatte oder mit indifferenter Bezeichnung als untere Nebenplatte, diese als animale Muskelplatte oder als obere Nebenplatte bezeichnen. Beide Muskelplatten besitzen scheinbar ungleiche Ausdehnung, die obere reicht bis in die Gränzrinne: ihre Ausdehnung ist daher dieselbe, wie die der Keimzone. die untere Muskelplatte erstreckt sich in Wirklichkeit kaum so

weit, dagegen legt sich ihr äusserer Rand dem später zu besprechenden Gefässblatt an, und es entsteht so der Anschein, als ob sie bis in den Gefässhof sich verlängere.

Die obere Muskelplatte ist im Allgemeinen mächtiger als die untere. In der Entwicklung der beiden Platten kommen übrigens räumliche Unterschiede vor, die wir, da sie erst mit der Zeit scharf sich ausprägen, später betrachten werden. Längs der Axe erleiden beide Muskelplatten eine Unterbrechung durch den Axenstrang.

Die Muskelplatten lösen sich im Verlauf des 3. und der darauf folgenden Stadien sowohl vom oberen, als vom unteren Gränzblatt ab; ihre eigene gegenseitige Verbindung, soweit eine solche besteht, pflegt dabei Anfangs noch erhalten zu bleiben, um sich dann nachträglich gleichfalls zu heben. Die verschiedenen Lösungen stehen, wie die früher erfolgten, in inniger Beziehung zu den jeweiligen Faltungen der Keimseiche; die Stellen, an denen oberes und unteres Keimblatt stark sich falten, und auseinander weichen, sind zugleich diejenigen, an welchen die Muskelplatten zuerst frei werden, wogegen an den Stellen, an denen das obere Keimblatt gegen das untere sich einbiegt, auch die Verbindung mit den Muskelplatten am längsten sich erhält. Ebenso sehen wir, dass durchweg der vollständigen Lösung der Muskelplatten vom anliegenden Gränzblatt ein Stadium vorausgeht, während dessen die Schichten zwar auseinanderweichen, aber durch ausgespannte Zellenbrücken verbunden sind.

Die Ablösung der Muskelplatten geschieht in verschiedenen Abschnitten der Keimzone nach etwas verschiedener Reihenfolge. Ihre Verfolgung wird hierdurch nicht unbeträchtlich erschwert, und kann beinahe nur mit Zuhülfenahme der Bilder aus späteren Stadien erreicht werden. Das typische Verhältniss, des geschiedenen Ursprunges beider Platten tritt am prägnantesten im hinteren Theil der Rumpfhälfte des Keimes hervor, hier bleiben die beiden Muskelplatten blos im mittleren Abschnitt (dem Stammtheil) vereinigt. Die äusseren (parietalen) Abschnitte ihrer Anlagen folgen dagegen den beiderseitigen Gränzblättern, welchen sie zugeordnet sind. Am allerhintersten Keimzonenende, dem Schwanztheil gestaltet sich sogar die Trennung so, dass animales und vegetatives Blatt vollständig auseinander weichen, ohne Beibehaltung einer axialen Verbindung, und nun bilden sich an den einander zugekehrten Flächen beider Blätter die zwei Muskelplatten, welche unter einander nirgends in Vereinigung treten (über dies Verhältniss, das allerdings erst in spätern Stadien gut zu durchblicken ist, geben die Abbildungen taf. IX. fig. 13 und 14 und taf. X fig. VI, 1 und 2 die nöthigen Belege.) —

Weit verwickelter gestaltet sich das Verhältniss an der vorderen Hälfte (dem Kopftheil) der Keimzone. Hier bildet sich eine dünne, aus zwei übereinander liegenden Zellschichten bestehende Lage. In dem an die Axe anstossenden Stammgebiet hat die obere dieser beiden Zellschichten unzweifelhaft die Bedeutung der animalen, die untere diejenige der organischen Muskelplatte. Im peripherischen, oder parietalen Gebiet dagegen setzt sich die untere Zellschicht an das untere Gränzblatt an, und verschmilzt mit diesem. Dem entsprechend ist das letztere Aussen beträchtlich dicker, als Innen. Die obere Zellenplatte spaltet sich in eine dünne und sehr schmale obere, und in eine breitere und dicke untere Schicht. Hier hat man also 2 übereinander liegende Muskelplatten, welche beide animalen Charakter besitzen, während die vegetative Platte überhaupt nicht zur Sonderung gelangt. Die untere von den beiden animalen Platten liefert die quergestreifte Muskulatur des Pharynx und seiner Adnexen, sowie diejenige des Herzens. Die obere animale Platte, die Anlage der äusseren Kopfmuskeln legt sich schon in der halben Keimzonenbreite dem obern Gränzblatt an, während die untere das untere Gränzblatt begleitet; zwischen beiden bildet sich eine spaltförmige Höhle, die Parietalhöhle aus. (Man vergl. z. B. taf. VI fig. III, 2 u. fig. IV 2, taf. VII fig. I, 4 u. 5. u. taf. VIII fig. II, 1.)

Das Verhältniss, wie es sich am Kopftheil der Keimzone findet, setzt sich auch noch auf den Anfang des Rumpfteiles fort. Weiterhin aber tritt eine, durch die ganze Breite der Keimzone reichende vereinigte Muskelplatte auf, welche auch in ihren parietalen Abschnitten die organische Platte mit enthält. Diese vereinigte Muskelplatte liegt vorn im Zwischenraum zwischen oberem und unterem Gränzblatt, von dem einen, wie von dem anderen ungefähr gleichweit entfernt; etwas weiter hinter aber (ungefähr von der Mitte des Rumpfteiles ab) legt sie sich dem obern Gränzblatt näher an, und das untere entfernt sich mehr oder weniger weit von ihr (man vergl. die Sagittalschnitte taf. X fig. I bis III taf. V fig. V u. VI und die Querschnitte taf. VI III, 3 u. 4).

Der Ablösungsmodus der oberen Muskelplatte vom oberen Gränzblatt ist folgender: Es bildet sich zuerst nach innen von der Gränzzrinne, zwischen den beiden an einander liegenden Schichten eine flache Spalte, welche sich der Mittellinie bis auf etwa 0,15 mm nähert. Längs der Gränzzrinne bleibt die Muskelplatte am oberen Gränzblatt haften, und ebenso erhält sich ihre Verbindung mit diesem an dem der Axe zugekehrten Rand der Spalte, längs einer Linie, die wir für's erste die Zwischenlinie nennen wollen. Hier bildet sich während des nachfolgenden 4. Stadiums eine Längsrinne aus, die Zwischenrinne, welche die wichtige Scheidung von Stamm- und Parietalzone einleitet, und von welcher unten einlässlicher die Rede sein wird.

Zwischen der Mittellinie und der Zwischenlinie entsteht weiterhin eine neue, schmale Längsspalte, durch welche auch der innere Theil der Muskelplatte eine unvollständige Lösung erfährt. Wir haben sonach zwischen der oberen Muskelplatte und dem ihr anliegenden Gränzblatt nunmehr 5 lineare Verbindungen. Die eine derselben folgt dem Boden der Primitivrinne, zwei weitere verlaufen längs der Zwischenlinien, und die zwei äusseren längs der seitlichen Gränzzrinne. Diese Verbindungen lösen sich nur sehr allmählig, und zwar in der Richtung von Aussen nach Innen, und von vorn nach hinten. Die Verbindung längs der Gränzzrinne pflegt sich vorn am frühesten zu lösen, hinten dagegen erhält sie sich, wie wir später noch sehen werden, lange Zeit. Auch die Scheidung der beiden an einander haftenden Muskelplatten schreitet von Aussen nach Innen vor.

Das untere Keimblatt, nachdem es sich von seiner Muskelplatte gelöst hat, wird zu einem dünnen, glatten und ziemlich festen Häutchen, dem Darmdrüsenblatt Remak's.

Einige nicht unwichtige Veränderungen zeigen sich während der 3. Periode im histologischen Verhalten der Zellen der Keimscheibe. Dieselben hellen sich nämlich auf, und man sieht nun ein vom Kern ausgehendes Fadennetz den übrigen durchsichtigen Zellenkörper durchziehen. Es scheint, dass dies Netz nicht sowohl aus Verlängerungen des eigentlichen Kernes, als vielmehr aus einer körnigen Protoplasmamasse gebildet wird, welche von der übrigen, noch schleimigen, oder gallertartigen Zellkörpersubstanz scharf sich abhebt. Es liegt nahe, das Bild nach Analogie der ganz ähnlichen Bilder bei manchen Pflanzenzellen auf protoplasmatische Saftströmungen zu beziehen.

Die ersten Zellen, in welchen diese Metarmorphose vor sich geht, sind die in der Umgebung der Axe, von da schreitet die Umwandlung langsam in die Tiefe und gegen die Peripherie vor. In den runden, archiblastischen Zellen des Keimwalles sind wegen der etwas bedeutenderen Grösse der Zellen die Netze besonders elegant (man vergl. z. B. taf. VI, fig. 9). Auch kann man an diesen Zellen wahrnehmen, wie der Ausbildung des fraglichen Fadennetzes eine netzförmige Anordnung der Dotterkörner vorangeht (fig. 9, b).

Wir wenden uns nun zu den Metamorphosen, welche der Keimwall während des 1. bis 3. Entwicklungsstadiums erfährt. Schon im unbebrüteten Ei sieht man die untere Fläche des oberen Keimblattes im Bereich der Area opaca in gleicher Weise mit subgerminalen Fortsätzen bedeckt, wie in dem der Area pellucida. Dieselben vermehren sich nach und nach, vereinigen sich zu einer mehr oder minder zusammenhängenden Lage, und ihre Fortsetzungen erstrecken sich sogar auf die peripherischen Ränder des Bodens der Keimhöhle. Im weiteren Verlauf der Bebrütung drängen sich nun aber Sprossen dieser Fortsätze zwischen den weissen Zellen des Keimwalles durch, bis an dessen innere Gränzfläche, und bilden hier wiederum eine zusammenhängende Schicht von, Anfangs kugligen, späterhin der Fläche nach sich vereinigenden Elementen. Wir finden also jetzt die weisse Dottermasse des Keimwalles zwischen zwei Schichten von archiblastischen Zellen eingeschlossen, welche unter einander durch ein mehr oder minder entwickeltes Zwischengerüst können verbunden sein. Nach Innen hängt diese combinirte Gewebsmasse mit dem äusseren Saum des unteren Keimblattes zusammen, nach Aussen schliesst sie sich an solche Partien des Keimwalles, in welchen die Durchwachsung eben erst ihren Anfang nimmt.

Der metamorphosirte Theil des Keimwalles löst sich, von Innen nach Aussen fortschreitend, vom oberen Keimblatt ab. Auch dabei bleiben Anfangs noch Verbindungen durch fadenförmig sich ausziehende Zellen, welche später ganz durchreissen. Soweit die Lösung vollendet ist, erscheint die Area opaca von etwas wolkiger Beschaffenheit, wir bekommen die erste Scheidung von Gefässhof und von Dotterhof. Den abgelösten Theil des Keimwalles nennen wir den inneren, den nicht abgelösten den äusseren Keimwall. Ersterer verlängert sich noch etwas durch Hinzunahme des Randstückes vom Boden der Keimhöhle, das, wie wir oben sahen, gleichfalls von subgerminalen Fortsätzen durchwachsen wird. Dies Zuwachsstück zum inneren Keimwall besitzt zuweilen eine nicht unbeträchtliche Länge; man erkennt dasselbe an einer Sförmigen Biegung, die der innere Rand des Keimwalles zu zeigen pfllegt.

Der innere Theil des Keimwalles erfährt eine weitere Spaltung, indem eine obere, dünne Gewebsschicht von einer unteren, dicken sich abhebt. Diese Scheidung geschieht zugleich mit der Ablösung der unteren Muskelplatte vom unteren Gränzblatt. Das sich ablösende Blatt ist das später zu schildernde Gefässblatt. Sein innerer Rand schiebt sich beim Uebergang auf die Keimzone unter die organische Muskelplatte, sein äusserer Rand rückt nach und nach bis zu der Stelle, wo der Keimwall dem obern Keimblatt unmittelbar anliegt.

Nicht überall wird die weisse Substanz des Keimwalles in ihrer ganzen Dicke von den subgerminalen Fortsätzen durchwachsen. Am äusseren und besonders am hinteren Rand des Fruchthofes bleibt weisse Substanz eine Strecke weit unter dem sich bildenden unteren Keimblatt übrig, welche weiterhin theils mechanisch abreisst, theils auch sich auflöst. Auf diese Weise erfährt die Area pellucida eine Vergrösserung, indem die Substanz, welche einen Theil ihres Randes trüb erhält, beseitigt wird. (vergl. taf. III, fig. II, III, V, VI u. VIII.) Die unregelmässige Gestalt, welche der Saum der Area pellucida gegen Ende des 2. und im Beginn des 3. Entwicklungsstadiums zeigt, sowie die durchsichtigen Lücken im Randtheil der Area opaca rühren von der Ungleichmässigkeit her, mit welcher die Ablösung des ausserhalb liegenden weissen Dotters sich vollendet. (man vergl. z. B. taf. XII. fig. 10.)

Die Zellen des weissen Dotters, welche in das Innere der Keimscheibe gezogen worden sind, erleiden sehr verschiedene Schicksale. Ein grosser Theil derselben erfährt zunächst einen Zerfall der Kerne, welchem entweder eine Lösung der letzteren, oder eine vorherige Lösung der umhüllenden Membran folgt. Im ersteren Falle bilden sich die bekannten Vaeuolen, im letzteren Falle grössere oder klei-

mere Anhäufungen der freien Kerne. Letztere lösen sich nach und nach gleichfalls, oder sie fallen, laut den früher besprochenen Beobachtungen den archiblastischen Zellen als Nahrung anheim. Diese auf eine Zerstörung hinauslaufenden Metamorphosen treffen in erster Linie die innersten, sowie die oberflächlichsten weissen Zellen des Keimwalles, und man hat Mühe, der Vorstellung sich zu erwehren, als üben gerade die intensiven Wachsthumsvorgänge im Hauptkeim auch einen besonders versengenden Einfluss auf die Elemente des weissen Dotters.

Auf einen Zerfall weisser Dotterzellen führen sich auch jene bekannten, abwechselnd weissen und durchsichtigen Zonen zurück, welche die Keimscheibe von den ersten Stunden der Bebrütung an umgeben, und welche man mit dem Namen der Halonen bezeichnet. Die durchsichtigen Zonen entsprechen den Stellen völliger Kernlösung, die undurchsichtigen solchen von weitgehendem Kernzerfall.

Nicht alle Elemente des weissen Dotters, welche dem organisirten Keimwall einverleibt worden sind, verfallen einer völligen Zerstörung. Neben den Vacuolen und neben den Massen von molekulären Kernen findet man im inneren, wie im äusseren Keimwall eine grosse Zahl von weissen Zellen, welche je nur einen, oder einige wenige etwas grössere Kerne (von 8—15 μ) enthalten. Diese Elemente sind so nach ganz ähnlich den einkernigen Zellen, wie wir sie in einem gewissen Stadium der Entwicklung im Eierstocksei so reichlich treffen. Eine weitere Metamorphose leitet sich damit ein, dass die Kerne dieser Zellen mit einem feinkörnigen Protoplasma sich umhüllen. Solange sie dabei noch in der ursprünglichen Hülle eingeschlossen bleiben, können sie diese entweder nur sehr partiell, oder auch vollständig ausfüllen. Ersterer Fall ist der häufigere, es liegt die körnige, kernhaltige Protoplasmanasse inmitten der klaren, durchsichtigen Substanz, welche den Rest der weissen Dotterkugel einnimmt.

Viertes Stadium.

Die Vorgänge, durch welche das 4. Stadium hauptsächlich sich characterisirt, sind: die Umlegung der vorderen Keimfalte, die Scheidung von Stamm- und Parietalzone, die beginnende Erhebung der Medullarplatten, und damit im Zusammenhang die Bildung der ersten paar Urwirbel. Im Keimwall leitet sich die Bildung der Blutinseln ein.

Wir verfolgen zunächst die Fortschritte der Faltung: Während des 3. Stadiums hatte sich die Scheidung einer Keimzone und einer dieselbe gürtelförmig umgebenden Aussenzone vollendet. Zwei transversale und zwei longitudinale Rinnen, die Gränzrinnen, bezeichnen nunmehr den Uebergang der inneren Zone in die äussere, und dem entsprechend erhebt sich der Rand der inneren, oder der Keimzone zu 4, im oberen Keimblatt nach oben convexen Falten. Auch zu Ende des 3. Stadiums ist indess die Erhebung der Keimzone über die seitlich davon liegenden Abschnitte der Aussenzone unbedeutend; scharf ausgesprochen dagegen ist die Absetzung der vorderen Keimfalte gegen die davor liegenden Theile. Indem die vordere Keimfalte seitwärts bis in die Area opaca hinein sich erstreckt, bildet sie eine quere Leiste mit nahezu vertikalem vorderen Abfall.

Die Umbiegungsstelle der vorderen Keimfalte erleidet im Laufe der Zeit eine allmähliche Verschiebung nach vorn. Ähnliche Verschiebungen von Faltenbergen und Faltenthälern werden wir später noch verschiedentlich treffen, und wie man sich an jedem Papierstreifen überzeugen kann, so hängen sie mit der ganzen Mechanik der Faltung innig zusammen. Der Wanderung des Gipfels der vorderen Keim-

falte wird schliesslich ein Ende gesetzt in einem Punkt, auf dessen vielseitige Bedeutung für die nachfolgenden Gestaltungen wir später zurückkommen müssen. Es ist dies das vordere Ende des Axenstranges, d. h. der vorderste Punkt, an welchem oberes und unteres Keimblatt unter einander zusammenhängen. Dieses vorderste Ende des Axenstranges fällt zu der Zeit, da die vordere Keimfalte sich umlegt, in deren Umbiegungsstelle selbst.

Der axiale Abschnitt der vorderen Keimfalte ist, wie wir früher schon sahen, zugleich der am meisten nach vorn vorgeschobene, ein Verhältniss, das sich unmittelbar daraus ableitet, dass die Axe auch die Linie des intensivsten Längenwachstums ist. Die Vortreibung des mittleren Theils der Keimfalte und die Verbindung von oberem und unterem Keimblatt längs der Axe haben zur Folge, dass im Bereich des Mitteltheils der fraglichen Falte das untere Keimblatt zu einer Art von Kuppe sich erhebt.

Das fortschreitende Wachstum führt im Beginn des 4. Stadiums zu einer Umlegung der vorderen Keimfalte. Es rückt der vordere Schenkel der Falte unter den hinteren, der Umbiegungsrand derselben kehrt sich nach vorn, und tritt zugleich dem vorderen Ende des Fruchthofes etwas näher. Diese Umlagerung betrifft blos den Mitteltheil der vorderen Keimfalte, und es betheiligen sich an ihr die sämtlichen Schichten der Keimscheibe; die Randtheile der Falte gelangen nicht zur Umlegung.

Gleichzeitig mit der Umlegung der vorderen Keimfalte erfolgt eine weit schärfere Einziehung der seitlichen Gränzzinnen. Vorn kann diese schon jetzt soweit gehen, dass die seitlichen Keimfalten gleichfalls umgelegt, und ihr scharfer Rand nach Aussen gekehrt wird (taf. IV, fig. S, b u. c). Weit schwächer als vorn gestaltet sich die Einziehung der seitlichen Gränzzinnen am hinteren Ende des Keimes, am schwächsten tritt sie an dessen mittlerem, den Bereich der Querrinne bildenden Theil hervor.

Nebstdem, dass die Gränzzinne stärker sich einzieht, bilden sich zwei neue, nach oben convexe Falten innerhalb der Keimzone, und hierdurch wird diese in einen inneren und in einen äusseren Abschnitt geschieden. Jenen Abschnitt nennen wir die Stammzone, diesen die Parietalzone. Es betheiligen sich Anfangs an dieser neuen Faltung die sämtlichen Schichten, wenn auch in verschiedenem Maasse, am stärksten hebt sich das obere Keimblatt, am schwächsten das untere. Den nach Innen von dem Faltegipfel liegenden Theil des oberen Keimblattes, (oberes Gränzblatt nebst anhaftender Muskelplatte), nennen wir mit der v. Baer'schen Bezeichnung die Rückenplatte, seinen äusseren, der Keimzone angehörigen Theil die Bauchplatte. Jede dieser Platten besteht aus einer oberen und aus einer tieferen Schicht. Die obere Schicht der Rückenplatte ist die Medullarplatte Remak's, sie ist viel dicker als die zugehörige Muskelplatte. Die obere Schicht der Bauchplatte ist Remak's Hornblatt oder die Hautplatte v. Baer's. Die Rückenplatten heben sich mit ihren äusseren Rändern mehr und mehr, und sie können am vorderen Abschnitt des Keimes noch während des 4. Stadiums sich erreichen. Die zwischen ihnen auftretende, Anfangs seichte Rinne ist die Medullarrinne. (Rückenrinne mehrerer Autoren.)

Der compensatorische Gegensatz zwischen den in derselben Richtung verlaufenden Faltensystemen tritt auch jetzt noch deutlich hervor. Von vier ungefähr derselben Entwicklungsstufe angehörigen Keimen, welche auf taf. IV, fig. 6 bis fig. 9 abgebildet sind, zeigt jeder ein anderes Verhalten der Längsfaltung. Fig. 9 zeigt geringe Entwicklung der seitlichen Gränzzinnen, d. h. also geringe Abschnürung des Keimes bei weit fortgeschrittener Einbiegung der Rückenplatten. Fig. 7 und fig. 8 zeigen starke Gränzzinnen und Abschnürung des Keimes bei noch wenig gehobenen Rückenplatten, bei fig. 7 sind sogar die äusseren Ränder der Rückenplatten tiefer als die inneren; fig. 6 endlich zeigt sowohl die Hebung der Rückenplatten als die Ausbildung der Gränzzinnen in mittlerer Stärke. Es ist klar, dass diese Verschiedenheiten in der relativen Ausbildung der einzelnen, parallelen Faltensysteme auch das Flächenbild des Embryo wesentlich beeinflussen müssen.

An der Uebergangsstelle der Rückenplatten in die Bauchplatten entwickelt sich, bald mehr bald weniger scharf, eine schmale Längsrinne, die wir die Zwischenrinne nennen. Das Material, aus welchem sie besteht, mag der Zwischenstrang heissen. Die mechanische Bedeutung dieser Rinne liegt darin, dass längs derselben die obere Muskelplatte inniger am oberen Gränzblatt festhaftet. (s. Seite 74.)

Von den oben skizzirten Vorgängen wird man im Allgemeinen geneigt sein, die Umlegung der vorderen Keimfalte als Folge des fortschreitenden Längenwachsthums, die Ausbildung der Längsfalten als Folge des transversalen Wachsthums anzusehen. Indess muss man sich doch hüten, in der Hinsicht allzu einseitig zu schliessen. Die Richtung nämlich, in welcher die Flächenverschiebung geschieht, gestattet keinen unmittelbaren Schluss auf die Richtung der ursprünglich wirksamen Kraft. Bei einer elastischen Platte, von gekrümmter, nicht cylindrischer Oberfläche, wird ein in gegebener Richtung wirksamer Druck, oder Zug Verschiebungen der einzelnen Punkte nach ganz verschiedenen Richtungen, und selbst nach Richtungen senkrecht zur gegebenen bewirken. Auch die Längs- und Querverschiebungen der Keimscheibe geschehen natürlich nicht unabhängig von einander, und speziell lässt sich an geeigneten Modellen von Bleiblech zeigen, dass die Umlegung der vorderen Keimfalte eine Hebung und vermehrte Längsfaltung des vorderen Theiles der Keimzone nach sich ziehen muss.

Einige spezielle Punkte sind nachzuholen. Das Ende des Axenstranges, welches, wie wir vorhin sahen, in dem Umbiegungsrand der vorderen Keimfalte liegt, bezeichnet keineswegs das vordere Ende der Keimzone überhaupt. Zu dieser gehört auch noch der ungeschlagene Theil der Falte und der Boden der vorderen Gränzzrinne. Wir können diesen allervordersten Theil der Keimzone als vorderen Parietaltheil bezeichnen. Seine Länge beträgt zur Zeit der Umlegung etwa 0,2 bis 0,25 mm.

Die Medullarplatte überragt die Axe nach vorn nur um ein Geringes. Indem sie rasch sich verschmälert, endigt sie vor dem Umbiegungsrand der vorderen Keimfalte. Ihr hinteres Ende ist in diesem und in den nächstfolgenden Stadien nicht zu erkennen, da sie in dem hinteren Abschnitt des Keimes nur langsam von ihrer Umgebung sich scheidet. Sie ist an verschiedenen Stellen verschieden breit. In der vorderen Hälfte des Keimes ist sie am breitesten, und nimmt nach hinten mehr und mehr ab. Eine exacte Breitenmessung lässt sich nicht durchführen, wenigstens giebt sie ziemlich schwankende Ergebnisse (0,5 bis 0,8 mm vorn, 0,25 bis 0,4 mm hinten). Einestheils ist, wie wir bereits sahen, die abgränzende Zwischenrinne sehr ungleich entwickelt, andertheils scheinen zur Zeit auch noch Verschiebungen der die Medullarplatte abgränzenden Falten statt zu finden. — Soviel ist übrigens jetzt schon mit voller Sicherheit zu erkennen, dass nicht allein die absolute, sondern auch die relative Breite der Medullarplatte vorn weit bedeutender ist als hinten.

Die Erhebung und Schliessung der Medullarplatte erfolgt zuerst an einer Stelle, die vom vorderen Ende der Axe um 0,2 bis 0,5 mm entfernt ist. An der Umbiegungsstelle der vorderen Keimfalte weichen die Ränder der Medullarplatte auseinander, und erst verhältnissmässig spät vollendet sich hier der Schluss. Desgleichen öffnet sich die Medullarrinne nach rückwärts gegen die Querrinne, in deren Bereich sie sich am bedeutendsten abflacht; in der hinteren Hälfte des Keimes vertieft sie sich wiederum, indem sie in die Primitivrinne übergeht.

Das Flächenbild, welches der Keim gegen das Ende des 4. Stadiums gewährt, ist folgendes (taf. XII, fig. 16): Der Mitteltheil der umgelegten, vorderen Keimfalte bildet einen, nach vorn und nach den beiden Seiten scharf sich abzeichnenden, rundlichen Vorsprung, den wir von jetztab als das Kopfende bezeichnen können. Deutlich treten im Umschlagsrand die beiden, durch einen schmalen Zwischenraum getrennten Keimblätter hervor, ebenso erkennt man ihre axiale Verbindung. Eine quere Linie

bezeichnet die Stelle, wo der untere Schenkel der Keimfalte wiederum nach vorn umbiegt, und in den vorderen Gränztheil übergeht. Der kuppenartig vorspringende Mitteltheil der vorderen Keimfalte umfasst nunmehr eine Höhle, die vorn und zu beiden Seiten geschlossen ist, während sie nach hinten breit sich öffnet. Sie ist das vorderste Ende des Vorderdarmes, der Kopfdarm Remak's, oder die Anlage des oberen Pharynx.

Das Kopfende des Keimes wird nicht allein vom Stammtheil, sondern auch vom Parietaltheil der vorderen Keimfalte gebildet. Wegen der starken Verschiebung von jenem erscheint letzterer wie ein flügel förmiger Anhang desselben. Seine Projection hat annähernd die Gestalt eines rechtwinkligen Dreiecks. Die Hypothenuse des Dreiecks sieht frei nach vorn und aussen, während von den beiden, ihrer ganzen Länge nach befestigten Katheten die eine nach Innen, die andere nach hinten gekehrt ist.

Nach dem was früher über den Verlauf der longitudinalen Falten gesagt worden ist, sieht man leicht ein, dass die vordere Keimfalte sich mit den verschiedenen Systemen longitudinaler Falten kreuzen muss. Der Einfluss dieser Kreuzungen ist in der That in der Flächenansicht erkennbar, und er wird es noch mehr in dem nachfolgenden Stadium. Im 3. Stadium und im Beginn des 4. ist der vorgewölbte Mitteltheil der vorderen Keimfalte breit, er misst an seiner Basis 0,8 — 0,9 mm; bald sinkt aber seine Breite auf 0,6, später sogar auf 0,5 mm. Die Verschmälerung erklärt sich einestheils durch die Anlage und den Schluss des Medullarrohres, andernteils aber führt sie sich zurück auf die schon früher erwähnte Zunahme in der Ausbildung der seitlichen Gränzzinnen. In Folge dieses letzteren Momentes erfährt die vordere Keimfalte jederseits vom Kopfende eine Einziehung, welche für die Flächenansicht deutlich hervortritt. Das Kopfende hebt sich dadurch schärfer als früher ab und es kann vorübergehend ganz das Ansehen einer mittelalterlichen Sturmbaupe gewinnen. Von der fraglichen Einziehung (Kr. fig. 16) nach rückwärts sieht man einen breiten, allmählig blässer werdenden Schatten laufen (Gr. fig. 16), der eben durch den vorderen Theil der seitlichen Gränzzinne erzeugt wird. An der Bildung des Schattens sind vorzugsweise die untere Schicht der animalen Muskelplatte und das vegetative Blatt beteiligt, welche den höher liegenden Schichten in der Faltung voranseilen. Ein dem vorderen ähnlicher Schatten längs der hinteren Hälfte der Keimzone wird durch den hinteren Abschnitt der seitlichen Gränzzinne hervorgebracht. Vorderer und hinterer Schatten gehen nicht scharf in einander über, sie werden im Uebergangstheil von der vorderen zur hinteren Keimhälfte beide breiter und verwaschen. Es rührt dies von der Verstreichung her, welche die longitudinalen Gränzzinnen im Gebiet der Querrinne erfahren.

Die Rückenplatten zeigen sich bei der Flächenansicht als zwei dunkle, körnige Bänder, welche im Beginn des Stadiums nur undeutlich von der Parietalzone sich abheben, während gegen dessen Ende ein dunkler und ein darauf folgender heller Streif die Scheidung scharf bezeichnen. Der helle Streif rührt von der Zwischenrinne her, welche in der Regel auch an der Umschlagsstelle der vorderen Keimfalte als eine kleine, winklige Einziehung sich kund giebt. Der Schluss des vordersten Theiles des Medullarrohres äussert sich durch das Schmälerwerden der dunkeln Rückenbänder und durch das Sichtbarwerden ihrer Umbiegungsränder. — Wenn die Hebung der Rückenplatten eben erst ihren Anfang nimmt, so pflegt ein Bild hervorzutreten, das deshalb einer besonderen Erwähnung verdient, weil es leicht missverstanden werden kann. Es zeigt sich nämlich ein Streif von 0,1 — 0,15 mm Breite, welcher in der Mitte hell, an den Rändern dunkel ist. Nach vorn gehen dessen dunkle Säume bogenförmig in einander über, während sie nach hinten auseinander weichen und allmählig sich verlieren (taf. XII, fig. 13, 14 und 15. Mdr). Das Bild erscheint wie eine vordere Wiederholung der Primitivrinne, und in der That verdankt es auch seine Entstehung der Bildung einer schmalen Rinne. Es treten nämlich bei der Hebung

des vorderen Theiles der Medullarplatte zunächst die unteren Abschnitte einander entgegen; sie können streckenweise schon parallel zu einander gestellt sein, während die oberen Ränder der Platte noch nach Aussen divergiren (man vergl. z. B. taf. VI, fig. IV, 2, fig. V, 2 u. 3 und taf. IV, fig. VIII, 2 u. 3). Man sieht, dass bei einem solchen Verhalten der Grund der Medullarrinne im Flächenbild scharf von deren äusserem Theil sich abheben muss.

Die Primitivrinne ist kürzer als in dem vorangegangenen Stadium, und ihr vorderes Ende hat sich nach hinten verschoben, wie man leicht durch Messung constatiren kann. Diese Veränderung kommt, wie das Verstreichen der übrigen Falten und Rinnen in dieser Gegend, auf Rechnung der breiter werdenden Querrinne. Vom vorderen Ende der Primitivrinne sieht man den vorderen Axenfortsatz nach vorn sich erstrecken. Derselbe hat gegen früher an Breite abgenommen. Endlich treten nun, gleichfalls vor dem Ende der Primitivrinne jederseits die ersten Urwirbel auf. Sie erscheinen als 2—3 schmale, mit ihrem Aussentheil etwas nach rückwärts gerichtete Querstreifen. Anfangs reichen sie genau gleichweit nach Aussen, wie die Gesamtrückenplatten, später erst, mit der fortschreitenden Hebung der Medullarplatte, tritt ihr äusseres Ende unter dem Rande der letzteren hervor. Die Umgränzung dieser ersten Urwirbel ist noch völlig unregelmässig, häufig auch sind dieselben getheilt, und bestehen aus einem inneren und äusseren Substanzklumpen.

Am hinteren Ende der Keimzone ist die hintere Keimfalte als querverlaufender Schatten sichtbar. Auch an dieser Falte tritt der axiale Theil am stärksten vor, und bildet einen rundlichen Vorsprung gegen die blasse hintere Aussenzone.

Bevor wir das Flächenbild des Keimes verlassen, bleibt uns endlich übrig hervorzuheben, dass an der Kreuzungsstelle der vorderen Keimfalte mit den seitlichen Aussenfalten die letzteren blasenartig sich emporwölben, und dass ferner vor dem Kopfe des Keimes eine grubenartige Vertiefung sich findet, welche durch etwas grössere Durchsichtigkeit von der Umgebung sich abhebt. Die Grube wird vorn von der vorderen Aussenfalte, auf beiden Seiten von der Fortsetzung der seitlichen Aussenfalten eingefasst. Vor derselben sieht man meistentheils eine breite, wolkige Bogenlinie, die den vorderen Rand des inneren Keimwalles bezeichnet.

Scheidung der Urwirbelplatten und Bildung der ersten Urwirbel. Wir haben früher gefunden, dass eine, aus zwei Schichten bestehende Muskelplatte sich bildet, deren oberer Theil zunächst dem oberen, der untere dem unteren Keimblatt zugetheilt ist. Beide Schichten der Platte berühren sich Anfangs mit einem Theil ihrer Fläche, während sie anderwärts getrennt bleiben. — Die Verbindung des oberen Gränzblattes mit der oberen Muskelplatte löst sich von vorn nach rückwärts, und von Aussen nach Innen. Dabei bleiben aber, wie wir sahen, gewisse lineare Verbindungen bestehen, welche der Trennung grösseren Widerstand entgegenstellen. Von den, annähernd parallel verlaufenden Verbindungslinien folgt die mittelste der Längsaxe des Keimes, zwei andere folgen den Zwischenrinnen und die beiden äussersten den seitlichen Gränzzinnen. Längs aller dieser Verbindungslinien macht das obere Gränzblatt eine nach abwärts convexe Biegung, und man kann die Frage aufwerfen, ob die Rinnen eine Folge der festeren Verbindung, oder ob die festeren Verbindungen eine Folge der Rinnen seien. Das Abhängigkeitsverhältniss scheint in der That ein doppeltes zu sein. Zunächst nämlich bilden sich allerdings Einbiegungen des oberen Blattes, die dieses gegen die unterliegenden Schichten fester andrängen, dabei muss auch die Verwachsung der aneinander gränzenden Schichten eine innigere werden. Wenn nun aber beim zunehmenden Wachsthum die beiden Blätter stärker aneinander treten, so hemmt die vorhandene Verbindung längs des Grundes der Rinnen die Lösung der bezüglichen Stellen und die, Anfangs seichten Rinnen erfahren eine zunehmende Vertiefung.

Für die Wirbelgliederung ist die doppelte Verbindung wichtig, welche längs der Axe und längs der Zwischenrinnen besteht. Wenn die Medullarplatten sich heben, so nehmen sie den an ihrer Aussenwand befestigten Stammtheil der Muskelplatten mit, in erster Linie die obere, weiterhin aber auch die untere Schicht (man vergl. taf. VI, fig. IV, 3 u. 4 und fig. V, 4, 6 u. 7). Die Consistenz der Muskelplatten ist nun aber eine geringe; wo das obere Gränzblatt Falten bildet, da erfährt die Muskelplatte Lockerung des Zusammenhanges und weiterhin Zerreißung. Während im oberen Gränzblatt der Stammtheil als Medullarrinne, und weiterhin als Medullarrohr sich einrollt, und zugleich die anstossenden Zwischenrinnen nebst den Parietaltheilen mit sich nimmt, so löst sich an der Muskelplatte der Stammtheil als ein schmaler, bandartiger Streifen vom Parietaltheil ab, und bildet das, was Remak die Urwirbelplatte genannt hat. Die Lösung der Urwirbelplatten fällt genau mit der Erhebung der Ränder der Medullarrinne zusammen. Anfangs sind die Urwirbelplatten noch beinahe ganz von der Medullarplatte überdeckt, in eben dem Maasse jedoch, als die letztere sich hebt, treten die äusseren Ränder von jenen unter ihr hervor. Die Loslösung des Stammtheils der Muskelplatten von deren Parietaltheil, den Seitenplatten Remak's, erfolgt nicht mit einem Mal. Im mittleren Theil der Keimzone beginnend, schreitet sie nach rückwärts und auf eine geringe Strecke nach vorn vor, dabei bleiben Anfangs reichliche Verbindungsbrücken, die erst allmählig sich lösen. Auch die bereits gegliederten Urwirbel stehen noch in der ersten Zeit nach ihrer Entstehung mit den Seitenplatten in breiter Verbindung.¹⁾

Gleichzeitig mit der Lockerung des Verbandes zwischen dem Stamm- und dem Parietaltheil der Muskelplatten löst sich auch die Verbindung zwischen Stammtheil und Axe. Die Urwirbelplatten trennen sich allmählig von dem axialen Streifen, mit dem sie noch eine Zeitlang durch zahlreiche Fäden in Verbindung bleiben. Ist die Lösung vollendet, so nimmt der axiale Streifen cylindrische Form an, und stellt nunmehr die Chorda dorsalis dar. Die isolirte Chorda besitzt einen weit kleineren Querschnitt als der ursprünglich vorhandene Axenstrang, es geht bei ihrer Abgliederung ein Theil des axialen Materiales in die Urwirbelplatten über, und es tritt hier in den Raum zwischen oberer und unterer Muskelplatte. Diese vom Axenstrang stammende Masse wird nach erfolgter Gliederung der Urwirbel zu deren centralem Kern. In den zuerst entstehenden Halswirbeln ist der Kern sehr unbedeutend, eine weit grössere Entwicklung erreicht er, wie wir später finden werden, in den Dorsal- und den Lumbalwirbeln. Frühzeitig pflegt die, aus den Muskelplatten hervorgegangene Rinde sich durch ihren streifigen Character vor dem inne liegenden Kerne zu unterscheiden.

Aus den Urwirbelplatten bilden sich die einzelnen Urwirbel durch eine Quergliederung. Der Grund dieser letzteren liegt, wie derjenige der Längsgliederung, in den sich bildenden Faltungen des Keimes. — Eine quere Rinne trennt, wie wir aus Früherem wissen, den Kopftheil des Keimes vom Rumpftheil. Von dem am schärfsten eingebogenen Punkte der Rinne steigt der Rumpftheil des Keimes allmählig nach hinten an, und es beschreibt dabei sein vorderes Ende eine nach aufwärts concave Biegung. Wir nennen diese concave Biegung des vorderen Rumpfes die Stammbeuge. Dieselbe ist im nachfolgenden 5. Stadium ausgesprochen, und zugleich auch länger als im 4. Die zuerst auftretenden Urwirbel fallen in den Bereich der Stammbeuge und es fragt sich, welche Bedeutung diesem Zusammentreffen zukommt. —

¹⁾ Remak kannte bereits Verbindungsbrücken zwischen den Urwirbelplatten und der Chorda, sowie zwischen jenen und den Seitenplatten; auffallender Weise konnte er indess die Verbindungen seines mittleren Keimblattes mit dem Hornblatt und mit dem Darmdrüsenblatt nicht auffinden (l. c. p. 10).

Wenn wir ein elastisches Band mit dem einen Rande längs eines Bogens befestigen, der gegen die Bandaxe concav verläuft, so legt sich der freie Rand des Bandes in Zickzacklinien, er kräuselt sich. Die Zahl der Ausbiegungen hängt von der Länge des Bandes, von seiner Breite und von der Grösse der Krümmung ab, die wir seinem Rande ertheilen. Aehnliche Bedingungen, wie die im eben erwähnten Beispiel, treffen wir für die Rückenplatten im Bereich der Stammbeuge. In vereinfachter Betrachtung können wir jede Seitenhälfte für sich als ein Band ansehen, das eine longitudinale Biegung erfährt. So lange äusserer und innerer Rand der Rückenplatte in derselben Ebene liegen, so ist kein Grund zu einer Faltenbildung gegeben. Sowie aber der äussere Rand der Rückenplatte sich höher hebt als der innere, so muss sich derselbe kräuseln, und dies tritt nun in der That auch ein. Entsprechend der verschiedenen Festigkeit des Materiales hat die Querfaltung der Medullarplatten, und diejenige der Urwirbelplatten verschiedene Folgen. In den Urwirbelplatten tritt in Folge derselben ein Zerfall in einzelne, hinter einander liegende Segmente, die nunmehrigen Urwirbel ein; in der Medullarplatte dagegen hat die Sache mit dem Auftreten der Falten ihr Bewenden. Schon bevor das Medullarrohr sich geschlossen hat, sieht man im Bereich der Stammbeuge seine äusseren Ränder gekräuselt, und nach vollendetem Schluss zeigen sich die Reste der Kräuselung in kleinen, scharfen Leisten, welche das Medullarrohr je in die Zwischenräume zwischen zwei Urwirbeln abgiebt. Selbst bis in die parietalen Abschnitte des oberen Gränzblattes erstrecken sich die Folgen dieser Faltung. Man sieht nämlich, dass dasselbe je über den Urwirbeln nach oben sich wölbt, während es in deren Zwischenräumen gleichfalls leistenartige Fortsätze abgiebt. Diese Fortsätze erhalten sich während einiger Zeit, später verlieren sie sich.¹⁾

Jeder Urwirbel stellt nach vollendeter Abgliederung ein kleines, viereckiges Plättchen dar, dessen Rinde aus radiär gestellten spindelförmigen Zellen besteht, während der Kern aus rundlichen Zellen gebildet ist. So lange die Medullarplatten nur wenig gehoben sind, sind die zuerst entstandenen Urwirbel flach und bedeutend breiter als lang. Mit zunehmender Hebung der Medullarplatten ändert sich die Form der Urwirbel, sie werden höher und schmaler. Der innere Theil ihrer oberen Wand, welcher der Medullarplatte anliegt, kehrt sich nach einwärts, und der Querschnitt des Wirbels wird annähernd der eines dreiseitigen Prismas.

Es steht der abgegliederte Urwirbel nach allen Seiten noch mit angränzenden Theilen in Verbindung. Wir haben oben bereits der Verbindung mit den Seitenplatten und mit der Chorda dorsalis gedacht, ebenso gehen einzelne Fortsätze zum unteren sowohl, als zum oberen Gränzblatt, besonders treten solche an den Zwischenstrang. Einzig der Aussentheil der Medullarplatte trennt sich frühzeitig in scharfer Weise von der inneren Urwirbelwand.

Die Urwirbel, welche zuerst entstehen, sind, wie dies v. Baer bereits richtig erkannt hat, nicht die vordersten Halswirbel, sondern es bilden sich vor den zuerst entstandenen Wirbeln im 5. und 6. Stadium noch einige fernere. Dass dem also sei, das erkennt man daran, dass eine Strecke weit vor den vordersten Urwirbeln zu einer gegebenen Zeit noch ungegliederte Urwirbelplatten sichtbar sind.

¹⁾ Die Kräuselungen der Medullarplatte finden sich bei Erdl vortrefflich abgebildet taf. IV, VI u. VII. Auch sind sie von Pander (deutsche Ausg. p. 10) und von v. Baer besprochen worden. Letzterer (l. c. I. 18) hielt sie mit Unrecht für eine Folge der Wassereinwirkung auf den Keim. Dieselben sind am intacten, nicht mit fremdartigen Flüssigkeiten behandelten Keim zu sehen.

Die Leisten, die vom oberen Gränzblatt zwischen je zwei Urwirbel treten, habe ich in meinem Programm (p. 8) beschrieben, und ich habe sie damals mit der Ganglienbildung in Beziehung gebracht.

Weiterhin kann man an diesen Plattenstücken die allmählig erfolgende Abgliederung neuer Wirbel verfolgen. Zur Bestimmung der Zahl der also entstehenden Wirbel ist es schwer eine sichere Handhabe zu gewinnen. Ich möchte mit v. Baer vermuthen, dass ihrer jederseits zwei entstehen, möglicher Weise ist indess diese Schätzung zu niedrig gegriffen.

Fünftes Stadium.

Die wichtigsten Vorgänge des 5. Stadiums sind: die Bildung des Herzens und das Hereinwachsen der Produkte des Nebenskeimes in den centralen Abschnitt der Keimscheibe.

Um die Bildung des Herzens zu verstehen, ist es vor Allen nöthig, den Fortschritten nachzugehen, welche die Entwicklung der hauptsächlichlichen Faltensysteme macht: Früher wurde gezeigt, wie am Kopftheil der Keimzone das Medullarrohr sich schliesst, und wie dieser Schluss neben der gleichzeitig stattfindenden Einziehung der seitlichen Gränzrinne eine Verschmälerung des vorderen Abschnittes der Keimzone zur Folge hat. Diese Verschmälerung kann selbstverständlich nicht stattfinden, ohne dass auch die tieferen Schichten der Keimscheibe Verschiebungen erfahren. Im Allgemeinen erfahren die tieferen Schichten dieselben Biegungen wie die höher gelegenen, allein in anderem Maasse. Statt dass die mittlere Falte im oberen Blatte zum Rohr sich schliesst, so kommt es im unteren bloß zur Bildung einer, nach unten concaven Hohlrinne, deren Grund durch Vermittelung des Axenstranges am Medullarrohr festhaftet, während ihre Seitenränder von diesem sich entfernen. Dagegen bildet sich die Falte, welche der Gränzrinne entspricht, in den tieferen Schichten der Keimscheibe sehr viel rascher aus als in den höheren.

Es ist nöthig, von jetztab für die der Gränzrinne entsprechende, nach abwärts convexe Falte einen Namen zu besitzen. Wir wollen sie die Parietalfalte nennen; sie umfasst den absteigenden Schenkel der seitlichen Keimfalte und den aufsteigenden der Aussenfalte, welch' letztere sowohl im animalen, als im vegetativen Blatte an der Bildung der Embryonalanlage sich theiligt. Es ist also die Parietalfalte der äussere Theil der gesammten Parietalzone, aus ihrem oberen Blatte gehen die Seitenwand und die Vorderwand des Körpers hervor, während ihr unteres Blatt eine Reihe von Eingeweiden liefert, welche vor dem Darm gelegen sind. Im Kopftheil der Parietalfalte entsteht durch die früher besprochene Flächenspaltung der animalen Muskelplatte eine flache Höhle, die Parietalhöhle.

Der vegetative Theil der Parietalfalte eilt, wie eben erwähnt, im Kopftheil des Keimes¹⁾ dem animalen weit voraus, bald begegnen sich die beiden Falten in der Mittelebene, und verwachsen nun mit einander. Dieses Zusammentreffen mit nachfolgender Verwachsung erfolgt zuerst vorn, und schreitet von da nach rückwärts allmählig fort. (Man vergl. taf. VII, fig. I, 2—4 und taf. VIII, fig. I und III).

Es bildet sich durch diesen Schluss eine mehr und mehr sich verlängernde Röhre, die nach hinten offen ist, während sie nach vorn an den Hohlraum sich anschliesst, welcher in der umgelegten Kuppe der vorderen Keimfalte gelegen ist. Die also entstehende Röhre können wir als hinteren Abschnitt des Vorderdarmes bezeichnen, aus ihr geht der untere Abschnitt des Pharynx, das Speiserohr und der Magen nebst den zugehörigen Abschnürungsdrüsen hervor. Mit Ausnahme des vordersten,

¹⁾ Um Missverständnisse zu verhüten, hebe ich nochmals hervor, dass der Kopftheil des Keimes den ganzen, vor der Querrinne gelegenen Theil der Keimzone umfasst. Als Kopfende bezeichne ich, in Uebereinstimmung mit anderen Autoren, das jeweiligen bereits abgeschnürte Stück. Das Kopfende ist also Anfangs nur ein kleines Stück des Gesamtkopftheiles.

im umgelegten Theil der vorderen Keimfalte gelegenen Stückes entsteht sonach der gesammte Vorderdarm durch einen von vorn nach hinten fortschreitenden Lateralschluss.

Die Höhlung des Vorderdarmes bildet Anfangs eine flache, mit ihren Seitenrändern nach aufwärts gebogene Spalte. Im medianen Abschnitt pflegt sie am engsten zu sein, auf beiden Seiten erweitert sie sich etwas. Die Zellschicht, welche sie umgiebt, ist in der oberen Wand nur dünn, nimmt dagegen in der unteren Wand an Dicke zu, und ist am mächtigsten an der unteren Schlusslinie.

Nachdem einmal die beiden Parietalfalten des vegetativen Blattes in der Mittelebene zusammengetroffen sind, und ihre Verbindung bewerkstelligt haben, so löst sich rasch der Zusammenhang zwischen den zur Bildung der vorderen Darmwand verwendeten, oberen Faltenschenkeln und den unteren. Ihre Verbindung ist jeweilen noch an einigen, dem Darneingang zunächst liegenden Querschnitten zu sehen. Sie zeigt sich als ein in der Mitte verschmälter Strang (taf. VIII, I, 7). Ein ferneres Zwischenstadium, welches ich zuweilen getroffen habe, ist ein von unten nach oben gehender, in einen feinen Faden auslaufender Substanconus. Noch nach der vollständig vollendeten Lösung zeigt der Darm, der Lösungslinie entsprechend, in der Medianebe eine starke Abwärtsbiegung. — Durch die Verbindung der unteren Schenkel der Parietalfalten entsteht eine dünne Platte, welche vorn in die vorderen, auf beiden Seiten in die seitlichen Aussenfalten sich fortsetzt. Auch sie zeigt eine nach oben convexe, mediane Rinne, welche allmählig nach vorn sich abflacht, hinten aber breiter wird. Später mit fortschreitender Ausbildung des Herzens wird die Rinne seichter.

Dieselbe Begegnung, wie zwischen den vegetativen Parietalfalten findet zwischen den unteren der animalen Muskelplatte statt. Diese zeichnen sich durch eine ziemlich beträchtliche Dicke aus, und es sind, wenigstens in ihrem inneren Theile, die Zellen mehrfach übereinander gelagert. Ihr innerer Theil bleibt mit dem vegetativen Blatt geraume Zeit durch ausgespannte Zellenfäden in Verbindung. Zwischen dem unteren animalen Muskelblatt und dem vegetativen Blatt bildet sich eine Spalte als Vorläufer der Herzhöhle (taf. VII, I, 4 u. 5 und taf. VIII, II, 4 u. 5). Wenn nun die Parietalfalten des vegetativen Blattes nach abwärts sich neigen, und in der Mittelebene zusammentreten, so folgen ihnen die Muskelplatten. Auch diese begegnen sich in der Mittelebene und sie lassen nun zwischen sich und der Wand des Vorderdarms eine Höhlung frei, die Höhle des Herzens.

Der zuerst gebildete Theil des Herzens liegt dem Vorderdarm dicht an und er besteht aus zwei unter einander zusammenhängenden Rinnen, welche seitwärts von der Mittelebene gelegen sind. Eine selbstständige Wand besitzt die Höhle blos an ihrer unteren Seite, oben wird sie von der Darmwand begränzt (taf. VII, I, 3 und taf. VIII, III, 4). Bald vergrößert sie sich dadurch, dass die beiden Seitenrinnen zu einem weiteren Raum zusammenfliessen. Weiter hinten rücken sich die oberen Ränder der Seitenwand näher, und es verengt sich dadurch der Raum, längs dessen das Herz unmittelbar durch den Darm geschlossen wird. Schliesslich emanicipirt sich das Rohr der Art, dass es nur noch durch ein schmales, zweiblättriges Gekröse mit dem Darm in Verbindung bleibt. Der Zwischenraum zwischen den Blättern des Mesocardium verbindet die Höhlung des Herzrohres mit zwei Spalten, welche jederseits in der Wand des Vorderdarmes zwischen dem vegetativen Blatt und der Muskelplatte frei bleiben. Im vorderen Theil dieser Spalten bilden sich später die Aortenbogen.¹⁾

¹⁾ Der obigen Darstellung zu Folge bildet sich die Muskelwand des Herzens aus zwei von den Seiten her sich entgegenwachsenden Anlagen. — Die ursprünglich doppelte Anlage des Herzens ist in neuer Zeit wiederholt behauptet worden. Daresté (Comptes rendus Bd. 63, Sitzung vom 31. Decbr. 1866) lässt das Herz aus zwei Blastemen entstehen, welche ursprünglich im vorderen Theil des Fruchthofes neben den hier vorhandenen, gefässlosen Stellen liegen. Diese Darstellung scheint mir nicht

Die Herzhöhlen sowohl, als das Mesocardium erhalten eine röhrenförmige, aus abgeplatteten Zellen bestehende Einlage. Es ist dies die Schicht, aus welcher das Endocardium und das Gefässendothel hervorgehen. Dieselbe stammt vom Nebenkeim ab. Mit der weit dickeren Muskelwand steht sie in durchaus keiner Verbindung, und sie füllt auch den von jener umschlossenen Raum nur zu einem kleinen Theil aus (taf. VII I, 3 Gbl. und taf. IX 2 und 3 End.).

Die Verbindung der primitiven Herzanlage mit der unteren Fortsetzung der muskulösen Parietal-falte erhält sich etwas länger, als diejenige des Darmes mit dem zugehörigen Blatte. Es setzt sich während des ganzen 5. Stadiums die Herzwand in eine zweiblättrige, in der Medianebene liegende, dünne Platte fort, die man vielleicht am passendsten als unteres Mesocardium bezeichnen kann (taf. VII, fig. I, 3, taf. VIII, fig. III, 4). Das vordere Mesocardium bildet, wie man leicht sieht, eine vorläufige Scheidewand zwischen den beiden seitlichen Parietalhöhlen. Erst am Schluss des 5., oder im Beginn des 6. Stadiums zerreißt die Scheidewand, und es treten nun die beiden Parietalhöhlen in Verbindung mit einander. Indem nach hinten die beiden Blätter des Mesocardiums auseinanderweichen, öffnet sich die Herzhöhle nach ab- und nach rückwärts und sie setzt sich in die Spalte fort, welche jederseits in dem unvereinigten Abschnitt der Parietal-falten zwischen der Muskelplatte und dem vegetativen Blatt frei bleibt. Durch diese Lücke treten auch die ersten Fortsätze des Gefässblattes in das Innere der Herzhöhle.

Jede Parietalhöhle stellt eine blasig aufgetriebene Tasche dar, die in der Regel bei der Loupen-betrachtung des unverletzten Embryo von oben sowohl, als von unten her sofort ins Auge fällt. Ihre vordere Gränze wird durch die Umbiegungsstelle der vorderen Keimfalte bestimmt, seitlich setzt sie sich unter allmählicher Verschmälung bis in die Aussenzone fort, hinten endigt sie mit einer schräg von Innen nach Aussen laufenden Aufbauchung, längs deren die hinteren Schenkel des Herzens verlaufen. Die Fortsetzungen des unteren Mesocardiums setzen sich unter rascher Verschmälung auf den Boden der Parietalhöhle fort. Die Decke der Höhle wird vom oberen Gränzblatt gebildet, an welches sich im inneren Theil die schmale und dünne, obere animale Muskelschicht anlegt. Nach Innen ist es der Verbindungstheil zwischen unterer und oberer Muskelschicht, welcher die Höhle begränzt.

Mit der Bildungsgeschichte des Vorderdarmes und des Herzens haben wir eine der wichtigsten, auf die Faltung Bezug habenden Veränderungen geschildert, und wir haben nun noch die übrigen hierher gehörigen Vorgänge anzuschliessen.

haltbar, da die Herzmuskulatur von den Seiten und nicht von vorn an ihre Stelle rückt. — Andererseits hat, wie ich aus brieflichen Mittheilungen weiss, Prof. Heusen schon vor zwei Jahren bei Kaninchenembryonen eine doppelte Herzanlage beobachtet, er hat seitdem die Sache an der Frankfurter Naturforscherversammlung mitgetheilt (Sitzung der anat. physiol. Section vom 23. September). Herr Hensen hatte die Güte, mir kürzlich seine Zeichnungen zu senden, und es ist mir daraus klar geworden, dass wir trotz des verschiedenen Wortlauts unserer Darstellung doch wesentlich auf dasselbe Princip hinauskommen. Die seitliche Rinne zwischen Muskelplatte und vegetativem Blatt, welche die Herzhöhle in ihrer primitivsten Form darstellt, tritt laut Hensen's Beobachtungen bei Säugethieren schon scharf hervor zu einer Zeit, da das vegetative Blatt noch flach ausgebreitet erscheint — Im verflossenen Jahre hat Schenk eine gute Abbildung des bereits angelegten Herzens veröffentlicht (Sitzungsber. d. K. K. Akad. d. Wissenschaften in Wien, Nov. 1866). Schenk, der die Bildung des Herzens nicht über das 6. Stadium hinauf verfolgt hat, deutet es als eine Ausstülpung der Darmfaserplatte des mittleren Keimblattes. — So einfach und selbstverständlich mir jetzt die oben entwickelte Bildungsgeschichte des Herzens erscheint, so bin ich doch nur auf grossen Umwegen zu deren Erkenntniss gelangt: da ich, durch gewisse Eigenthümlichkeiten der Sagittalschnitte verführt, geraume Zeit der Ansicht huldigte, das Herz bilde sich durch Umlegen einer Querfalte, welche Anfangs vor der Medullarplatte sich emporwölbe (vergl. taf. V, fig VI, 3 u 4 und fig. VII, 3, 4 u. 5 und die dazu gehörige Erklärung).

Die Schliessung des Medullarrohres schreitet nach vorn sowohl, als nach hinten voran, vorn bleibt zu Ende des Stadiums noch eine terminale Oeffnung von annähernd kreisförmiger Begrenzung. Gleich nach vollendetem Schluss zeigt sich am vorderen Ende des Medullarrohres eine kuglige Auftreibung von 0,4 mm Breite und etwas über 0,3 mm Länge, das primitive Vorderhirn. Die grösste Weite der aufgetriebenen Stelle fällt in das Niveau des Endes des Vorderdarmes. Hinter dieser stärkeren Auftreibung verschmälert sich das Medullarrohr, um dann im mittleren und hinteren Kopftheil noch 2 kleinere Auftreibungen von etwa 0,2 mm grösster Breite (primitives Mittel- und Hinterhirn) zu zeigen. Eine schmale, spaltförmige Lücke kann das Medullarrohr vor den vordersten Urwirbeln zeigen, von da ab aber erscheint es geschlossen bis in das Niveau des hintersten Urwirbels. Beim Uebergang vom Kopftheil auf den Rumpftheil erleidet das Rohr eine rasche Verjüngung. Die Breite des geschlossenen Rohres, soweit es zwischen den Urwirbeln verläuft, beträgt nur 0,1 mm, dabei zeigt es in dieser Strecke jene früher erwähnten zackigen Ausbiegungen, welche je in die Zwischenräume zwischen 2 Urwirbeln sich eindringen. Die Zahl der Urwirbel steigt auf 6–10. Noch in der Höhe des letzten gebildeten Urwirbels weicht das Medullarrohr auseinander, erreicht etwa 0,5 bis 0,6 mm hinter jenem seine grösste Abflachung, dann rücken seine Ränder wieder näher an einander, und nachdem sie eine Strecke weit nahezu parallel mit einander verlaufen waren, verlieren sie sich im hinteren Abschnitt der Keimzone mit undeutlicher Gränze. Im Grunde des offenen Abschnittes des Medullarrohres sieht man die tief eingeschnittene Primitivrinne verlaufen; dieselbe schwindet da, wo die Medullarrinne ihre grösste Breite erreicht, und tritt hinter jener Stelle wieder scharf hervor. Im hinteren Abschnitt der Keimzone verliert sie sich gleichfalls ohne scharfe Gränze, indem sie sich abflacht und verbreitert.

Die eben erwähnte Eröffnung der Medullarrinne giebt sich im Flächenbild durch eine spindel-förmige Anschwellung mit dunkeln Seitenrändern und dunkler Mittellinie zu erkennen. Die Länge der Spindel beträgt ungefähr 1 mm, ihre grösste Breite 0,3 mm. Man pflegt die fragliche Stelle mit dem Sinus rhomboidalis in Beziehung zu setzen ¹⁾, allein mit Unrecht. Eine einfache Berücksichtigung der topographischen Verhältnisse zeigt, dass dieselbe höheren Abschnitten des Markes angehören muss. Das Huhn besitzt 13 Halswirbel und 8 Brustwirbel; in der Entwicklungsperiode, von welcher wir hier reden, pflegt die fragliche Anschwellung bald nach dem 8. Urwirbel ihren Anfang zu nehmen. Selbst wenn wir noch eine spätere Bildung zweier vorderster Wirbel annehmen, so erscheint es doch unmöglich, jene Strecke als die Anlage des hinteren Abschnittes vom Lendenmark und des Anfanges vom Sakralmark anzusehen. Die Anlage dieser Markabschnitte fällt, wie wir unten zeigen werden, hinter die fragliche Spindel in den verschmälerten Abschnitt der Keimzone, in welchem bis jetzt kaum eine Primitivrinne sichtbar ist.

Die Eröffnung des Medullarrohres hinter dem 8. bis 10. Urwirbel ist von einem gleichzeitigen Auseinanderweichen der seitlichen Keimfalten begleitet; ferner zeigt die Vergleichung von Sagittalschnitten, dass die gesammte Keimzone in dieser Gegend stärker gehoben erscheint, und dass sie hier eine nach oben convexe Biegung besitzt, während sie längs der Kette der Urwirbel nach abwärts sich biegt. Die abwärts gebogene Strecke haben wir früher als Staumbeuge bezeichnet, die gehobene können wir die Stammschwelle, oder die Rückenschwelle nennen. Sie ist zwar aus der hinteren Keimfalte hervorgegangen, entspricht indess bloss dem vorderen Anfangstheile derselben. Die hintere Keimfalte nämlich verschiebt sich aus ihrer anfänglichen Stellung nach rückwärts. Es heben sich die Strecken hinter den

¹⁾ So z. B. Remak l. c. 17.

zuerst emporgewölbten, und die Falte bekommt dadurch eine langgezogene, sanfte Abdachung nach hinten, welche zur Zeit einer scharfen Abgränzung zu entbehren pflegt.

Die Berteksichtigung der transversalen Biegungen giebt sofort den Schlüssel für das Verständniss in Verhalten der Längsfalten. Die Strecke, längs deren die Medullarrinne und die sie begleitenden Längsfalten am meisten auseinanderweichen, ist zugleich die Strecke der beträchtlichsten Hebung des Keimes. Nach vorn sowohl, als nach hinten treten die Ränder wieder mehr zusammen, und die Verschmälerung geht Hand in Hand mit der Abwärtsbiegung des Keimes. Man kann sich hiervon durch genaues Vergleichen einer grösseren Zahl von Durchschnitszeichnungen überzeugen, noch handgreiflicher springt indess das Verhältniss an genau gearbeitenden Thon- oder Wachsmodeilen in die Augen. Auch die Primitivrinne, welche im vorderen Theil der Dorsalschwelle vorhanden ist, schwindet auf deren Höhe, um im hinteren Abschnitt wieder aufzutreten. Es kann sogar auf der Höhe der Schwelle der Mediantheil der Medullarrinne höher liegen als die Seitentheile und sie kann hier als ein mittlerer Längswulst nach oben vorspringen.

Die Nothwendigkeit des eben geschilderten Verhaltens der Medullarrinne lässt sich durch ein äusserst einfaches Experiment darthun. Schlitzt man ein dickwandiges Gummirohr seiner Länge nach auf, und giebt ihm eine nach der offenen Seite convexe Biegung, so weichen die Ränder des Rohres auseinander, und zwar am weitesten an der am stärksten gebogenen Stelle. An dieser Stelle hebt sich auch der Boden des Rohres in der Mitte empor, und bewirkt eine Theilung der Rinne in zwei seichte Seitenrinnen. Von oben gesehen, erscheint das Lumen des Rohres spindelförmig verbreitert, ganz ähnlich wie das Medullarrohr an der Rückenschwelle. Wie dies bereits früher besprochen wurde (pg. 70), so liegt der Grund des Breiterwerdens darin, dass der Biegungswiderstand eines rinnenförmig gebogenen Substanzstreifens um so geringer wird, je mehr die Rinne sich abflacht.

Die neben der Medullarplatte herlaufende Zwischenrinne schliesst sich am Kopftheil des Embryo vollständig, und indem die beiden aus der Schliessung hervorgegangenen Zellenstränge in der Mittellinie zusammentreffen, bilden sie einen longitudinalen Wulst, welcher die Nathlinie des Gehirns von derjenigen des Hornblattes trennt (vergl. taf. VII, I, 2 u. 3). — Im Halstheil des Keimes liegt der Zwischenstrang nicht mehr über der Schlussstelle des Medullarrohres, sondern seitlich von diesem, er bildet eine im Durchschnitt dreieckige Leiste mit schwacher, oberer Einziehung. Von der unteren Kante des Stranges gehen Fortsätze ab, welche einestheils in die Urwirbel sich einsenken, anderentheils mit dem Medullarrohr verschmelzen (taf. VII, fig. I, 4 u. 5). Die beiden Arten von Fortsätzen scheinen mit einander zu alterniren, die einwärts tretenden stehen, soweit ich erkennen kann, mit den zackigen Fortsätzen in Verbindung, welche das Medullarrohr je zwischen 2 Urwirbeln abgiebt.

Wo sich die Medullarrinne öffnet, da rückt auch die Zwischenrinne zur Seite und öffnet sich; stellenweise kann sie sich sogar ganz unter den Rand der Medullarplatte verschieben. Auch an den offenen Stellen der Zwischenrinne finden sich fadenförmige Verbindungen ihrer unteren Kante mit den Muskelplatten. — Hinter der Stammschwelle verliert sich allmählig die Zwischenrinne ohne scharfe Gränzen.

Nach Aussen von dem Zwischenstrang zeigt das obere Gränzblatt eine leicht convexe Längsleiste, unter welcher vorn das geschlossene Medullarrohr, weiter nach hinten die Urwirbel und die an jene sich anschliessenden Urwirbelplatten liegen. Zwischen je 2 Urwirbeln zeigt diese Leiste, die wir als Stammleiste bezeichnen können, quere Einkerbungen.

Auf die Stammleiste folgt nach Aussen eine zweite, zur Zeit noch seichte Längsrinne, welche die

neue Gränze zwischen Stamm- und Parietalzone bezeichnet, sie mag die Seitenrinne heissen; dann kommt die Längsleiste, welche der seitlichen Keimfalte entspricht; nach ihrem ersten Entdecker nennen wir sie die Wolff'sche Leiste. Diese dacht sich langsam gegen die Gränzrinne ab, welche im Vergleich zu den übrigen Längszonen sehr breit erscheint. Wie wir früher schon hervorhoben, so erstreckt sich die Keimzone bis über den Grund der Gränzrinne hinaus, und es zerfällt demnach die Parietalzone in einen inneren, durch die Wolff'sche Leiste, und in einen äusseren, durch die Parietalfalte repräsentierten Abschnitt. — So misslich es sein mag, eine Menge neuer Namen in die ohnedem überladene Embryologie einzuführen, so müssen wir doch die verschiedenen Abgränzungen bestimmt bezeichnen, weil sie für die spätere Entwicklung alle von Bedeutung sind.

Die Faltungen im unteren Blatt zeigen im Allgemeinen dieselbe Reihenfolge wie diejenige im oberen und zwar zeigt sich, dass da, wo das obere Blatt nach unten ausbiegt, das untere nach oben tritt und umgekehrt. Es alterniren also Strecken, an denen die zwei Blätter nahe beisammenliegen mit solchen, an denen sie weit auseinanderweichen. Im Bereich der seitlichen Gränzrinne kommen die beiden Blätter beinahe zur Berührung.

Einige Betrachtung verlangt das Verhalten der Faltungen am vorderen Ende des Fruchthofes. Der Mitteltheil der vorderen Keimfalte wird mehr und mehr durch das stark wachsende Medullarrohr vorgetrieben, hierdurch und durch die zunehmende Einziehung an den Kreuzungsstellen der vorderen Keimfalte mit den seitlichen Gränzrinnen schnürt sich das Kopfbende des Embryo mehr und mehr ab. Gleichzeitig wird aber die Richtung des Aussenabschnittes der vorderen Keimfalte verändert. Statt dass sie früher einfach transversal verlief, tritt sie nun schräg nach vorn, und kreuzt sich in ihrer Richtung mit der vorderen Aussenfalte. Diese Verschiebung der anfänglichen Querrinne nimmt im 6. Stadium noch mehr zu, bis zuletzt die Falte völlig longitudinal verläuft. Es ist der Vorgang zurückführbar auf den Einfluss der seitlichen Aussenfalte. Letztere nämlich treibt an ihrer Kreuzungsstelle mit dem Seitentheil der Keimfalte diesen vor sich her und nimmt ihn schliesslich ganz und gar in sich auf. Die schon früher erwähnte, vor dem Kopfbende des Embryo gelegene Grube vertieft sich dabei, und sie verliert allmählich ihren ursprünglichen Charakter einer Querrinne. Wie wir später sehen werden, so geht sie durch Erhebung ihrer Seitenränder in den Hohlraum der Kopfkappe des Amnion über.

Bei der Gestaltung, die der Keim während des 4. und 5. Stadiums genommen hat, können wir ihn nunmehr als Embryo bezeichnen, denn er stellt ja jetzt einen Körper dar, welcher ringsherum umgränzt ist, und der in seinem Innern bereits eine gewisse Zahl abgegliederter Primitivorgane enthält. Diesen Embryonalkörper wollen wir nun zur Erleichterung der nachfolgenden Darstellung in eine Anzahl von Querzonen theilen und zugleich die spätere Bedeutung dieser Zonen zu fixiren suchen:

Die Hauptgliederung, diejenige in Kopf- und in Rumpftheil¹⁾ wird, wie wir schon früher sahen, sehr frühzeitig durch eine quere Rinne, die centrale Querrinne angelegt. Auch jetzt noch hebt sich, wie dies die Sagittalschnitte zeigen, der Kopftheil mit scharfem Absatz über den vordersten Rumpftheil empor und nahe hinter dem Absatz treten auch die vordersten Urwirbel auf (vergl. taf. V, fig. VIII, 4 u. 5 und taf. X, fig. V, 1 bis 3). Für diesen Absatz werde ich den bisherigen Namen der centralen Querrinne beibehalten, den sanft gebogenen vorderen Rumpfabschnitt aber wie bis dahin die Stamm-

¹⁾ Rumpf wird hier im weiteren Sinn genommen, wobei der Hals mit verstanden ist.

beuge nennen. Die Länge des Kopfes beträgt am Schluss des Stadiums 1,1 bis 1,4 mm, die des Rumpfes lässt sich wegen der unscharfen, hinteren Begränzung nicht ganz genau bestimmen, sie beträgt zwischen 2,2 bis 3 mm. Es beträgt also die Länge des Kopftheiles ungefähr ein Drittel der Gesamtlänge des Embryo.

Der Kopftheil zerfällt in drei deutlich geschiedene Abschnitte, von welchen zwei auf das abgeschnürte Ende fallen. Die drei Abschnitte sind der Vordertheil oder Stirntheil, der Mitteltheil oder Gesichtstheil und der Hinterkopf. Noch sind die drei Abschnitte sehr ungleich an Länge, der Stirntheil am kürzesten, der Hinterkopf am längsten, ein Verhältniss, das später sich ändert. Als Stirntheil bezeichne ich den Abschnitt des Kopfes, welcher das vordere Ende des Vorderdarmes überragt, seine Länge beträgt nur 0,15 bis 0,20 mm. Es ist dieser Abschnitt von den Seiten und von unten her durch eine einspringende Furche, (die spätere Augennasenfurche,) vom Gesichtstheil getrennt. In das Niveau der fraglichen Furche fällt die grösste Breite des kuglig aufgetriebenen Vorderhirns. Der Stirntheil des Kopfes besteht nur aus dem Medullarrohr und dem dasselbe umschliessende Hornblatt, das Darmdrüsenblatt sowohl, als die Muskelplatten überschreiten dessen hintere Gränze nicht, es liegt daher auch das Hornblatt im Stirntheil dem Gehirn ziemlich eng an, und die äussere Kopfform giebt genau die Form des vorderen Hirnabschnittes wieder. Am vordersten Ende ist das Medullarrohr, wie wir oben sahen, noch offen und es weichen die beiden Endlippen des Vorderhirns etwas auseinander. — Dem Gesagten zu Folge gehört der Stirntheil des Kopfes einzig und allein der Stammzone an und auch diese ist keineswegs durch alle ihre Elemente, sondern nur durch das Medullarrohr und durch seine epitheliale Umhüllung vertreten.

Der Gesichtstheil des Kopfes gehört, wie der Stirntheil, dem freien Kopfe an, nichtsdestoweniger kommt ihm bereits jederseits ein parietaler Abschnitt zu, welcher als ein von vorn nach hinten breiter werdender Flügel an den Stammtheil sich anfügt. Die Bildung dieses Parietaltheiles aus der vorderen Keinfalte ist bereits beim vorigen Stadium besprochen worden. Auf dem Querschnitt erscheint der Parietaltheil entweder als ein rundlicher, durch zwei seichte Rinnen sich absetzender Vorsprung (taf. VII, I, und taf. VIII, III, 2 u. 3), oder er bildet eine nach abwärts gekehrte, rundliche Leiste. Letztere Form entspricht der etwas weiter fortgeschrittenen Umbildung. (taf. VIII, I, 2—5).

Die vordere Gränze des Gesichtstheiles wird, wie früher erwähnt, durch eine seichte Furche bezeichnet, welche von der Seite und von unten her das Kopfe umschnürt, und welche in der Flächenansicht sowohl, als an Sagittalschnitten wahrgenommen wird. Als die hintere Gränze des Gesichtstheiles erscheint die Umbiegungsstelle des oberen Gränzblattes in die Kopfkappe. In der Flächenansicht zeigt sich dieselbe als eine scharfe Querlinie. Die Länge des ganzen Gesichtstheiles ist noch gering, sie beträgt 0,35 bis 0,5 mm.

Der Darm erstreckt sich als eine etwa 0,4 mm breite Spalte durch den ganzen Gesichtstheil und endet abgerundet an dessen vorderem Ende. Seine Gränze ist bei der Flächenansicht ohne jegliche Schwierigkeit als scharfe Linie ringsherum zu verfolgen. Das vordere Ende der Darmwand hängt mit dem vordersten Ende des Axenstranges und durch dessen Vermittelung mit der Unterfläche des Medullarrohres zusammen. Wir nennen das verbindende Stück des Axenstranges den Endknopf. Auch nach oben besteht Zusammenhang zwischen dem Medullarrohr und dem Darmdrüsenblatt, eine Verbindung, welche gleichfalls durch den Axenstrang, resp. die Chorda dorsalis vermittelt wird. Während indess die Verbindung am vorderen Ende der Axe sehr innig ist, und erst spät sich löst, so kann schon jetzt die Trennung des Darmdrüsenblattes vom Axenstrang sich einleiten. Die Trennung besteht zuerst nur in einem

Auseinanderweichen der beiden Bildungen, dabei erhält sich noch eine längere Verbindung, die später erst durchgerissen wird (man vergl. z. B. taf. VIII, III, 3 u. 4, wo ein spaltförmiger, sehr enger Kanal von der Darmhöhle zu der, seitlich bereits isolirten Chorda emporführt).

Der weite Zwischenraum zwischen dem Medullarrohr, dem Hornblatt und dem Darm wird von einem lockeren Gerüst von Zellen, den Repräsentanten der Muskelplatten und der seitlichen Fortsätze des Axenstranges durchsetzt. Eine scharfe Schichtung dieser Zellen ist nicht vorhanden, mittelst ihrer nach verschiedenen Richtungen abgehenden Fortsätze scheinen sie vielmehr alle unter einander zusammenzuhängen. Immerhin lassen sich gewisse Hauptzüge festhalten, deren Verfolgung für das spätere Verständniss erforderlich ist. Als Mittelpunkt des gesammten Gerüsts erscheint der Axenstrang, da von ihm aus nach beiden Seiten die Zellenzüge fächerförmig sich ausbreiten. Uebrigens bleibt im ganzen Kopftheil der Axenstrang stets nur schwach, und gegen das Ende der Periode löst sich seine Verbindung mit den seitlichen Zellenmassen. Der in der Mitte zurückbleibende Theil erscheint nun als cylindrisch umgränzte Chorda dorsalis.

Von den vom Axenstrang ausstrahlenden Zellenzügen tritt einer nach aufwärts, umkreist das Medullarrohr und hängt an der Zwischenrinne oder am Zwischenstrang mit dem oberen Gränzblatt zusammen. Diese Zellenschicht repräsentirt den Stammtheil der animalen Muskelplatte. — Andere Zellenzüge wenden sich in einem nach aufwärts convexen Bogen gegen den Seitenrand des Darmes und sie treten theils in den Parietaltheil des Kopfes ein, theils dringen sie in den unteren Zwischenraum zwischen Darm und Hornblatt. Diese Zellenmassen entsprechen dem Stammtheil der vegetativen Muskelplatte, und dem Parietaltheil der animalen, eine scharfe Scheidung dieser Bestandtheile ist indess schwer durchführbar.

Das beschriebene Zellengerüst lässt eine Anzahl von Lücken frei, welche den später auftretenden Blutgefässen den Weg vorzeichnen. Die hauptsächlichsten dieser Lücken sind die Lücken für die aufsteigenden und für die absteigenden Kopfaorten. Jene liegen jederseits unter dem Darm seitwärts von der Mittelebene und an sie schliessen sich die vom hinteren Kopftheil herkommenden Oeffnungen des arteriellen Herzendes an. Die Lücken für die absteigenden Aorten dagegen finden sich über dem Darm und zwar über dessen seitlichen Abschnitten. — Als fernere, für die Gefässe reservirte Zwischenräume sind, abgesehen von einigen kleineren, zu nennen die Lücken jederseits vom Medullarrohr, zwischen ihm und der Platte der Stammuskeln, sowie diejenigen zwischen dem oberen Theil der Muskelplatten und dem Hornblatt (erstere für die unteren, letztere für die oberen Cerebralvenen den Weg vorzeichnend).

In der Flächenansicht giebt sich das Gerüst der Muskelzellen als ein körniger Saum neben der seitlichen Darmgränze zu erkennen. Der Saum entbehrt nach Aussen einer scharfen Gränze, die zellenärmere Strecke zwischen ihm und dem Rand des Kopfendes erscheint, von der Fläche gesehen, als ein Streif von grösserer Durchsichtigkeit.

Der hintere Kopfabschnitt, 0,6 bis 0,7 mm lang, zeichnet sich dadurch vom übrigen Kopf ab, dass er nicht frei und somit nicht ringsherum vom Hornblatt unkleidet ist. Die hintere Gränze des Abschnittes wird durch eine rasche Hebung der Axialgebilde, sowie durch den dahinterliegenden, ersten Urwirbel bezeichnet. Eine, allerdings noch unscharfe, seitliche Abgränzung liefert die eingezogene seitliche Gränzrinne. Die Gestaltung des Medullarrohres und die Bildung des Darmes und des Herzens in diesem Körperabschnitte sind oben bereits betrachtet worden, wir werden hierauf nicht zurückkommen, dagegen bleibt uns übrig, über die Vertheilung und die Bedeutung der intermediären Zellenmassen Einiges nachzuholen.

Für den Stammtheil ist das Verhältniss der intermediären Zellen ähnlich wie beim Mittelkopf. Der dreieckige Zwischenraum zwischen dem Medullarrohr, der oberen Darmwand und dem Hornblatt wird durch einen prismatischen Zellenstrang eingenommen, dessen untere Kante dem Axenstrang sich anlegt, während die obere mit dem Zwischenstrang sich verbindet. Die äussere Kante des Prisma spaltet sich in eine sehr dünne obere Seitenplatte, deren Zellen verschiedentlich mit dem oberen Gränzblatt zusammenhängen, und die schliesslich im Grund der Gränzzinne ganz in dieses übergeht, und in eine bedeutend dickere, mehrfach geschichtete untere Platte, deren Betheiligung an der Bildung der Wand des Vorderdarmes und des Herzens wir früher geschildert haben (taf. VII, I, 3 u. 4). Der Umstand, dass auch aus der untern Platte nur quergestreifte Muskeln hervorgehen, rechtfertigt die, in der ganzen bisherigen Darstellung angenommene Deutung derselben als eines Theiles der animalen Muskelplatte.

Wir gehen nun über zur Betrachtung der Querzonen des Rumpfes. Die drei schon früher erwähnten Abtheilungen, welche sich zur Zeit unterscheiden lassen, sind: der vorderste, nach abwärts gebogene Theil, die Zone der Stammbeuge, deren Ausdehnung durch zwei Reihen von Urwirbeln (je 6 bis 10 an der Zahl) bezeichnet wird. Auf die Stammbeuge folgt die Abtheilung, die nach oben convex ist, die Dorsalschwelle, in deren Bereich die Medullarplatte geöffnet ist, und die Form einer langgestreckten Spindel zeigt. Hinter der Dorsalschwelle kommt ein Abschnitt, den wir vorläufig den Endabschnitt heissen. Derselbe dacht sich allmählig gegen die hintere Gränzzinne ab. Vorn zeigt er eine scharf gezeichnete Primitivrinne, die sich im hinteren Ende verbreitert und allmählig verliert. — Von den drei Abschnitten des Rumpfes ist der mittlere in der Regel der längste, der hintere der kürzeste. Es handelt sich nun darum, die spätere Bedeutung der drei Abschnitte wenigstens annähernd zu fixiren.

Ich habe bei sechs Embryonen, welche dem Ende des 5. Stadiums angehörten, die verschiedenen Längen gemessen und gebe in der folgenden, kleinen Tabelle die Zusammenstellung:

	Totale Länge.	Länge des Kopfes.	Länge der fertigen Urwirbelsäule.	Länge der Dorsalschwelle.	Länge des Endabschnittes.
Nr. 1. 5 Urwirbel	3,3 mm.	1,1 mm.	0,65 mm.	1,0 mm.	0,55 mm.
Nr. 2. 6 „	3,7 „	1,15 „	0,7 „	0,95 „	0,9 „
Nr. 3. 10 „	3,80 „	1,15 „	0,85 „	1,1 „	0,7 „
Nr. 4. 8 „	3,55 „	1,30 „	0,85 „	1,1 „	0,6 „
Nr. 5. 8 „	4,0 „	1,3 „	0,95 „	1,1 „	0,65 „
Nr. 6. 9 „	4,4 „	1,4 „	1,0 „	1,0 „	1,0 „
Mittel abs.	3,86 mm.	1,23 mm.	0,84 mm.	1,04 mm.	0,74 mm.
Mittel procent. Totale Länge = 100	100 ‰	32 ‰	22 ‰	27 ‰	19 ‰
Rumpflänge = 100	—	47 ‰	32 ‰	40 ‰	28 ‰

Wie man sieht, variiren hauptsächlich die Zahlen der letzten Colonne, die auch in der Messung die unsichersten sind, weil das hintere Ende des Embryo zu der Zeit meistens einer scharfen Messung sich entzieht. Beim Embryo Nr. 6, bei welchem das hintere Ende sehr wohl ausgebildet war, ergab sich, dass von den drei zur Zeit unterscheidbaren Abtheilungen des Rumpfes jede ziemlich genau ein Dritteltheil der Gesamtlänge einnahm.

Um einen gewissen Anhaltspunkt zur Beurtheilung zu gewinnen, vergleichen wir mit den mitge-

theilten Zahlen diejenigen, welche sich für die relative Länge der Axenabschnitte beim ausgewachsenen Thiere ergeben. Ich habe an drei Skeletten die Länge der einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule gemessen. Das erste gehörte einem grossen Hahn, dessen Wirbelsäule (gestreckt gedacht) vom 1. Halswirbel bis zur Schwanzspitze 410 mm lang war, Nr. 2 gehörte einem erwachsenen Huhn an, mit einer Gesamtlänge der Wirbelsäule von 346 mm, Nr. 3 einem jungen Huhn von nur 191 mm Wirbelsäulenlänge.

	Halstheil	Dorsaltheil.	Lumbosacral- theil.	Caudaltheil.
Hahn	46,3 $\frac{0}{0}$	16,4 $\frac{0}{0}$	21,5 $\frac{0}{0}$	15,8 $\frac{0}{0}$
altes Huhn	46,1 „	16,5 „	22,5 „	13,0 „
junges Huhn	45,2 „	18,3 „	24,5 „	12,0 „

Die Zahlen stimmen trotz der verschiedenen, absoluten Totallängen unter einander gut überein, besonders wenn man die leicht möglichen Fehler der Messung berücksichtigt. Es ist nun klar, dass wir diese Zahlen nicht im Einzelnen auf die embryonalen Verhältnisse übertragen dürfen, da ja das Wachstum nicht in allen Abschnitten gleichmässig erfolgt. Für die Beurtheilung der grösseren Zonendisposition mag indess der Zahlenvergleich erlaubt sein, und wir gelangen bei dessen Durchführung zum Ergebniss, dass von der spindelförmigen Anschwellung der Medullarplatte der vordere Abschnitt (etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$) den hinteren Theil des Halsmarkes liefern muss. Der übrige Theil liefert das Dorsalmark, und dieses erstreckt sich möglicher Weise noch über die Spindel hinaus nach rückwärts. Der Lumbosacraltheil aber fällt jedenfalls ganz und gar hinter die Spindel in den Endabschnitt, in welchem die Scheidung der Medullarplatte sowie die der Zonen überhaupt noch sehr unvollkommen ist.

Es ist deshalb wichtig sich über die spätere Bedeutung der einzelnen Querzonen des Rumpfes Rechenschaft zu geben, weil eine jede dieser Zonen jetzt schon gewisse Eigenthümlichkeiten der Gliederung besitzt, welche der späteren, besonderen Art der Entwicklung zu Grunde liegen. Wohl ist die allgemeine Organisation des Rumpfes allenthalben dieselbe, allein im Einzelnen unterscheidet sich jeder Querschnitt vom Vorhergehenden sowohl, als vom Nachfolgenden durch den Grad der Gliederung und durch die verschiedene quantitative Ausbildung seiner Elemente.

Zone der Stammbeuge oder vordere Halszone. Die Zone characterisirt sich, wie wir oben sahen, einestheils durch ihre concave Biegung, andernteils durch das Vorhandensein von Urwirbeln. Das Medullarrohr ist zu Ende der Periode in ihrem Bereich geschlossen, und bildet einen, nahezu kreisrunden Cylinder von 0,1 bis 0,12 mm Dm. Seine Wand ist überall gleich dick und nach unten durch eine scharfe Contour von der Chorda dorsalis getrennt, letztere haftet ihr indess unmittelbar an, und ebenso auch dem unterliegenden Darmdrüsenblatt.

Jederseits vom Medullarrohr zeigen sich die Urwirbel als abgeplattete Körper, deren Höhe etwa $\frac{2}{3}$ von der Breite und der Länge beträgt (etwa 0,06 auf 0,1 mm). In der Flächenansicht viereckig, erscheinen sie auf dem senkrechten Durchschnitt eher prismatisch von Gestalt (taf. VII. fig. 1, 6 u. 7). Ihre innere Wand, welche vom Medullarrohr durch einen hellen Zwischenraum getrennt ist, ist etwas concav. Die untere innere Kante hängt durch einige Zellenfortsätze mit der Chorda dorsalis zusammen, die obere innere Kante mit dem Zwischenstrang. Obere und untere Wand erscheinen leicht convex, und convergiren nach Aussen, so dass sie hier in eine gemeinsame Kante auslaufen. Diese schliesst sich unmittelbar an die Seitenplatten an, welche deutlich getrennt sind, und von denen die obere, dünnere am

Grund der seichten Gränzrinne mit dem oberen Gränzblatt sich verbindet. — Die Rinde der Urwirbel besteht aus spindelförmigen Zellen, die mit ihrem einen Ende dem Centrum sich zukehren, während das andere frei nach Aussen vortritt. Die vortretenden Zellenspitzen vermitteln die mehrfach besprochenen Verbindungen mit dem oberen Gränzblatt und mit dem Darmdrüsenblatt. Im Innern enthält jeder Urwirbel einen Kern von rundlichen Zellen, der indess ziemlich gering von Volum ist. Der radiär streifige Character der Rinde ist an der oberen und an der inneren Wand des Urwirbels am schärfsten ausgebildet, weniger an der unteren. Einen streifigen Character zeigt auch die untere Seitenplatte, wenigstens gilt dies vom vordersten Theil, welcher durch grössere Dicke sich auszeichnet; nach hinten wird die Seitenplatte dünn, und verliert den streifigen Character. Zwischen der äusseren Kante der Urwirbel, der unteren Seitenplatte und dem Darmdrüsenblatt bleibt ein spaltförmiger Zwischenraum, in welchem man bald ein dünnwandiges Gefässrohr, die Anlage der Aorta descendens auftreten sieht.

Von den beiden Gränzblättern ist das untere dünn und einschichtig. Das obere Gränzblatt ist in seinem inneren Theil dick (c. 20 μ), und es verjüngt sich allmählig bis zur Gränzrinne, auch sind in seinem inneren Theil die Zellen so angeordnet, dass sie durch verschränkte Stellung der Zellkörper zwei übereinander liegende Schichten bilden. Der Abstand zwischen beiden Gränzblättern ist gering, am stärksten in der Mittelebene, wo er der Dicke des Medullarrohres nebst der Chorda dorsalis gleich kommt. Etwas geringer ist er im äusseren Bereich der Stammzone, von da nimmt er gegen die Gränzrinne mehr und mehr ab, und es kommen in ihr die beiden Blätter beinahe zur Berührung. In der Aussenzone weichen sie wiederum mehr auseinander, und es tritt zwischen ihnen das Gefässblatt auf, von dessen Geschichte wir unten reden werden.

Anfangstheil der Dorsalschwelle, oder hintere Halszone. In der Höhe der untersten Urwirbel, oder unmittelbar nach hinten von diesen öffnet sich das Medullarrohr in der früher besprochenen Weise, dabei wird auch die Zwischenrinne weiter und rückt zur Seite. Die Urwirbelplatten, welche auf der Flächenansicht als zwei dunkle, körnige Streifen sich darstellen, werden vom Medullarrohr und von der Zwischenrinne überlagert, und obwohl ihre wirkliche Breite von vorn nach hinten eher zu als abnimmt, so wird der von oben sichtbare Theil zusehends schmaler, und schwindet auf der Höhe der Schwelle vollständig. Auf dem senkrechten Durchschnitt erkeant man, dass die Abgliederung der Urwirbelplatten von den Seitenplatten in eben dem Maasse unvollständiger wird, als sie der Höhe der Schwelle sich nähern. Ebenso verliert sich allmählig der streifige Character der Rindenschicht.

Der Querschnitt der Urwirbelplatten zeigt sich als ein langgezogenes Viereck, dessen obere Seite gebrochen erscheint. Diese obere, gebrochene Seite ist die längste, ihr äusserer Theil ist der Zwischenrinne, ihr innerer der Medullarplatte zugekehrt. Die innere Seite des Vierecks liegt dem Axenstreif an, mit welchem sie noch einzelne Verbindungen unterhält, die untere sieht gegen das Darmdrüsenblatt, die äussere, schmäle endlich vermittelt die Verbindung mit den Seitenplatten (taf. VII, I, S u. II, 1.). Bei der Aufrichtung der Medullarplatte findet eine Verschiebung der Urwirbelplatte in dem Sinn statt, dass nunmehr ihre innere Seite nach unten sich kehrt, der innere Theil der oberen Seite wendet sich nach einwärts, der äussere Theil nach oben. Die beiden Abschnitte der oberen Wand, sowie die innere Wand bilden bei der Abgliederung des Urwirbels die streifige Rinde, welche wie eine Spange von innen her den ungestreiften Kern umfasst. Mit letzterem, sowie mit der unteren Wand stehen die Seitenplatten in Verbindung.

Auf der Höhe der Schwelle lässt sich eine Gränze der Urwirbelplatten nicht mehr festhalten. Dieselben gehen nach Innen ohne scharfe Gränze in den, hier sehr mächtigen Axenstrang über; nach

Aussen schwindet die Abgränzung vom parietalen Theil der Muskelplatten gleichfalls, und selbst nach oben und nach unten werden die Verbindungen mit den anstossenden Gränzblättern weit zahlreicher (taf. VII, I, 9 u. 10 und II, 2 u. 3).

Von besonderer Bedeutung wird im Bereich der Dorsalschwelle die Primitivrinne und ihr Verhältniss zum Axenstrang. Im ganzen Kopftheil des Embryo ist, wie wir früher sahen, der Axenstrang nur schwach entwickelt, er geht bei fortschreitender Entwicklung grösstentheils in die Chorda dorsalis über, und liefert verhältnissmässig nur wenig Material an die seitlich sich entwickelnden Theile ab. Dasselbe gilt auch vom oberen Halstheil. Im unteren Halstheil dagegen gewinnt der Axenstrang mehr und mehr an Entwicklung, so dass er schliesslich eine hohe und breite Anschwellung bildet, deren Querschnitt wohl 10 — 15 mal grösser ist, als der des analogen Gebildes in den vorderen Körperabschnitten. Diese Vergrösserung des Axenstranges giebt sich auch für die Flächenbetrachtung kund in jenem dunkeln Schatten, der gewöhnlich als Chordaanschwellung beschrieben wird.

Gleichzeitig mit dem Volum des Axenstranges ändert sich auch sein Verhältniss zur Medullarplatte. Im Kopftheil und oberen Halstheil hängen zwar Medullarrohr und Axenstrang mit einander zusammen, allein die Gränze der beiden Gebilde wird durch eine scharfe Contour bezeichnet, und es erscheint die Wand des Medullarrohres nach vollendetem Schluss unten gleich dick, wie an den Seiten. In der Dorsalschwelle dagegen schwindet die Abgränzung der Medullarplatte vom Axenstrang, die untere Gränzlinie von jener erleidet in der Mitte eine Unterbrechung, und man sieht die centralen Zellen aus der Medullarplatte in den unterliegenden Axenstrang herein treten, und hier nach beiden Seiten sich ausbreiten. Die mechanische Bedeutung des Verhältnisses ist die, dass der Boden der Primitivrinne an seiner unteren, am meisten gespannten Fläche der Länge nach aufschlitzt, und dass nun die Zellen aus ihm in die tiefer liegenden, minder gespannten Schichten sich hinein ergiessen. Dabei ändern sich, den veränderten Spannungsverhältnissen gemäss, auch ihre Formen. Aus langgestreckten, dünnen werden sie zu kurzen, dicken Spindeln, oder sie nehmen selbst rundliche Formen an (taf. VII, fig. I, 8, 9, 10 u. fig. II, 1, 2, 3). Ein Theil der Vergrösserung, welche der Axenstrang im Bereich der Dorsalschwelle erfährt, fällt also auf Rechnung der Beimengung reichlicher Bestandtheile aus dem Axentheile der Medullarplatte. Dem entsprechend zeigt sich nach vollendetem Schluss im Dorsal- und Lendentheil die Wand des Medullarrohres nicht überall gleich dick, sondern an der unteren Seite weit dünner, als an der äusseren.

Dem verdickten Axenstrang fügt sich jederseits die vereinigte Muskelplatte als ein langer, flügelartiger Anhang an (taf. VII, I, 8 u. 9 und II, 12), ihr äusseres Ende verbindet sich mit dem oberen Gränzblatt etwas jenseits der Gränzrinne. Noch weiter sieht man statt einer vereinigten Muskelplatte zwei getrennte Platten, von welchen die obere vom oberen, die untere vom unteren Theil des Axenstranges abgeht. Zwischen beide schiebt sich ein Keil ein, welcher aus dem mittleren Theil des Axenstranges hervortritt, wir wollen diesen den seitlichen Axenfortsatz nennen.

Im Bereich der gesammten Stammschwelle entfernt sich das untere Gränzblatt mehr und mehr vom oberen, der Abstand beider wird auf der Höhe der Schwelle nahezu doppelt so gross, als im vorderen Halstheil.

Es bleibt uns übrig, noch von der hinteren Abdachung der Rückenschwelle und von dem an sie sich anschliessenden, hinteren Ende des Keimes zu reden. — Im abfallenden Theil der Rückenschwelle tritt die Primitivrinne, die auf der Höhe geschwunden war, wieder scharf hervor, es kann, bei der gleichzeitigen Hebung der Ränder der Medullarplatte, diese die Gestalt einer dreigetheilten Längsrinne gewinnen, im Uebrigen zeigt sich auch hier der Boden der Primitivrinne mit dem Axenstrang verbunden und dieser mit den Muskelplatten.

Im hintersten Abschnitt der Keimzone endlich werden alle Theile dünner, die Abgränzung der Medullarplatte wird immer unbestimmter, die Primitivrinne wird breiter und seichter, und sie verliert sich schliesslich ohne scharfe Gränze. Dem oberen Gränzblatt hängt eine von vorn nach rückwärts schmaler werdende Platte an, die den Axenstrang nebst der oberen Muskelplatte repräsentirt. In dem allmählig schmaler werdenden Zwischenraum zwischen oberem und unterem Gränzblatt liegt das Gefässblatt mit reichlich eingestreuten Blutinseln.

Entwicklung des Nebenkeimes und des Gefässblattes.

In das Ende des 3., sowie in das 4. und 5. Stadium fallen die Scheidung des Gefässhofes, die Bildung der ersten Gefässröhren und diejenige des Blutes. — Es wurde früher (pag. 75 u. 76) die Geschichte des Keimwalles verfolgt bis zu dem Moment, da eine, von einem archiblastischen Zellengerüst durchzogene Platte weissen Dotters vom oberen Keimblatt als innerer Keimwall sich ablöst. Es wurden ferner die verschiedenen Veränderungen der weissen Dotterzellen geschildert und gezeigt, dass ein Theil derselben in Folge weitgehenden Kernzerfalles sich auflöst, während bei anderen eine progressive Metamorphose durch das Auftreten körnigen Protoplasmas um die Kerne herum sich einleitet.

Der abgelöste Keimwall bildet mancherlei Falten, welche wulstig nach unten vorspringen. Die Zwischenräume zwischen denselben erscheinen in der Flächenansicht als netzförmig verbundene, helle Linien von unregelmässiger Umgränzung. Dieselben sind von den älteren Embryologen vielfach als die ersten wandungslosen Ursprünge der Blutgefässe gedeutet worden.¹⁾

Der Umkreis, in welchem der innere Keimwall sich gelöst hat, bezeichnet die Gränzlinien des Gefässhofes. Schon zu Ende des 3. Stadiums ist dieser bei der Flächenansicht als ein schmaler Saum (von etwa 0,4 bis 0,8 mm. Breite) wahrzunehmen, in den nachfolgenden Stadien nimmt seine Breite rasch zu. Er characterisirt sich vor dem umgebenden Dotterhof durch die etwas grössere Undurchsichtigkeit und durch die eben erwähnte, netzförmige Zeichnung. Im Verlauf des 4. und des 5. Stadiums fängt er an, sich zu färben. Anfangs wird eine sehr diffuse, hellgelbrothe Zeichnung in ihm sichtbar, die später schärfer sich abgränzt, und zugleich an Sättigung zunimmt. Man sieht nun, dass die gefärbte Substanz in rundlichen, oder verzweigten Flecke auftritt. Dieselben sind im inneren Theil des Gefässhofes nur klein und stehen vereinzelt, nach Aussen nimmt ihre Menge und ihre Mächtigkeit zu, und sie verbinden sich an der Peripherie des Gefässhofes zu netzförmig-zusammenhängenden Massen. Diese gefärbten Substanzanhäufungen sind das, was Wolff und Pander als Blutinseln bezeichnet haben, ein Name, den wir beibehalten werden. Mit Unrecht haben später v. Baer und Remak die selbstständige Bedeutung der Blutinseln geleugnet²⁾, und sie als blose Folgen der sistirten Circulation gedeutet. Sie sind vorhanden, ehe die Circulation begonnen hat, ja ihre erste Bildung pflegt selbst in die Zeit vor der Anlage des Herzens zu fallen. Zeitpunkt und Grad der Färbung variiren übrigens innerhalb gewisser Gränzen. Ich habe wiederholt Embryonen aus dem 6. Stadium vor mir gehabt, bei welchen der Gefässhof noch fast ganz farblos erschien, während in anderen Fällen eine sehr auffallende Färbung schon im 4.

¹⁾ Man vergl. z. B. die Schilderung Panders p. 13 der deutschen Ausgabe und v. Baer l. c. I, 31.

²⁾ v. Baer l. c. II, 129 und Remak l. c. 23.

Stadium da war. Vor Allem hat die Bebrütungstemperatur hierauf Einfluss, niedrige Bebrütungstemperatur hält die Entwicklung der Blutfärbung zurück, hohe beschleunigt sie.

Ausser im eigentlichen Gefässhof treten einzelne Blutinseln auch noch im durchsichtigen Fruchthofe auf; hier aber beschränkt sich ihr Vorkommen auf den hinteren Abschnitt, oder, genauer ausgedrückt, auf denjenigen Theil, der durch nachträgliche Aufhellung des Keimwalles zur ursprünglich vorhandenen *Area pellucida* hinzugekommen ist (taf. XII, fig. 18 u. 19). Von den innerhalb des Fruchthofes liegenden Blutinseln sind die vordersten die kleinsten, nach hinten nimmt ihre Grösse zu. Zwischen den Blutinseln treten sowohl im inneren Keimwall, als im Fruchthof dünnere Stränge zusammenhängender, kernhaltiger Zellen auf, welche die Blutinseln unter einander verbinden, sie besitzen gleichfalls eine schwache, gelbliche Färbung. Wie wir bald nachweisen werden, so sind diese Stränge die ersten Anlagen der endothelialen Gefässröhren.

Das eigenthümliche Verhältniss, dass die Blutinseln und die ersten Gefässanlagen nur da auftreten, wo weisser Dotter dem Keim einverleibt worden ist, lässt bereits eine Beziehung zwischen der einen und der anderen Bildung vermuthen. Direct kann man zeigen, dass wirklich Gefäss- und Blutanlagen aus den weissen Dotterelementen hervorgehen.

Zu der Zeit, da der innere Keimwall sich gelöst hat, hat in ihm die Menge der weissen Kugeln mit moleculären Kernzerfall sehr abgenommen, es finden sich solche höchstens noch vereinzelt, wogegen sie im äusseren Keimwall und besonders in dessen Rand reichlich vorhanden sind. Ihre Anhäufung dahier erzeugt das bekannte, schon früher erörterte Bild der weissen Halonen. Die weissen Kugeln des inneren Keimwalles sind meistens von mittlerer Grösse (25—50 μ m), sie erscheinen stärker lichtbrechend, als in früheren Entwicklungsstadien, und ein grosser Theil derselben enthält im Innern körnige Protoplasmaklumpen. Das Verhältniss der Protoplasmaklumpen zur ganzen Kugel ist ein wechselndes ¹⁾, folgende Formen kommen neben einander vor (taf. X, fig. IV a):

1) Weisse Kugeln, welche gar kein körniges Protoplasma, sondern in ihrem durchsichtigen Innern nur einige stark lichtbrechende Kerne enthalten. 2) Kugeln, welche neben einer überwiegenden Menge von durchsichtiger Substanz einen kleinen Protoplasmahaufen umschliessen; neben diesen können noch nackte (d. h. von Protoplasma nicht umhüllte) dunkle Kerne vorhanden sein, oder es können diese fehlen. 3) Findet man solche weisse Kugeln, in denen die Protoplasmamasse über die durchsichtige Substanz überwiegt, oder in denen die letztere vollständig geschwunden ist, so dass der Binnenraum der umgebenden Hülle von der körnigen Masse völlig ausgefüllt wird.

Stets umschliesst das in der Kugel enthaltende Protoplasma Kerne und zwar meistens deren mehrere. Von den nackten Kerne unterscheiden sie sich dadurch, dass ihre Gränzcontouren weit minder scharf hervortreten, in der Regel sieht man aus ihnen die vielfach erwähnten dunklen Kernkörperchen durchschimmern. Wo mehrere Kerne vom Protoplasma umschlossen sind, da zerfällt dieses in einzelne aneinander haftende runde Ballen, deren jeder einen Kern umschliesst. Es können demgemäss innerhalb einer weissen Mutterzelle ganze Conglomerate von Tochterzellen enthalten sein, deren jede aus einem kernhaltigen, einer eigenen Membran entbehrenden Protoplasmaklumpen besteht. Solche Conglo-

¹⁾ Obige Schilderung der sich metamorphosirenden weissen Elemente bezieht sich selbstverständlich auf solche Präparate, bei welchen die Elemente isolirt wurden. Als Untersuchungsflüssigkeit diente entweder Jodserum, oder, wo es auf Beurtheilung der Färbung ankam, eine 5% Lösung von phosphors. Natron, oder eine sehr schwache Kalilösung (letztere nach der Empfehlung Remak's).

merate besitzen ihrer Zusammensetzung gemäss eine höckerige Oberfläche, sie können selbst etwas verästelte Figuren bilden. — Weiterhin kann durch diese inneliegenden Zellenhaufen die Form der Gesamtkugel modificirt werden. Indem nämlich die Wand der Kugel an bestimmten Stellen vorgetrieben wird, nimmt diese eine unregelmässig kolbige Gestalt an.

Von der eben beschriebenen Form modificirter weisser Elemente ist ein kleiner Schritt zu anderweitigen Bildungen, welche gleichfalls in dem sich entwickelnden Gefässhof getroffen werden. Es sind dies verästelte, oder mit kolbigen Auswüchsen versehene Körper, welche zum Theil höchst unregelmässige Formen besitzen (fig. IV, b). Sie bestehen gleichfalls aus Conglomeraten von Zellen, durch deren feinkörnige Körper man in gewissen Abständen die Kerne durchschimmern sieht. Eine gemeinsame, scharfe Gränzecontour umgiebt jeweilen ein solches Conglomerat, und diese scharfe Umgränzung neben der eigenthümlichen Form giebt den fraglichen Gebilden einen Character, der oft lebhaft an denjenigen von gewissen Pilzformen erinnert.¹⁾ Neben Körpern, die nur aus zwei oder drei Zellen bestehen, finden sich grössere, die aus einer weit bedeutenderen Zahl von Elementen zusammengesetzt sind. Es sind die geschilderten Körper identisch mit den Zellenhaufen, die wir soeben als Inhalt weisser Dotterelemente kennen gelernt haben, und, soweit ich die Sache verfolgen kann, so besitzen sie sogar noch die ursprüngliche Hülle, welche sich nach der vollständigen Consumption der durchsichtigen Inhaltsmasse dem protoplasmatischen Gebilde innig anschliesst, das in jener entstanden ist.

Die Protoplasmanmasse, welche im Innern der weissen Dotterkugeln des Keimwalles sich entwickelt, zeigt sehr frühzeitig eine gelbliche Färbung. Anfangs ist die Färbung blass, später wird sie gesättigter. — Wo nun eine weisse Kugel einen bedeutenderen Haufen von körnigen Zellen in sich entwickelt, oder wo mehrere solcher Haufen zusammenstossen, da ergiebt sich die Bildung eines röthlichen Fleckens oder einer Blutinsel. Die Blutinseln zeigen sich bei ihrem ersten Auftreten von einer Hülle umgeben, die später schwindet, wenn die Blutinsel in ihre Elemente zerfällt.²⁾ Es sind die Blutinseln nicht die einzigen gefärbten Theile, auch die minder compacten Zellenstränge, die wir oben als Gefässanlagen bezeichnet haben, zeigen eine gelbliche Färbung, ja eine solche ist an den Wandungen der sich bildenden Gefässe selbst dann noch erkennbar, wenn diese bereits angefangen haben, hohl zu werden.

Die Zellenconglomerate, deren Entstehung in den weissen Dotterkugeln wir oben geschildert haben, verlieren weiterhin ihre Hülle, und sie ordnen sich nunmehr zu Netzen zusammen. Diese Aneinanderreihung nimmt ihren Anfang in den oberflächlichen Schichten des Keimwalles. — Währenddem der innere Theil des letzteren vom oberen Gränzblatt sich trennt, scheidet sich von seiner oberen Fläche eine Platte ab, welche aus gefässbildenden Zellen mit eingestreuten Blutinseln besteht. Diese Platte verdient

¹⁾ Aehnliche Körper kleinerer Art scheint Remak als Inhalt der Blutgefässe gesehen zu haben, l. c. p. 21 heisst es: die gefärbten Zellen zeigen schon innerhalb der Gefässe, während sie sich in den breiten Blutströmen durch die Kraft des Herzens bewegen, die verschiedensten Gestalten. Nur wenige sind ganz rund, die meisten länglich, und manche, namentlich am Schlusse des zweiten Tages wurstförmig, die letzteren sind zuweilen mehr als doppelt so lang, als die Mehrzahl der Blutzellen.“

²⁾ Remak kannte bereits die Umhüllung der Blutinseln, sie war ihm indess etwas unbequem, und er deutete sie als Fibrinausscheidung, da er die Blutinseln selbst für secundär entstandene Gerinnsel hielt, l. c. p. 23.

mit vollem Recht den Pander'schen Namen des Gefässblattes, denn sie wird zunächst ganz und gar zu Gefässröhren und zu Blutzellen.¹⁾

Das Gefässblatt besteht bei seiner ersten Lösung aus eckigen Zellen mit kurzen Ausläufern und mit dunkeln, glänzenden Kernen. Wie schon oben erwähnt wurde, so besitzen seine Elemente eine gelbliche Färbung. Es ist von durchaus unregelmässiger Dicke, da stellenweise seine Elemente etwas dichter sich zusammengedrängen, stellenweise wieder aus einander weichen. Nach abwärts hängt es mit dem Keimwall zusammen, indem reichliche, gleichfalls aus Zellen bestehende Fortsätze in diesen sich einsenken. Mit dem oberen Gränzblatte ist von Anfang an keine Verbindung vorhanden, dagegen stellt sich ziemlich frühzeitig eine solche dadurch ein, dass einzelne Ausläufer der Platte nach oben abgehen, und an jenes sich anlegen. Es bildet sich, dem Gesagten zu Folge, ein Lückensystem über, ein anderes unter dem Gefässblatt; beide Lückensysteme sind aber keineswegs von einander abgeschlossen, vielmehr communiciren sie reichlich mit einander. Stellenweise zeigt das Gefässblatt knotige Auftreibungen durch eingelagerte Blutinseln. Diese sind in den zuerst entstehenden Theilen des Gefässblattes nur klein, sie erreichen eine erheblichere Entwicklung, in den, erst später sich lösenden äusseren und hinteren Abschnitten des Gefässblattes.

Das Gefässblatt tritt am inneren Rand der Area opaca mit den Muskelplatten in Verbindung. Im Bereich der hinteren Kopf- und der vorderen Rumpfzone nehmen die Muskelplatten beim Uebergang auf den Keimwall zunächst einzelne Nester weisser Zellen in sich auf, weiterhin legt sich ihr äusserer Rand dem Gefässblatt innig an, so dass sie beide nur eins zu sein scheinen. Abgesehen von der verschiedenen Beschaffenheit der zusammensetzenden Zellen zeigt schon in früher Zeit die wechselnde Dicke die Gränze beider Bildungen an. Die Muskelplatten verjüngen sich allmählig von Innen nach Aussen. Von der Stelle ab, wo sie mit dem Gefässblatt zusammentreffen, wird die Schicht dicker, und zugleich zeigen sich an ihr jene stellenweisen Anschwellungen, von denen soeben die Rede war. — In etwas späterer Zeit erkennt man leicht, dass der äussere Rand der unteren Muskelplatte der oberen Fläche des Gefässblattes sich auflagert, indem er dabei allmählig sich zuspitzt. Im hinteren Abschnitt der Rumpfzone, allwo die vereinigte Muskelplatte Anfangs ganz dem oberen Gränzblatt anhaftet, ist die Unabhängigkeit des Gefässblattes von der unteren Muskelplatte noch weit augenfälliger.

Die Lösung des Gefässblattes vom Keimwalle fällt zum Theil noch in das 3. Stadium, dagegen nimmt die Bildung eigentlicher Gefässröhren erst im 4. ihren Anfang. Sie äussert sich dadurch, dass in den Zellenbalken des Gefässblattes einzelne Lumina sichtbar werden, die, nachdem sie einmal aufgetreten sind, rasch sich erweitern. Es bildet sich ein Röhrennetz, welches zunächst der oberen Fläche des inneren Keimwalles innig anliegt. Wie die Gefässröhren sich bilden, das ist hier, ebenso wie anderwärts, schwer zu sagen. Soviel ist sicher, dass zuerst compacte Zellenstränge da sind, in deren Innerem dann durch Auseinanderweichen der Zellen ein enges Lumen auftritt. Noch besitzen Anfangs die, das Lumen umgränzenden Zellen dicke, kurze Formen, die Gefässwand ist relativ und absolut dicker als später. Indem alsdann das Gefässlumen rasch sich erweitert, werden die Zellen, die die Wand bilden, schlanker; ihre Kerne platten sich ab, und ihr körniges Protoplasma schwindet. Es scheint mir nichts dafür zu sprechen, dass die Zellen gleich von Anfang an ein geschlossenes Mosaik um das sich bildende Rohr herum bilden, die Beobachtungen, die ich an der Area pellucida gemacht habe, lassen mich eher vermuthen, dass

¹⁾ In meiner ersten, in M. Schultze's Archiv abgedruckten Neuenburger-Mittheilung hatte ich diese Schicht hämogene Membran genannt, eine Bezeichnung, die ich als überflüssig wieder fallen lasse.

das sich bildende Rohr zuerst von einem durchbrochenen Netz von Zellenausläufern umgeben ist, und dass der eigentliche Abschluss erst später erfolgt. — Mag dem sein, wie ihm will, eine Thatsache von grösster Bedeutung tritt uns mit völliger Schärfe entgegen, nämlich die, dass die Gefässröhren zuerst in der Area opaea auftreten, und dass sie da sind, ehe das Herz sich bildet, dass sie mit anderen Worten völlig unabhängig von der Circulation entstehen.

Haben sich einmal die Gefässröhren der Area vasculosa gebildet, so sieht man die Blutinseln in deren Wand, meistens in der oberen, eingeschlossen. Dieselben sind zu der Zeit noch völlig scharf umsäumt, sei es dass sie noch ihre erste Hülle behalten haben, sei es dass die Gefässzellen eine secundäre Membran um sie herum gebildet haben.

Von den Gefässanlagen der Area vasculosa aus treten nunmehr Fortsätze nach einwärts in den Fruchthof und in den Keim selbst ein. Diese Fortsätze sind, wie die ursprünglichen Anlagen des Gefässhofes, solide, dünne Stränge von eckigen, oder von spindelförmigen Zellen, und sie ordnen sich unter einander zu Netzen zusammen. In derselben Richtung, in der sie entstehen, beginnen sie eine Höhlung zu entwickeln. Zu Ende des 4. oder im Beginn des 5. Stadiums sieht man bei der Flächenansicht der gereinigten Keimscheibe alle Formen der Gefässanlagen neben einander (taf. VIII, fig. V). Dem Keime am nächsten finden sich solide, aus Spindelzellen gebildete Fäden von nur $4-5 \mu$ Dm., weiter nach Aussen enge Röhren, deren blind zugespitztes Ende in jene Fäden sich fortsetzt, am Rande des Fruchthofes weite Gefässe mit nur engen, rundlichen Maschenräumen; im hinteren Abschnitt der Area pellucida endlich erscheinen netzförmig verbundene Zellenstränge, in deren Knotenpunkten grössere Klumpen gefärbter Zellen eingelagert sind.¹⁾

Als solide, netzförmig untereinander sich verbindende Zellenstränge treten die ersten Gefässanlagen schliesslich in den Körper des Embryo ein, und zwar ist in erster Linie die vorgeschriebene Bahn der Zwischenraum zwischen der unteren Muskelplatte und dem Darmdrüsenblatt. Etwas später erst treten Gefässanlagen auch längs des oberen Gränzblattes zum Keime hin, und dringen bis zu den Räumen vor, die für die ersten Körpervenien reservirt sind.

Der Eintritt der Gefässanlagen in den Embryo geschieht nicht von allen Seiten her in gleichmässiger Weise. Im vorderen Theil des Fruchthofes findet sich eine Strecke, welche von den Gefässanlagen gar nicht überschritten wird, es ist dies der mittlere Theil der vorderen Aussenzone. Hier bildet sich auch niemals eine Muskelplatte. Es besteht dieser Abschnitt der Keimscheibe nur aus zwei dünnen Blättern, die überdies später mit einander verwachsen. Auch in den Seitentheilen der vorderen Aussenzone sind die Gefässanlagen, welche vom Rande her eintreten, Anfangs nur sehr sparsam; hinter der vorderen Keimfalte dagegen nehmen sie an Entwicklung zu.

Längs der Parietalhöhle tritt eine doppelte Schicht von Gefässanlagen gegen den Embryo, eine schwache obere folgt dem oberen Gränzblatt, und breitet sich an dessen unterer Fläche aus. Die weit ent-

¹⁾ Im verflossenen Jahr hat Afanasieff Beobachtungen über die Gefässanlagen im Fruchthof des Hühnerembryo und über die Blutinseln veröffentlicht, mit deren tatsächlichen Inhalt ich, wie man sehen wird, im Wesentlichen übereinstimme. Dadurch, dass Afanasieff nur die Flächenansicht studirte, und diese auch erst in einer ziemlich vorgrückten Zeit, sind ihm die ersten Anfänge entgangen, und er kommt zu etwas complicirten und unbefriedigenden Deutungen. Als Ausgangspunkt der Gefässbildung nimmt er nämlich grosse, helle, von einer Protoplasma wand umhüllte Blasen an, deren Rand nach einwärts Ausläufer treiben soll. Diese Blasen sind aber durchaus nichts Anderes, als die Maschenräume des bereits gebildeten Röhrennetzes, und als solche natürlich keine selbstständigen Bildungen. Durchaus zutreffend ist Afanasieff's Schilderung der Blutinseln und ihrer Beziehung zu den Gefässräumen.

wickeltere tiefe Schicht dagegen verläuft zwischen der unteren Muskelplatte und dem Darmdrüsenblatte. Der Eintritt der tiefen Schicht von Gefässanlagen kann, wie leicht ersichtlich ist, nicht in der ganzen Länge des Kopfes erfolgen. Wir haben bereits gezeigt, dass bei der Abschnürung des Vorderdarmes und des Herzens die untere animale Muskelschicht und das vegetative Blatt längs der Mittellinie eine Continuitätstrennung erfahren haben. Die directe Uebergangsbahn für die Gefässanlagen wird dabei unterbrochen, und, um ihren Weg in den Embryo zu finden, müssen diese durch den jeweiligen noch ungelösten Verbindungstheil eintreten, d. h. durch das hintere Herzende. Die Abschnürung des Herzens rückt von vorn nach hinten vor, dabei werden die eintretenden Gefässanlagen, die Anfangs noch transversal verlaufen, allmählig nach rückwärts geschoben, somit convergiren sie später von vorn und von den Seiten her gegen jene bereits besprochene Lücke, welche den hinteren Zugang zum Herzen darstellt. — Da die Gefässanlagen von beiden Seiten her in das Herz eindringen, so bilden sie zuerst zwei getrennte Röhren (taf. VII, I, 3), welche auch in dem Theil des Herzens, der eine einfache Muskelhöhle hat, eine Zeit lang neben einander liegen, ohne sich mit einander zu verbinden. Von den in das Herz eingetretenen Gefässanlagen schieben sich dann später Fortsätze gegen das vordere Kopfende vor, und dringen in die Hohlräume, welche für die Aorten ausgespart bleiben.

In der Rumpffzone verlaufen die Gefässanlagen transversal nach einwärts bis zu einer im Querschnitt dreieckig erscheinenden Lücke, welche nach Aussen von den Urwirbeln zwischen ihnen, der unteren Seitenplatte und dem Darmdrüsenblatte frei bleibt. Die Zellenstränge, welche in diese Lücke eintreten, verbinden sich in derselben zu einem Längsstrang, der Anlage der Aorta descendens. Es entsteht dies Gefäss nicht mit einem Male, sondern seine Bildung schreitet allmählig von vorn nach rückwärts vor.

Bis zum Schluss des 5. Stadiums hat durch die allmählig fortschreitende Entwicklung des Gefässblattes das embryonale Gefässsystem folgende Organisation gewonnen: das Herz bildet einen weiten Muskelschlauch, der noch im grösseren Theil seiner Länge der Wand des Vorderdarmes breit aufsitzt. Sein Inneres enthält als sehr lose Einlage einen doppelten Endothelialschlauch. Dieser hängt nach hinten je mit einem Büschel von Gefässröhren zusammen, welche vom vorderen Theil des Gefässhofes stammen. Nach vorn setzt sich der Endothelialschlauch des Herzens einestheils in die vorderen aufsteigenden Aorten fort, welche das blinde Ende des Vorderdarmes umkreisen, andernteils aber sendet er Fortsätze ab, welche zwischen Muskelblatt und Epithelialblatt den Darm seitlich umgeben, und nach hinten gleichfalls mit den Aortae descendentes sich verbinden. Letztere steigen vom Kopf nach abwärts durch den Rumpfstheil, und erstrecken sich zu der Zeit bis in den Beginn der Dorsalschwelle; sie hängen beiderseits durch reichliche Seitenzweige mit dem Gefässnetz des Fruchthofes zusammen.

Um Zusammengehöriges nicht allzu sehr zu trennen, schliesse ich sofort die Schilderung der Fortschritte an, welche Gefäss- und Blutentwicklung im nachfolgenden 6. Stadium erfahren. Der wichtigste Fortschritt ist der Eintritt der Herzthätigkeit.

Die rythmischen Contractionen des Herzens beginnen sofort, nachdem dieses zum selbstständigen Schlauch sich gestaltet, und seine endocardiale Einlage erhalten hat. Soweit meine Erfahrungen reichen, so besitzen sie von Anfang an dieselbe Regelmässigkeit der Reihenfolge, wie später. Unregelmässigkeiten

treten durch die Abkühlung ein, die natürlich um so rascher erfolgt, je kleiner der Embryo ist. Ein vollständig sicheres Urtheil über den Rythmus der ersten Herzthätigkeit wird man also bloß abgeben können, wenn man auf Erhaltung der richtigen Temperatur Bedacht genommen hat.

Welches ist nun die Ursache der rythmischen Bewegungen? Meines Erachtens kann man nicht zweifeln, dass sie dieselbe sei im embryonalen, wie im ausgebildeten Herzen. Im ausgebildeten Herzen werden bekanntlich die Ganglienzellen als die Centren angesehen, welche den Antrieb zu der regelmässigen Bewegung geben, und es liegt auch für die allerfrüheste Zeit durchaus kein Grund vor, das Vorhandensein solcher Zellen im embryonalen Herzen zu bezweifeln. Allerdings dürfte es zur Zeit schwer sein, histologische Charactere anzugeben, durch welche sie von den Muskelzellen sich unterscheiden. Bis jetzt ist auch kaum ernstlich darnach gesucht worden.¹⁾

Neben den physiologischen sprechen auch embryologische Motive für das frühe Vorhandensein von Nervenzellen im Herzen. Die Nervenzellen müssen aus einer anderen Anlage als die Muskelzellen stammen. Nun wird ein Eintritt von Zellen anderen Ursprungs in die Muskelwandungen des Herzens dann am ehesten zu erwarten sein, wenn die Abgliederung des Organes von den übrigen Embryonalanlagen in ihren ersten Anfängen ist. Je weiter die Abschnürung des Herzens fortschreitet, um so geringer erscheint die Möglichkeit eines Eintrittes fremder Elemente in dasselbe. — Die nächste Möglichkeit ist nun die, dass die untere Darmwand die Ganglienzellen liefert. Das Herz unterhält Anfangs, wie wir sahen, zahlreiche Verbindungen mit der Darmwand, die Parietalfalten des vegetativen Blattes treten mitten durch die zukünftige Herzhöhle hindurch, und erfahren in ihr ihre Abschnürung. Hierbei können Elemente des vegetativen Blattes der Muskelwand des Herzens sich beimengen, und es ist leicht ersichtlich, dass sie in diejenigen Abschnitte derselben gelangen, von denen später die Bildung der Scheidewand ausgeht. — Soweit würde also die Herleitung der Ganglienzellen leicht sein, nur scheint Eines dabei unbefriedigend: es ist dies der Umstand, dass die nervösen Elemente aus parietalen Abschnitten der Keimscheibe hervorgehen sollen, während sie sonst aus dem Stammgebiet sich entwickeln. Es ist nun noch eine zweite Möglichkeit, dass die Ganglienzellen des Herzens zwar im Stammgebiet des Keimes entstehen, aber durch eine seitliche Verschiebung von ihrer ursprünglichen Bildungsstätte entfernt, und an ihren eigentlichen Bestimmungsort gebracht werden. Die Beobachtung vom Durchschnittspräparaten lässt die Annahme dieser Möglichkeit als durchaus berechtigt erscheinen und ich halte meinerseits aus allgemeinen Gründen diese Annahme auch für die einzig zulässige. Immerhin gebe ich zu, dass es schwer ist, bei der mangelnden morphologischen Differenzirung der Zellen einen entscheidenden Beweis dafür zu liefern.

Wenn das Herz anfängt sich zusammen zu ziehen, so pflegt der endocardiale Schlauch in seinem Inneren noch im grösseren Theil der Länge aus zwei getrennten Hälften zu bestehen, und diese legen sich nur in einer kurzen Strecke aneinander. Der innere Schlauch nimmt dabei einen verhältnissmässig sehr kleinen Theil des von der Muskelwand umschlossenen Raumes ein, die Contractionen der Muskelwand können daher nicht eine unmittelbare Verkleinerung des inneren Gefässraumes erzeugen. Es wird

¹⁾ Ich habe oben überall von den Muskelzellen gesprochen, solche sind in der That vorhanden, und ich kann die von Eckhardt neuerdings aufgestellte Behauptung nicht bestätigen, wonach das embryonale Herz von Anfang an eine ungegliederte Protoplasmamasse sei. In den früheren Entwicklungsstadien ist es durchaus nicht schwer, am schlagenden Herzen die zarten Gränzlinien wahrzunehmen, welche je zwei aneinanderstossende Zellen trennen. Für spätere Stadien mag das Bild ein anderes werden, ich habe keine Erfahrung darüber.

zunächst blos die Höhle des Muskelschlauches verkleinert, und als indirecte Folge davon stellen sich Verschiebungen und Zusammenpressungen des Endocardialschlauches ein. Es sind die Bewegungen des in das Herz lose eingeschobenen Schlauches leicht wahrzunehmen, und bei gehöriger Einstellung des Mikrosopes erkennt man auch die sich hin- und herschiebenden, längsgestellten ovalen Kerne seiner Wandung. Es ist bereits früheren Beobachtern aufgefallen, dass der vom Blut durchströmte Kanal im Vergleich zum Gesamtdurchmesser des Herzens sehr eng ist. Remak¹⁾ z. B. sagt, dass die Breite des Kanales im Herzen Anfangs der Dicke seiner Wandungen kaum gleich komme. Zu dieser leicht zu widerlegenden Behauptung ist er, wie man sieht, dadurch gelangt, dass er die Höhle zwischen Endocardialschlauch und Muskelschlauch übersah, und sie ohne Weiteres der Wand zuzählte.

Die Flüssigkeit, welche das Herz Anfangs hin und her bewegt, ist klar, ungefärbt und völlig frei von körperlichen Bestandtheilen.²⁾ Erst nachträglich mengen sich rothe Blutkörperchen dem cirkulirenden Saft bei, und diese stammen aus den Blutinseln. — Wir haben oben gesehen, dass die Blutinseln als dichte Conglomerate kleiner, gefärbter Zellen in der Wandung der Blutgefässe des Gefässhofes und des hinteren Abschnittes des Fruchthofes eingeschlossen sind. Jede Blutinsel ist Anfangs ringsumher von einer membranösen Aussenschicht umgeben, sie erscheint somit gegen das Gefässlumen abgeschlossen. Bald ändert sich indess dies Verhältniss; die Schicht, welche die Zellenhaufen von dem Gefässraume abschloss, schwindet, und der Zellenhaufen erfährt nun an seiner frei gewordenen Oberfläche eine Auflockerung. Den Körnern einer Brombeere vergleichbar, treten die einzelnen Zellen über die Oberfläche hervor, und ragen in das Innere des Gefässes hinein. Einmal so weit, werden sie durch den Stoss der bewegten Flüssigkeitsäule von ihren Mutterboden losgerissen, und mengen sich frei dem cirkulirenden Saft bei. In der Regel werden wohl die Zellen einzeln von ihrer Bildungsstätte losgerissen, es können aber auch zusammenhängende Haufen frei werden. Man findet während der ersten Zeit des Blutumlaufes neben den vereinzelteten Blutkörperchen in den Gefässen stets auch Conglomerate von vielen zusammenhängenden Zellen, welche durch ihre Zusammensetzung aus einzelnen Kugeln gleichfalls an Beeren, oder an Trauben erinnern. Ihrer Fortbewegung in den Gefässen stellt sich deshalb kein Hinderniss entgegen, weil die ersten Gefässe ja sämmtlich durch sehr grosse Weite sich auszeichnen, so dass ihr Durchmesser im Allgemeinen zehn- und mehrmal grösser ist, als der einer einzelnen Blutzelle.

Die Blutzellen, welche einzeln in den Gefässen umherschweben, zeigen noch während des Bestehens der Cirkulation zahlreiche kleine Vorsprünge und Auswüchse³⁾, welche, nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse, wohl als Zeichen activer Zellenbewegung zu deuten sind.

Der Zerfall der Blutinseln erfolgt nur allmählig und schreitet von Innen nach Aussen vor. Im Beginn des 8. Stadiums finden sich nur noch an der Peripherie des Gefässhofes ungelöste Blutinseln, im ganzen inneren Bereich sind dieselben verschwunden, und es führen dafür die Blutgefässe eine an Körperchen reiche Flüssigkeit von sehr gesättigter Farbe. Eine Weile lang bilden sich an der Peripherie des Gefässhofes um den sinus terminalis herum noch neue Blutinseln; später indess scheint sich dieser Bildungsvorgang mehr und mehr zu beschränken.

¹⁾ Remak, l. c. p. 19.

²⁾ v. Baer hat bereits dies Verhältniss gekannt und vortreflich geschildert. l. c. I. 31. „Soviel ist gewiss, sagt er, dass im Herzen einige Stunden hindurch eine ganz helle Flüssigkeit sich bewegt, die nicht nur etwa deshalb ungefärbt erscheint, weil ihre Quantität gering ist; denn zu der Zeit sind schon rothe, oder wenigstens gelbe Blutinseln im Fruchthof, deren Durchmesser geringer ist, als die Weite des Herzens.“

³⁾ Man vergl. auch Remak, l. c. p. 22, der die Vorsprünge, als Kunstprodukte d. h. als Folgen der Wassereinwirkung ansieht.

Die Menge der Gefässkanäle in der Area pellucida sowohl, als im Gefässhof nimmt während einiger Zeit zu. Statt dass Anfangs eine einzige Schicht von Kanälen vorhanden war, findet man bald mehrere Gefässlagen übereinander, und zwar scheinen durchweg die Venen höher zu liegen, als die Arterien; sie sind im Allgemeinen auch enger als diese. Zwischen der Oberfläche des Gefässblattes und dem oberen Gränzblatt findet sich innerhalb des Gefässhofes ein weiter, zuerst blos von einzelnen Zellbalken durchsetzter Spaltraum; es kommt ihm wohl zu der Zeit die Bedeutung eines Lymphraumes zu. Ziemlich bald erfährt indess der fragliche Zwischenraum eine bedeutende Verengung, indem die Blutgefässe bei zunehmender Menge und Ausdehnung bis an das obere Gränzblatt herantreten.

Sechstes und Siebentes Stadium.

Durch den Eintritt des Herzschlages wird der Abschluss des 5. Stadiums scharf bezeichnet, für eine spätere Entwicklungsstufe ergibt sich gleichfalls eine scharfe Gränze durch das Emporwachsen des Amnion über den Stirntheil des Embryo. Zwischen der einen und der anderen dieser beiden Gränzen tritt eine Reihe der wichtigsten Gliederungen ein, die definitive Gliederung des Gehirns und der Augenblasen, die Scheidung der Kopfganglien, die Bildung der Gehirnblasen, die Bildung des Urnierengangs u. s. w. Die Grösse des Schrittes, den der Embryo in der Periode macht, veranlasst mich, eine Trennung derselben in zwei Stadien vorzunehmen, wobei ich allerdings bemerken muss, dass es, bei dem unmittelbaren Anschluss der verschiedenen Veränderungen an einander, schwer ist, eine scharfe Zwischengränze zu ziehen. Unter einem Embryo im 7. Stadium werde ich in der nachfolgenden Beschreibung jeweilen einen solchen verstehen, der noch gestreckt verläuft, und dessen Kopf vom Amnion nicht überdeckt ist, bei welchem aber das Gehirn gegliedert ist, die Augenblasen und die Gehörläschen vorhanden sind, und das Herz zur Seite sich wölbt. Bei der Beschreibung der stattfindenden Veränderungen kann ich von nun ab regionenweise vorgehen.

Kopf. Von den 3 Abschnitten, in die sich der Kopf des Embryo während des 5. Stadiums gegliedert hatte, wächst während der zwei nachfolgenden Stadien der Stirntheil am meisten. Mehr und mehr schiebt sich das Vorderhirn nach vorn. Zu Ende des 5. Stadiums hatte es sich noch zur Hälfte über dem vorderen Darmende befunden, und seine grösste Breite lag daher im gleichen Querschnitt wie der Endknopf des Axenstranges. Dies Verhältniss ändert sich aber nunmehr dahin ab, dass das Vorderhirn vollständig in den Stirntheil des Kopfes vorrückt, ja dass sogar die Rinne zwischen dem Vorderhirn und dem Mittelhirn vor den Endknopf der Axe zu liegen kommt. Ebenso schiebt sich der vorderste Abschnitt des Hinterhirns in den Gesichtstheil des Kopfes hinein, und es fällt somit frühzeitig die Gliederung der drei primitiven Hirnabtheilungen nur mehr annähernd mit der Kopfgliederung zusammen. Die Gränze zwischen Vorderhirn und Mittelhirn, sowie diejenige zwischen Mittelhirn und Hinterhirn prägt sich durch eine flache, das Medullarrohr rings umfassende Rinne aus. Ein einspringender Winkel bezeichnet den Uebergang des Hinterhirns in das conisch sich verjüngende Nachhirn. Am letzteren treten eine Reihe seitlicher Ausbuchtungen auf, denjenigen vergleichbar, welche am Halstheil des Medullarrohres zwischen je zwei Urvirbeln vorhanden sind.

Der Schluss des Vorderhirns fällt in den Uebergang vom 6. in's 7. Stadium. Bevor er sich vollendet, findet man als den Rest der ursprünglichen Oeffnung eine schmale, nach abwärts sich schiebende Spalte,

welche unter der am meisten verspringenden Spitze des Vorderhirns gelegen ist. Ihr hinteres Ende ist vom Endknopf der Axe um 0,14 bis 0,25 mm entfernt. Die Spalte verkürzt sich mehr, und mehr und schliesst sich endlich vollständig. An der Schlussstelle erhält sich eine unbedeutende mediane Leiste.

Die Dimensionen, welche am Schluss des 7. Stadiums die einzelnen Abschnitte des Gehirns und des Kopfes erreicht haben, bestimmte ich an einem wohlausgebildeten Embryo also:

	Absolut.	Prozent.
Länge des Gehirns bis zum 1. Urwirbel	1,55 mm	100
„ der Vorderhirnblase	0,45 „	31 ⁰ / ₁₀₀
„ „ Mittelhirnblase	0,32 „	20,6 „
„ „ Hinterhirnblase	0,30 „	19,4 „
„ des Nachhirns	0,45 „	29 „
Länge des Kopfes (gleich derjenigen des Gehirns).	155 „	100
„ „ Stirntheils des Kopfes	53 „	34,2 ⁰ / ₁₀₀
„ „ Gesichtstheils des Kopfes	42 „	27,1 „
„ „ Hinterkopfes	60 „	38,7 „
Grösste Breite des Vorderhirns mit Inbegriff der Augenblasen	0,86 „	
„ „ „ „ ohne die Augenblasen	0,6 „	
Grösste Breite des Mittelhirns	0,38 „	
„ „ des Hinterhirns	0,27 „	

Die Axe des Gehirns verläuft in einem Bogen; es beruht überhaupt auf einem Irrthum, wenn man sie jemals gestreckt verlaufen lässt. Schon ehe die Medullarplatte zum Rohr sich schliesst, zeigt, wie wir früher sahen, ihr vorderer Theil eine nach oben convexe Biegung. Diese Biegung erhält sich nach dem beendigten Schluss, wie man an Sagittalschnitten leicht erkennt. In ihr liegt auch unzweifelhaft der Grund für die erste Gliederung des sich schliessenden Gehirns. — Mit zunehmender Vortreibung des Vorderhirns über den Endknopf hinaus nimmt die Biegung der Gehirnaxe zu, und zwar ist es schon jetzt das Mittelhirn, welches am stärksten sich emporwölbt.

Das Vortreten des Vorderhirns über das Ende der Axe und die Wölbung der gesamten Hirnaxe sind, wie dies schon Rathke¹⁾ und v. Baer richtig erkannt hatten, auf das raschere Wachsthum des Medullarrohres gegenüber demjenigen der tiefer liegenden Theile zurückzuführen. Allein auch die Bildung der Augenblasen und diejenigen des Trichters führen sich auf dasselbe Princip zurück. — Wir wissen bereits aus Früherem, dass der Endknopf der Axe eine Stelle bezeichnet, an welcher die Verbindung zwischen dem animalen und dem vegetativen Blatte sich erhalten hat, d. h. es hängt hier nach vollendetem Schluss des Medullarrohres und des Vorderdarmes die Kuppe des letzteren an der untern Fläche des Vorderhirns fest. Der Zusammenhang ist ein so inniger, dass er bei der Vorsehiebung des Gehirns nach vorn der Zerreißung völligen Widerstand leistet. Einestheils wird das vordere Ende des Darmes, das Anfangs sanft abgerundet war, in eine stumpfe Spitze ausgezogen, andernteils verlängert sich die untere Wand des Gehirns in eine quere, nach rückwärts gewendete Leiste, die Basilarleiste. Der axiale Theil dieser Leiste, welcher einzig am Endknopf festhaftet, zieht sich zu einer stumpfen Pyramide aus, dem Trichter. Die äusseren Fortsetzungen der Basilarleiste erstrecken sich jederseits auf die vorgewölbten Abschnitte oder die Augenblasentheile des Vorderhirns, und sie nehmen dabei eine nach vorn

¹⁾ Rathke: Entwicklung der Natter p 36 u. v. Baer l. c. II. 105.

convexe Biegung an (taf. XII, fig. 20.) Es entsteht hierdurch an der unteren Fläche des Vorderhirns jederseits eine seichte Grube, die nach rück- und abwärts sich öffnet. Wir nennen sie die Augenblasengrube; sie leitet die Umbildung der primären Augenblase in die secundäre ein. Nach aussen und oben wird die Augenblasengrube durch eine zweite, minder scharfe Leiste begrenzt, welche in die Seitenwand des Mittelhirns ausläuft; sie mag die Seitenleiste heissen. Sie bildet einen nach innen einspringenden Winkel. — Wir können bis auf einen gewissen Grad die Mechanik der geschilderten Umgestaltungen nachahmen, wenn wir an einem Gummirohre von mittlerer Dicke die eine Wand mit einer Schieberpincette fixiren, und nun das Rohr in seiner Längsrichtung über der fixirten Stelle zu verschieben suchen. Dasselbe plattet sich zunächst hinter der fixirten Stelle ab, dann rückt die abgeplattete und verbreiterte Stelle nach vorn über den fixirten Punkt hinaus, und es erstreckt sich nunmehr von diesem eine schräge, nach vorn convexe Falte gegen die verbreiterte Stelle. Der seitliche Rand der verbreiterten Stelle, den wir dem Augenblasentheile des Gehirns zu vergleichen haben, wölbt sich etwas nach oben und es bildet sich an seiner unteren Fläche eine, nach unten und hinten offene Bucht. Diese geht nach abwärts in eine transversale, hinter dem fixirten Punkt durchlaufende Rinne über. Ueber der fraglichen Bucht liegt eine Falte, welche nach rückwärts in die Seitenwand des Rohres sich verliert.

Bei der Abgliederung der Augenblasen kommt noch ein weiteres Moment in Betracht, welches bei dem angegebenen Versuch mit dem elastischen Rohre ausser Spiel fällt. Dies ist der Einfluss des Zwischenstrangs. — Querschnitte durch den Stirntheil des Kopfes zeigen während des 6. und 7. Stadiums die Augenblasen durch zwei tiefe, von oben nach abwärts laufende Einschnitte von dem übrigen Gehirn abgegliedert (taf. IX, 1). Beide Einschnitte verlaufen divergirend nach vorn und nach aussen, am vorderen Rand des Vorderhirns gehen sie in zwei breite und seichte Rinnen über, welche sich beim Uebergang auf die untere Gehirnoberfläche noch mehr abflachen. Sie treten allda neben der Schlussstelle des Vorderhirns vorbei nach rückwärts, und indem sie gegen den Trichter convergiren, laufen sie in eine sanfte, zwischen Trichter und Schlussstelle gelegene Bucht aus.

Der obere Einschnitt zwischen den Augenblasen und dem übrigen Gehirn wird von einer prismatischen Zellenmasse eingenommen, welche bis auf den Grund des Einschnittes vordringt, während sie nach oben an die äussere Umhüllung des Kopfes sich anlegt. Diese Masse ist der dem Vorder- und Mittelhirn zugehörige Theil des Zwischenstranges. — Als wir den Kopftheil des Zwischenstranges zuletzt verliessen (pag. 87), bildete er einen compacten, abgeplatteten Cylinder, welcher zwischen die Schlussstellen des Hornblattes und des Medullarrohres sich eindrängte (taf. VII, 2 u. 3). An dieser Stelle finden wir nun vom Zwischenstrang durchaus nichts mehr. Das Medullarrohr berührt längs seiner Schlusslinie unmittelbar das sehr verdünnte Hornblatt. Dafür tritt seitwärts von jener Schlusslinie ein Zellenstrang auf, der durch seine grössere Dichtigkeit von dem übrigen intermediären Gewebe sofort sich abhebt. Derselbe besitzt im Allgemeinen eine dreiseitig prismatische Gestalt und seine innere, obere Kante schiebt sich wie ein Keil in den Raum ein, welcher sich seitwärts von der Mittellinie zwischen dem Medullarrohre und dem Hornblatt öffnet. Hier legt sich auch der fragliche Strang dem Medullarrohre unmittelbar an. Wenn wir die Lagerung dieses Zellenstranges berücksichtigen, so können wir nicht darüber in Zweifel sein, dass es der zur Seite geschobene Zwischenstrang ist. Der Grund aber seiner Seitwärtschiebung liegt in der Spannung, welche dieser Theil in Folge der Axenbiegung des Kopfes erfahren hat. Eben diese Spannung hat auch zur Folge, dass der zur Seite tretende Zwischenstrang in den vorspringenden Theil des Vorderhirns einschneidet und so die Augenblasen vom übrigen Gehirn abgliedert. Bleiben wir bei unserem oben geschilderten Versuch mit dem Gummirohre, so können wir ihn mit Hülfe

von zwei Fäden leicht dahin abändern, dass auch die Abschnürung der Augenblasen dabei nachgeahmt wird.

Der Zwischenstrang des Kopfes, von welchem die über den Augenblasen liegende Zellenmasse natürlich nur einen Theil bildet, erfährt eine Gliederung in mehrere, hinter einander liegende Segmente, die Anlagen der spinalen Kopfganglien. Diese erkennt man nämlich in der Flächenansicht schon vom 7. Stadium ab, als Flecken von geringerer Durchsichtigkeit, welche jederseits vom Gehirn liegen. Es sind ihrer vier vorhanden, zwei vor dem Gehörbläschen und zwei dicht beisammenliegende hinter demselben. Auch an sagittalen Durchschnitten des Kopfes sind diese Bildungen leicht zu erkennen, obwohl sie noch nicht jene scharfe Umgränzung zeigen, welche ihnen später zukommt.

Die vorderste von den Anlagen ist diejenige von den sensibeln Ganglien des Nervus Trigemini; sie ist bei weitem die unfänglichste. Sie läuft nämlich neben sämmtlichen drei vorderen Abschnitten des Gehirns her, und endigt erst am hintern Rand des Hinterhirns. Wir können an dieser Ganglienanlage einen vorderen und einen hinteren Abschnitt unterscheiden. Der vordere wird durch die soeben geschilderte Zellenmasse gebildet, welche der Innenseite der Augenblasen anliegt, aus ihm wird das Ganglion ciliare. Hinter der Augenblase verjüngt sich die Masse etwas, um am hintern Ende des Mittelhirns und neben dem Hinterhirn nochmals bedeutender anzuschwellen, und in den hintern Abschnitt, die Anlage des G. Gasseri, überzugehen. Der vordere und der mittlere Theil dieser Ganglienanlage entfernt sich allmählig vom Gehirn, und der Zwischenraum wird von Gefässanlagen eingenommen. Am hintern Ende dagegen erhält sich die Verbindung durch einen schmalen Substanzstreifen, welcher der oberen Rundung des Hinterhirns sich anlegt. Dieser Streifen bildet die Brücke, längs welcher die Wurzelfasern vom Ganglion zum Gehirn treten. Schon sehr frühzeitig erkennt man in ihm eine, von innen nach aussen und etwas nach vorn gerichtete Faserung. Die Länge der gesamten Ganglienanlage ist ungefähr gleich der vereinigten Länge von Vorder- und Mittelkopf, sie beträgt gegen das Ende des 7. Stadiums etwa 0,5 mm.

In kurzer Entfernung hinter der erwähnten Masse findet sich ein zweiter ähnlicher Streifen. Sein inneres, etwas verschmälertes Ende tritt gleichfalls nach ein- und aufwärts, und legt sich dem Medullarrohre (dem vorderen Ende des Nachhirns) an, während das andere verbreiterte nach aussen und unten sich kehrt. Die mittlere Breite des Streifens beträgt nur etwa 0,05 mm. Die Faserung desselben läuft im innern Ende nach vorn und aussen, im äussern Ende dagegen breitet sie sich fächerförmig aus. Ein Theil der Fasern läuft gerade nach aussen, ein anderer wendet sich nach rückwärts und verliert sich unter der Gehörblase.

Die Deutung der zweiten Ganglienanlage ist weniger einfach als die der ersten. Remak, welcher die Anlagen der spinalen Kopfnerven zuerst geschildert hat, hält die unmittelbar vor der Gehörblase auftretende Nervenanlage für diejenige des N. Facialis.¹⁾ Diese Deutung ist theilweise richtig für die combinirte Nerven- und Ganglienanlage, welche Remak in einem spätern Stadium beobachtet hat, dagegen hat sie keine Gültigkeit für die eigentliche Ganglienanlage, die wir jetzt schon vorfinden. Bei

¹⁾ Remak, l. c. p. 37 und taf. IV, fig. 37 und 38. Es ist hervorzuheben, dass Remak's Schilderungen sich auf ein späteres Stadium beziehen, als die oben gegebenen. Er lässt nämlich die spinalen Kopfnerven erst dann auftreten, nachdem bereits die Kopfkrümmung und die Bildung der vordersten Schlundspalten vollendet ist, es entspricht dies nach der von mir vorgeschlagenen Bezeichnung, dem 8. bis 9. Stadium.

der Beurtheilung der spinalen Kopfnerven müssen wir nämlich von einer Erfahrung ausgehen, welche bekanntlich für die Rückenmarksnerven auf das evidenteste sich ergibt, von der Erfahrung, dass die motorischen Nervenwurzeln aus dem Medullarrohre hervowachsen, während die sensibeln und die sympathischen Fasern aus getrennten Zellenmassen sich entwickeln. Wir werden also die Augenmuskelnerven, die portio minor N. trigemini, den N. facialis, den N. accessorius Willisii und den N. hypoglossus nicht aus vorhandenen Ganglienanlagen, sondern aus dem Medullarrohre selbst ableiten müssen. Allerdings werden die Bahnen, welchen diese Nerven bei ihrem Austritt aus dem Gehirn folgen, im Allgemeinen durch die Ganglien vorgezeichnet. Die Stellen, an welchen eine Zeit lang die Ganglienanlagen am Medullarrohre anliegen, sind zugleich diejenigen, an welchen die motorischen Wurzelfasern das Mark verlassen. In der Weise scheint die Anlage des G. ciliare, welche verhältnissmässig spät vom Gehirn sich trennt, den vordern Augenmuskelnerven, dem N. oculomotorius und dem Trochlearis den Weg zu weisen. Der hintere Theil des G. Gasserii weist ihm der Portio minor Trigemini, und die Vagusganglien dem Accessorius Willisii. Für den Facialis könnte man nun das G. geniculi als Wegweiser und demgemäss die 2. Ganglienanlage als Anlage dieses Gebildes betrachten. Dem steht aber entgegen, dass das G. geniculi entschieden nicht in die Kategorie der sensibeln Ganglien gehört. Anatomie und Experimentalphysiologie sprechen in gleicher Weise dafür, dass dasselbe ein sympathisches Ganglion sei. Als solches entwickelt es sich wohl auch nicht aus dem Zwischenstrang, sondern aus weit tiefer liegenden Theilen. Dagegen kennen wir einen anderen Gangliencomplex, welcher wohl mit den übrigen Spinalganglien des Kopfes in eine Reihe gestellt werden muss, es sind dies die Ganglien des N. acusticus (Intumescencia ganglioformis des N. vestibuli und Ganglion spirale des N. cochleae). Diesem Gangliencomplex, den wir der Kürze halber als Ganglion acusticum zusammenfassen können, ist nun die zweite am Kopf befindliche Ganglienanlage zuzutheilen, und es steht damit völlig in Uebereinstimmung, dass die in ihr auftretende Faserung zum überwiegenden Theil nach rückwärts gerichtet ist, und an der unteren Fläche der Gehörblase sich verliert. Längs der gegebenen Anlage des Acusticus entwickeln sich dann im weiteren Verlauf die aus dem Nachhirn hervowachsenden Wurzelfasern des N. facialis, so dass es frühzeitig den Anschein gewinnt, als ob die beiden benachbarten Nerven, der N. facialis und der N. acusticus eine einzige, mit einem Ganglion versehene Anlage besässen. Wollten wir daher entwicklungsgeschichtlich die Kopfnerven auf das Schema der Rückenmarksnerven reduciren, so müssten wir den N. acusticus als hintere Wurzel eines Stammes bezeichnen, dessen vordere Wurzel im Facialis liegt.

Dicht hinter der zweiten Ganglienanlage tritt die Gehörblase auf. Die ersten Andeutungen dieses Organes fallen in das 6., seine schärfere Ausprägung in das darauf folgende 7. Stadium. Mit dem Schluss des 7. Stadiums erscheint jede Gehörblase als eine dem Nachhirn seitlich anliegende Grube, welche nach innen, nach vorn und nach hinten von einer scharfen, doppelten Contour umsäumt ist, während die äussere Gränze in unbestimmter Weise sich in die Seitenwand des Kopfes verliert. Ihr Durchmesser beträgt zu der Zeit ca. 0,1 mm. Etwas früher sieht man in der Flächenansicht nur einen vierseitigen Flecken von grösserem Umfang als die spätere Grube, und die Gränzen des Fleckens verlieren sich nach allen Seiten hin in ziemlich unbestimmter Weise.

Es tritt die Gehörblase an der Kreuzungsstelle zweier Rinnen, der centralen Querrinne und der Zwischenrinne, auf. An Sagittalschnitten kann man unmittelbar, an Flächenbildern mit Hülfe der Schraubenstellung sich überzeugen, dass im Bereich des Hinterhirns der Kopf mit einem raschen Absatz sich hebt, und dass hinter der Hebungsstelle und nahe vor dem vordersten Urwirbel eine Rinne vorhanden ist, in deren Grund das obere Gränzblatt verdickt erscheint (taf. X, fig. V, 1, 2 u. 3). Diese

Rinne entspricht der centralen Querrinne der früheren Entwicklungsstadien und aus ihrem inneren Theil geht eben die Gehörblase hervor. Allein auch die Zwischenrinne steht, soweit ich zu erkennen vermag, in Beziehung zur Bildung der Gehörblase. Wenn die Stelle der Gehörblase an Querschnitten zuerst erkennbar wird, so sieht man, dass ihr innerer Rand der Schlussstelle des Medullarrohres sich unmittelbar anlegt und dass ein sonstiger Zwischenstrang unter ihm fehlt. Geht man auf das 5. und auf den Beginn des 6. Stadiums zurück, so trifft man jeweilen vor den vordersten Urwirbeln eine Zone, an deren Querschnitten man keinen Zwischenstrang erkennt, dagegen statt seiner eine verdickte Stelle des oberen Gränzblattes, dicht neben der Schlussstelle des Medullarrohres (taf. VII, I, 5, taf. VIII, II, 1 und III, 5). Dieselbe kann eine mehr oder weniger ausgesprochene, rinnenförmige Vertiefung zeigen und, wie mir nicht zu bezweifeln erscheint, so entspricht sie einem Abschnitte der Zwischenrinne, welche der besonderen Spannungsverhältnisse halber gar nicht zum Schluss gelangte. Da nun eben dieser Abschnitt zu der Gehörblase sich umbildet, so ergibt sich, dass die Anlage der Gehörblasen mit den übrigen Produkten der Zwischenrinne, den Anlagen der spinalen Kopf- und Rumpfganglien in eine Reihe gestellt werden muss. Möglich wäre es immerhin, dass der Bereich der Gehörblase nach Aussen etwas weiter sich erstreckt, als derjenige des übrigen Zwischenstranges.

Hinter der Gehörblase folgt ein weiterer Substanzstreifen, welcher mit der zweiten Ganglienanlage im äusseren Habitus die grösste Uebereinstimmung zeigt. Er bildet die vereinigte Anlage der Ganglien des N. glossopharyngeus und des N. vagus. Die Breite des Streifens beträgt nur 0,05 bis 0,07 mm. Dass diese Anlage zwei Nerven angehört, würde man ohne Berücksichtigung späterer Entwicklungsstadien kaum beachten, da sie auf den ersten Blick einfach zu sein scheint. Erst beim genaueren Zusehen überzeugt man sich, dass sie am inneren sowohl, wie am äusseren Ende in je zwei divergirende Bündel zerfällt. Innen findet sich ein Faserbündel, welches den Rand des Medullarrohres im Niveau der Gehörblasen überschreitet, ein zweites, welches etwas weiter hinten seinen Anfang nimmt. Am äusseren Ende tritt jenes Substanzbündel gerade nach aussen, während das zweite mit starker Biegung nach rückwärts sich wendet. Ersteres Bündel characterisirt sich durch seinen Verlauf als Anlage des N. glossopharyngeus, letzteres als diejenige des N. vagus. Auf beide Anlagen werden wir bei der Betrachtung der nächstfolgenden Stadien nochmals zurückkommen müssen. Gleich hinter der Anlage des Vagus tritt der vorderste Urwirbel auf, an seinem strahligen Bau kenntlich, derselbe pflegt etwas kleiner zu sein, als seine hinteren Genossen.

Die Schliessung des Vorderdarmes und die damit Hand in Hand gehende Bildung des Herzens rückt während des 6. und 7. Stadiums allmählig nach rückwärts vor. Im Beginn des 7. Stadiums reicht der geschlossene Theil des Darmes bis an das hintere Kopffende; zu Ende desselben Stadiums erstreckt er sich bis in den Anfangstheil des Halses, und wird von den 2 bis 3 vordersten Urwirbeln überlagert. Es besitzt der Kopfdarm im Allgemeinen die Gestalt einer flachen Spalte mit aufwärts gebogenen Seitenrändern. Der axiale Abschnitt der Spalte, welcher Anfangs am engsten gewesen war, wird bald weiter als die Seitentheile und ein Querschnitt durch den Kopfdarm zeigt nun diesen als eine in die Breite gezogene, etwas verbogene Raute (taf. IX, 2 u. 3). Die obere Wand nämlich hängt durch Vermittelung der Chorda am Medullarrohre fest und ist nach aufwärts gebogen, während die untere Wand noch jetzt jene Biegung nach abwärts zeigt, welcher wir schon in einem früheren Stadium begegnet waren. Die untere Wand des Kopfdarms wird zunächst aus einer dicken und mehrschichtigen Zellen-

lage gebildet, unter welcher die in das Herz übergehende Muskelplatte liegt. Die obere Wand dagegen besteht aus einer sehr dünnen und einschichtigen Zellenlage.

Die Axe des Kopfdarms ist, wie diejenige des Medullarrohres, gekrümmt, nach oben convex; beim Uebergang in den Halsdarm zeigt die Biegungscurve einen Wendepunkt. Die Krümmung wird im Halse eine leicht nach unten convexe. — Die Breite des Vorderdarms ist an verschiedenen Stellen etwas verschieden. Das vorderste Ende zieht sich, wie wir bereits früher sahen, an seiner Verbindungsstelle mit dem Endknopf in eine stumpfe Spitze aus. Nach rückwärts hiervon nimmt die Breite des Darms rasch zu bis zum Uebergang in den Hinterkopf. Hier stehen zu Ende des 7. Stadiums die beiden Ränder um 0,5 bis 0,6 mm auseinander und sie reichen bis dicht unter die Hornblattumkleidung des Kopfes. Im Hinterkopf selbst nimmt der Darmspalte an Breite wiederum ab, und sie verjüngt sich allmählig bis auf 0,35 bis 0,3 mm.

Der Stirntheil und der Gesichtstheil des Kopfes sind ringsumher vom Hornblatt umkleidet, der Hinterkopf dagegen ist nur von oben und von den Seiten her frei, seine untere Fläche kehrt er der früher besprochenen Parietalhöhle zu. — Der Zwischenraum zwischen dem Gehirn und dem Vorderdarm einerseits, und der Hornblattdecke andererseits wird von den Ganglien- und Muskelanlagen und von den Blutgefässen eingenommen. Diese verschiedenen Bildungen sind Anfangs nach Lage und histologischer Beschaffenheit unschwer auseinander zu halten, dann tritt aber vorübergehend eine Periode der gegenseitigen Durchwachsung ein, während der das Gemenge der differenten, sämmtlich aus Zellen bestehenden Anlagen der Entwirrung grössere Schwierigkeiten in den Weg legt. Nach dieser Durchgangsperiode nimmt jedes der resultirenden Gewebe seinen bestimmten histologischen Charakter an, und ist nun wiederum leicht von seiner Nachbarschaft zu unterscheiden.

Im Stirntheil des Kopfes ist Anfangs die Anlage des Ganglion ciliare der einzige zwischen dem Gehirn und dem Hornblatte vorhandene Theil. Im Verlauf des 7. Stadiums schiebt sich indess eine Schicht von Gefässanlagen in die vorhandenen Zwischenräume vor. Rasch bildet sich aus ihnen ein System von weiten Blutgefässen, welche das Gehirn und die innere Seite der Augenblase umspinnen. Diese Gefässe liefern die ersten Anlagen der Gehirnhäute (zunächst der Pia mater). Längs der oberen Schlusslinie bleibt das Hornblatt am Medullarrohre haften, hier können daher die Gefässanlagen beider Seiten sich nicht verbinden. — Muskelanlagen sind im Stirntheil des Kopfes keine zu erkennen. Die einzigen Muskeln die man dieser Region zuweisen könnte, die Muskeln der Augenhöhle und der *M. orbicularis palpebrarum* stammen wahrscheinlich von den vordersten Muskelanlagen des Gesichtstheiles.

Auch im Gesichtstheil des Kopfes wird bald der grössere Theil des Binnenraumes von ausgebildeten, oder in Bildung begriffenen Gefässen eingenommen. Von den vorhandenen Gefässwandungen treiben sich, aus verlängerten Zellen bestehende Ausläufer rasch in alle Zwischenräume hinein, welche zwischen den archiblastischen Anlagen frei bleiben. Die bedeutendsten von den, in den Gesichtstheil vordringenden Gefässen sind die vordersten Aortenbogen und die Cerebralvenen. Erstere treten als *Aortae ascendentes* dicht unter dem Gesichtstheil des Vorderdarmes und neben der Mundbucht nach vorn. Neben dem Trichter tritt jede Aorta zur obern Darmfläche, und verläuft nunmehr am äussern Darmrand nach rückwärts. Es liegt die *Aorta descendens* weiter von der Mittelebene entfernt als die *Aorta ascendens*. Die Weite der Röhren beträgt 0,1 bis 0,12 mm. Beide, die auf- und absteigende

wölben sich etwas gegen das Darmlumen vor. Ihren Umbiegungsbogen erkennt man bei der Flächenansicht im optischen Querschnitte als eine, jederseits vom Trichter liegende, scharf geschnittene Lücke. In den Gesichtstheil des Kopfes dringt, soweit ich aus Querschnitten beurtheilen kann, auch noch der zweite Aortenbogen vor, welcher in beinahe transversaler Richtung den Rand des Darmes umkreist, um über demselben in die Aorta descendens sich zu öffnen.

Als Venenanlagen treten im Gesichtstheil des Kopfes zwei Systeme von längs verlaufenden Kanälen auf, welche durch quere Aeste mit einander sich verbinden. Wir können sie als obere und untere Cerebralvenen bezeichnen. Jene sind weit schwächer und sie verhalten sich zu den letzteren wie die Zweige zum Stamm. Sie liegen je über dem Medullarrohre, nahe an dessen Nathlinie. Die unteren Cerebralvenen dagegen finden sich nach Aussen vom Gehirn in einer Lücke, die zwischen diesem und den Muskelplatten frei bleibt; ihr Durchmesser ist etwa halb so gross, als derjenige der absteigenden Aorten. Die Verbindungsäste zwischen den oberen und unteren Cerebralvenen liegen je an der Stelle, wo das Medullarrohr eingeschnürt ist, d. h. vor und hinter dem Mittelhirne (im Hinterkopf vor und hinter der Gehörblase). —

Die Muskelanlagen besitzen im Gesichtstheil des Kopfes geringe Mächtigkeit. Ihr innerster Abschnitt, welcher früher den Zwischenraum zwischen Medullarrohr, Axenstrang und Darm eingenommen hatte, rückt von der Mittelebene ab nach auswärts, so dass der Raum neben der Chorda allmählig frei wird. Der untere (vegetative) Theil legt sich um die absteigenden Aorten. Der obere und der äussere (animale) Abschnitt drängen sich an die Seitenwand, und in den nach abwärts gekehrten Parietaltheil des Gesichtes. Aus ihnen gehen die vorderen Muskeln zur Bewegung des Kieferapparates (*M. levator ossis pterygoidei* und *quadrati* und *Mm. pterygoidei*) hervor. Auch die Augenmuskeln scheinen sich vom vordersten Stammtheil dieser Anlagen abzuleiten. Auf der untern Seite des Darmes reichen die Muskelanlagen bis zu den aufsteigenden Aorten. Nach innen von letzteren liegt das die Mundbucht auskleidende Hornblatt der Wand des Vorderdarms unmittelbar an und ist mit ihr verwachsen. Es ist diese Verbindung eine sehr innige; gleichwohl scheint sie erst secundär entstanden zu sein, da in einer früheren Periode die Umbiegungsstelle der vorderen Keimfalte mit dem vordersten Ende des Axenstranges zusammengefallen war. Der Verwachsungstreif bezeichnet die Stelle, an welcher in einer späteren Zeit die Mundhöhle in den Rachen sich öffnet.

Wenn wir nun zum Hinterkopf übergehen, so ist es hier vor Allem das Herz, das unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nimmt. Nachdem im 5. Stadium die Bildung des Herzens in der früher beschriebenen Weise begonnen, und rasch sich vollendet hat, stellt das Organ schon im Beginn des 6. Stadiums einen, an seiner untern Fläche geschlossenen Schlauch dar, der in seinem vordersten Abschnitt cylindrisch, in seinem mittleren bauchig aufgetrieben erscheint, während er nach hinten hin in zwei Schenkel sich spaltet. Es lassen sich demnach sofort ein vorderster oder Bulbustheil, ein mittlerer, oder Ventrikeltheil und ein hinterer, oder Vorhofstheil unterscheiden.

Die Anlage des Aortenbulbus reicht nach vorn genau bis zur Gränze des Mittelkopfes und es öffnet sich da sein Lumen in die beiden früher besprochenen Lücken der Aortae ascendentes, zwischen dem Darm und dem Hornblatt. Anfangs der untern Darmwand unmittelbar anliegend, besitzt der Aortenbulbus keine selbstständige, obere Umgränzung (taf. IX, fig. 2). Später, wenn das Herz seitlich sich vorwölbt, erweitert sich zwar seine Höhlung und verschiebt sich gleichfalls nach rechts herüber, allein es gelangen

deshalb die Muskelwandungen nicht sofort zur Vereinigung; es erhält sich geraume Zeit ein breiter Streifen in der oberen Röhrenwand, welcher nur durch das vegetative Blatt geschlossen wird. Die Höhlung des Aortenbulbus öffnet sich demgemäss noch in jene, gleichfalls schon erwähnten flachen Spalten, welche jederseits in der unteren Darmwand zwischen Muskelplatte und vegetativem Blatt frei bleiben. In diese Spalten treten auch Fortsätze des Endothelialschlauches ein, welche bei der später erfolgenden Bildung der hinteren Aortenbogen zur Verwendung gelangen.

Beim Ventrikelabschnitte des Herzens verhält sich die Sache etwas anders als beim Bulbus. Derselbe besitzt zwar Anfangs dieselbe Unterbrechung in der oberen Muskelwand, allein, indem die beiden Seitenwandungen sich in der Mittelebene entgegenrücken, bildet sich ein oberer Schluss aus, und gleichzeitig ein oberes Gekröse (taf. IX, fig. 3). Letzteres erfährt bei der Seitwärtsschiebung eine bedeutende Verlängerung, seine Platten legen sich dabei inniger aneinander und verschmelzen schliesslich ganz. Im Bereich des am stärksten vorgewölbten Theiles des Herzens reisst während des 7. Stadiums das Gekröse durch, und hiermit beginnt die vollständige Emancipation des Herzens. Der zuerst sich emancipirende Theil des Rohres ist die spätere Ventrikelspitze.

Ein unteres Gekröse, wie es dem Bulbustheil Anfangs zukommt, besitzt der Ventrikeltheil des Herzens zu keiner Zeit. Es wird hier nämlich derjenige Theil der muskulösen Parietalfalte, welche weiter vorn das untere Gekröse bildet, zur Bildung der eigentlichen Herzwand verwendet, und diese geht sonach unmittelbar in den unteren Schenkel der Parietalfalte über. Um uns das Verhältniss klar zu machen, denken wir uns die Parietalfalte in drei Abschnitte zerlegt, einen oberen horizontalen, einen mittleren vertikalen, den Uebergangstheil, und in einen unteren horizontalen. Im vordersten Theil des Hinterkopfes bildet sich die Höhle des Aortenbulbus zwischen dem oberen Faltenabschnitte und dem Darm, während der Uebergangstheil zum unteren Gekröse wird, und später durchreisst. Weiter nach rückwärts entwickelt sich die Ventrikelhöhle zwischen den Uebergangstheilen der zwei Parietalfalten, welche als zwei nach Aussen convexe, halbeylindrische Hohlrinnen in der Mittelebene sich begegnen. Am hinteren Ende des Hinterkopfes rückt endlich die Höhlung des Vorhofstheiles noch tiefer nach abwärts bis unter den unteren Abschnitt der Parietalfalte, der Uebergangstheil wird nur noch zum oberen Gekröse verwendet. — Vergewärtigen wir uns, dass der untere Theil der Parietalfalte dem ursprünglich äusseren Rand der Muskelplatte entspricht, so ergibt sich, dass der Herzkanal, indem er von vorn nach rückwärts sich schliesst, zugleich auch aus einem centraleren Gebiet in ein peripherisches rückt. Schliesslich beim hinteren Kopfe an der Gränze des Muskelgebietes angelangt, öffnet er sich mit seinen beiden Schenkeln nach Aussen, und nimmt die dem Gefässblatt entstammenden Venae omphalo-mesentericae in sich auf. Wie die Muskelwand des Bulbus Aortae eine nach oben offene Hohlrinne bildet, so bilden auch die hinteren Venenschenkel des Herzens Halbrinnen, welche nach einwärts, und weiterhin nach abwärts offen sind (taf. X, fig. V, 1). Wir werden später sehen, dass der geschilderte Modus der Herzbildung auch für die aus dem Vorderdarm sich entwickelnden Abschnürungsdrüsen Bedeutung gewinnt.

Nicht zu verwechseln mit der eben besprochenen Schrägrichtung einer jeden Seitenhälfte des Herzkanals ist die Seitwärtskrümmung, welche das Gesamttrohr frühzeitig erfährt. Diese ist bekanntlich beim Hühnchen nach rechts gekehrt, und es ist der mittlere, oder Ventrikelabschnitt, welcher von ihr am stärksten betroffen wird. Das mechanische Motiv derselben möchte ich darin suchen, dass wegen der Abwärtsbiegung des Vorderdarmes dem Herzschlauch für sein longitudinales Wachsthum nicht genügend Raum übrig bleibt. Eine Biegung mit Verbleiben der Herzaxe in der Mittelebene mag durch die ungenügende Länge des Gekröses, oder durch die untere Schlussplatte der Parietalhöhle (das falsche

Amnion Wolff's) gehemmt werden. Das Herz wird daher zur Seite geschoben. Die Richtung aber, nach welcher es ausweicht, ist nicht in einer Asymmetrie der ursprünglichen Anlage zu suchen, sondern in einer Verschiedenheit der beiderseits vorhandenen äusseren Widerstände. Wir dürfen nämlich nicht erwarten, dass auf Seiten des stumpfen, lufthaltigen Eipoles die Widerstände dieselben seien, wie auf Seiten des spitzen Poles. Mögen die Unterschiede auch gering sein, so können sie doch genügen, einen Ausschlag zu geben, welcher die gesammte, nachfolgende Asymmetrie der Eingeweide bestimmt.

Die Muskelplatten des Hinterkopfes bestehen, wie früher gezeigt wurde, während des 5. Stadiums aus einem, mit seiner Basis nach einwärts gekehrten Prisma, das nach aussen in eine Platte übergeht. Letztere spaltet sich der Fläche nach in eine dünne und schmale obere, und eine dicke und breite untere Schicht. Das Prisma entspricht dem Stammtheil, die sich spaltende Platte dem Parietaltheil der Muskelanlage. Jenes besteht aus animalelem und vegetativem Antheil, diese ist in ihren beiden Schichten rein animal. Statt einer isolirten vegetativen Muskelplatte zeigt sich im Parietaltheil des Hinterkopfes eine Verdickung des unteren Gränzblattes (taf. VII fig. I, 4).

Nach dem Schluss des Darmes bleibt das Stammprisma in dem dreieckigen Raum über dem Darm liegen. Dabei rückt es etwas nach aussen. An seine innere obere Kante legt sich die Gehörblase an; seine untere, innere Kante entfernt sich von der Chorda, und lässt einen kleinen Zwischenraum frei. Im Uebrigen füllt das Muskelprisma den von den Gefässen und Ganglienanlagen freigelassenen Raum ziemlich vollständig aus. Sein vegetativer Theil umwächst die absteigende Aorta, und liefert derselben ihre Muskulatur. Der obere Abschnitt dagegen, welcher bald ein radiärstreifiges Ansehen annimmt, ist die Anlage des Musculus temporalis. — Von der parietalen Muskelplatte theiligt sich die untere Schicht in der früher geschilderten Weise an der Bildung der Darm- und der Herzwand. Von ihr sind daher neben der Herzmuskulatur die Muskeln des Pharynx und diejenigen der Zunge und des Kehlkopfes abzuleiten. Die obere Schicht dagegen, die dem oberen Gränzblatte sich anlegt, liefert das System des M. digastricus.

Die Blutgefässe oberhalb des Darmes verhalten sich ähnlich wie im Mittelkopf. Der wichtigste Stamm ist auch hier die Aorta descendens, welche noch am äusseren Darmrand verläuft. Von Venen erscheinen die Fortsetzungen der tiefen Cerebralvenen, welche gerade so wie im Mittelkopf durch einige Verbindungsäste das Blut aus einem System höherer Longitudinalvenen aufnehmen. Am entwickeltsten ist dies kleine Netzwerk in der Umgebung der Gehörblase. Am hintern Ende des Hinterkopfes verlässt die untere Cerebralvene das Medullarrohr und wendet sich nach auswärts, um in eine Längsvene einzumünden, welche nach Aussen von der Urwirbelsäule verläuft. Dies ist die V. jugularis externa, oder vordere Cardinalvene, wie man sie nach Analogie der hinteren Cardinalvene auch nennen kann.¹⁾

Es ist zu beachten, dass die zuerst auftretenden Venen in Lücken des animalen Blattes verlaufen, während die Arterien dem vegetativen Blatte zugetheilt sind. Es gilt dies nicht allein vom Kopf, sondern überhaupt vom gesammten Körper. Einige Eigenthümlichkeiten der Venen erhalten dadurch ihre Erklärung, so der oberflächliche Verlauf ihrer stärkeren Stämme, und das Zurücktreten der glatten Muskulatur (besonders dasjenige der Ringmuskulatur) in ihren Wandungen.

¹⁾ Die oben gegebene Darstellung von dem Verhalten der ersten Venen habe ich hauptsächlich aus der Combination von Durchschnittsbildern gewonnen, sie steht übrigens mit der Darstellung von Rathke in vollständiger Uebereinstimmung, dessen vortreffliche Abbildungen (Entwicklungsgeschichte der Natter, taf. V, fig. 5, 6, 9, 10 u. s. w.) man vergleichen mag.

Oberes und unteres Blatt der parietalen Muskelplatte fassen die Parietalhöhle zwischen sich. Diese erfährt eine zunehmende Verengung einestheils durch das wachsende Volumen des in ihr liegenden Herzens, andernteils durch die schärfere Einbiegung des oberen Theiles der Parietalfalte. Von der ursprünglich vorhandenen breiten, bis in die Aussenzonen hinein sich erstreckenden Höhle wird durch die herabtretenden oberen Parietalfalten der Mitteltheil von den beiden Aussentheilen abgegränzt. Allerdings ist diese Abgränzung keine vollkommene, zwischen den unteren Kanten der Parietalfalten und dem falschen Amnion bleibt eine Spalte frei, welche eine bedeutende Erweiterung an der Stelle erfährt, wo das Herz sich durch dieselbe zur Seite drängt (taf. IX, fig. 3).

Jede Parietalfalte bildet einen gegen die Mittelebene vorspringenden Winkel; ihr oberer (innerer) Schenkel legt sich von der Seite und zum Theil von unten her der Wand des Vorderdarmes an, und es verwachsen eine Strecke weit die beiden an einander liegenden Blätter der Muskelplatte (taf. IX, fig. 2 u. 3). Die obere animale Platte erstreckt sich unter allmählicher Verjüngung um eine schmale Strecke über die Gränzrinne hinaus, und sie verliert sich im inneren Schenkel der Aussenfalte, indem sie mit dem oberen, gleichfalls rasch sich verdünnenden Gränzblatte verschmilzt.

Ihren hinteren Abschluss erhält die Parietalhöhle im oberen Theil des Halses. Es tritt hier die untere animale Muskelplatte mit der oberen in Verbindung, ein Verhältniss, das wir unten werden zu schildern haben.

Es bleibt mir übrig, bevor ich den Kopf verlasse, noch etwas von dessen äusseren Form zu sagen. Diese ändert sich vom 5. bis zum 7. Stadium nicht unbeträchtlich, theils in Folge der zunehmenden Einziehung der Parietalfalten, theils wegen der Umgestaltung des Gehirnes. Am Schluss des 5. Stadiums ist der Kopf in seinem hinteren Theile am breitesten (0,6 bis 0,65 mm.), nach vorn verschmälert er sich stätig bis zur Schlussstelle des Medullarrohres hin. Sein abgeschnürtes Ende besitzt demnach die Gestalt einer phrygischen Mütze. Bis zum Schluss des 7. Stadiums hat sich das Verhältniss umgekehrt, der Hinterkopf ist am schmalsten geworden. Sein emporgewölbter Theil misst über der Ohrblase weg 0,6 mm. Von da nimmt die Breite des Kopfes bis zu den Augenblasen zu, und sie erreicht hier ihr Maximum von 0,75 bis 0,9 mm. Nach vorn davon findet rasche Abrundung statt. Das abgeschnürte Vorderende des Kopfes ist erheblich breiter als hoch, und seine abgeplattete Gestalt erinnert auffallend an die Kopfform der Kaulquappe. Die obere Fläche des Vorderkopfes modellirt sich annähernd nach dem darunter liegenden Gehirn. Auch am Mittel- und Hinterkopf bildet das Gehirn einen axialen Vorsprung, neben welchem jederseits eine seichte, durch die Gehörblase unterbrochene Rinne folgt.

An der nach abwärts gekehrten Gesichtsfläche des abgeschnürten Kopfendes erkennt man eine von drei vorspringenden Wülsten umgebene, flache Grube, die Mundbucht. Ihre vordere Gränze bildet ein rundlicher, nach hinten convexer Vorsprung des Stirntheiles des Kopfes, der Stirnwulst. Seitlich von der Mundbucht liegen zwei parallele, dem Parietaltheil des Mittelkopfes angehörige Leisten, die Parietalleisten. Sie sind gleichfalls abgerundet. Da wo sie dem Stirnwulst begegnen, da findet sich jederseits eine seichte, nach vorn und Aussen laufende Fureche, die Augennasenfureche¹⁾, der wir früher schon begegnet waren (pag. 89). Damals verlief sie in einer senkrecht zur Körperaxe stehenden Ebene, nunmehr besitzt sie eine doppelte Krümmung, ihre Seitentheile sind nach Aussen, der Mitteltheil nach hinten convex, sie verläuft somit, wie die Basilarleiste des Gehirnes, hinter welcher sie gelegen ist. Die seit-

¹⁾ Wir besitzen eine Abbildung von Coste (l. c. *Espèce humaine* taf. II fig. 5), welche den Kopf des menschlichen Embryo in diesem Stadium zeigt; Stirnwulst, Parietalleisten und Mundbucht, sowie die Augennasenrinne treten darin sehr scharf hervor. Die Abbildung findet sich copirt bei Kolliker, l. c. p. 127, fig. 67.

lichen Enden der Augennasenfurche liegen an der Aussenseite der Augenblasen, ein Verhältniss, das auch schon früher bestanden hatte. Wir werden im nächstfolgenden Stadium finden, dass dies äussere Ende der Augennasenfurche zur Linse sich einstülpt. Nach hinten reicht die Mundbucht bis zur Umbiegung des Hornblattes in die Kopfkappe. Die Mundbucht erreicht ihre grösste Tiefe unter dem Endknopf der Axe. Von hier nach rückwärts bleibt sie längs der Mittellinie am tiefsten. Wie wir schon früher sahen, so findet da ein Zusammenhang zwischen dem Hornblatt und der unteren Wand des Vorderdarmes statt. Die beiden Parietalleisten biegen unter spitzem Winkel in den Aussentheil der vorderen Keimfalte um. Die Umbiegung geschieht da, wo die vordere Keimfalte von der seitlichen Gränzrinne geschnitten wird. Es entstehen so zwei, der Mittelebene zugekehrte Ecken, welche später als Unterkieferfortsätze mit einander sich vereinigen.

Rumpf. Die Abgliederung definitiver Abtheilungen, wie wir sie am Kopf so früh auftreten sahen, gestaltet sich am Rumpf erst viel später und, wenn es uns auch am Schluss des 7. Stadiums möglich ist, ungefähr die späteren Regionen zu fixiren, so fehlt doch noch viel zu einer charakteristischen Umgränzung derselben. — Wir hatten früher am Rumpf 3 provisorische Abtheilungen unterschieden: die Stammbeuge, die Rückenschwelle und den Endtheil. Wir haben auch bereits gezeigt, dass die Dorsalschwelle nichts mit dem Sinus rhomboidalis zu thun hat, sondern dass sie dem unteren Hals- und oberen Brusttheil des Rumpfes angehört. Hierüber, sowie über die sonstige Vertheilung der Regionen können am Schlus des 7. Stadiums keine ernstlichen Zweifel mehr walten. Der Endtheil des Rumpfes nämlich, dessen Modellirung früher nur sehr unbedeutend gewesen war, und in dessen Bereich daher die Primitivrinne, sowie die Gränzen der Stamm- und der Parietalzone allmählig sich verloren hatten, hat nunmehr eine schärfere Umgränzung erfahren. Eine seichte, nach hinten breiter werdende Furche, die Fortsetzung der Seitenrinne, trennt in ihm durchweg die Stammzone von der parietalen. Diese Furche umkreist den Keim auch von hinten her, und scheidet somit eine hintere Stammgränze von einem hinteren Parietaltheil ab. Letzterer bezeichnet das Gebiet des Schwanzes. Jenseits der Seitenrinne folgt als eine sanft gewölbte Falte die seitliche Keimfalte, welche nach vorn in die Wolff'sche Leiste übergeht; noch weiter aussen erscheint die Gränzrinne als eine, gleichfalls breite und seichte Furche. Am hinteren Ende des Keimes gehen die seitlichen Keimfalten sowohl, als die beiden Gränzrinnen bogenförmig in einander über. — Alle diese Bildungen treten auch für die Flächenansicht hervor, die Falten als dunkle, die Furchen als helle Bänder, und es erhält sonach nunmehr der Keim nach hinten eine Umgränzung, deren er vorübergehend entbehrt hatte. Derselbe erreicht seine grösste Breite am hinteren Ende der Stammzone, hier beträgt der Abstand zwischen den beiden Gränzrinnen bis zu 1,3 mm., gerade noch einmal soviel als im Halstheil des Rumpfes.

Indem sich der hintere Abschnitt des Keimes von seiner Umgebung schärfer abgränzt, treten auch charakteristische Verhältnisse der Längsbiegung an ihm auf. Wir finden nämlich von der Rückenschwelle ab nach rückwärts keinen stätigen Abfall bis zur Gränzrinne, sondern es zeigt das hintere Ende der Stammzone nochmals eine markirte Hebung mit nachfolgendem Abfall (taf. X, fig. VI); diese hintere Erhebung bezeichne ich als Sakralschwelle. Zwischen ihr und der Rückenschwelle bildet der Stammtheil des Keimes eine sanfte Einziehung, die wir nunmehr als hintere Stammbeuge oder als Lendentbeuge der vorderen Stammbeuge, oder Halsbeuge gegenüber stellen können. Es zeigt sonach jetzt der Halstheil des Rumpfes concave, der Rückentheil convexe, der Lendentheil abermals concave, und der

Sakraltheil wiederum convexe Biegung. Der Schluss des Medullarrohres reicht bis an den Beginn der Rückenschwelle, hier weichen seine Ränder aus einander, obwohl lange nicht in dem Maasse wie früher. Die früher so breite und lange Spindel ist kurz und schmal geworden. Die hinter der Rückenschwelle wiederum zusammentretenden Ränder der Primitivrinne divergiren dann abermals beim Uebergang auf die Sakralschwelle. Das Flächenbild zeigt uns also am Schluss des 7. Stadiums 2 verbreiterte Stellen der mittleren Furche, von denen die eine auf die Höhe der Rückenschwelle, die andere auf den Beginn der Sakralschwelle fällt. Die zweite verbreiterte Stelle schliesst die eigentliche Primitivrinne ab, und wir finden als Fortsetzung derselben nur noch eine sehr seichte Längsfurche, welche durch die hintere Parietalzone sich erstreckt. Diese Furche ist von 2 Streifen begränzt, welche an der Sakralschwelle an die weit dunkleren Ränder der Primitivrinne sich anschliessen. Die dunkle Umgebung der Primitivrinne ist auf der Höhe der Sakralschwelle in gleicher Weise verbreitert, wie die Rinne selbst, es entsteht so jener, etwas kolbig angeschwollene, dunkle Fleck, welcher allen Embryologen wohl bekannt ist.

Die Dimensionen der einzelnen Abschnitte sind wegen der mangelnden scharfen Gränzen schwer mit völliger Genauigkeit zu bestimmen. An dem, mit 16 Urvirbelpaaren versehenen Embryo vom Schluss des 7. Stadiums, dessen Kopfmaasse ich oben (pag. 113) mitgetheilt habe, gelangte ich für den Rumpf zu folgenden Werthen:

	Totale Körperlänge	Kopf bis zum 1. Urvirbel	Hals, vom 1. bis 14. Urvirbel inclus.	Rückenheil vom 15. Urvirbel bis zur Verschmälerung der Primitivrinne hinter der Dorsalschwelle	Lendenbeuge vom hinteren Ende der 1. bis zum vorderen Ende der 2. Verbreiterung der Primitivrinne	Sakralschwelle	Schwanztheil
Absolute Länge	5,6 mm.	1,55 mm.	1,62 mm.	0,65 mm.	0,73 mm.	0,55 mm.	0,50 mm.
Länge des Rumpftheiles = 100	135,5	35,5	40,0	16,05	18,02	13,59	12,34

Man sieht sofort, dass die hier erhaltenen procentischen Zahlen für die einzelnen Regionen des Rumpfes denjenigen sich nähern, die wir oben für das erwachsene Thier gefunden hatten (pag. 92). Am meisten Abweichung zeigt der Halstheil, welcher verhältnissmässig kürzer erscheint als später, während der Lumbosacraltheil länger ist. Die Unterschiede erscheinen indess sehr mässig, wenn wir einestheils den möglichen Fehlerquellen der Messung, andernteils den bedeutenden Richtungsänderungen Rechnung tragen, welche die Körperaxe später erleidet, Aenderungen, die auf die Entwicklung der Längendimensionen nicht ohne Einfluss bleiben können.

Die Umgestaltung, welche das hintere Ende des Keimes vom 3. bis zum 7. Stadium erfährt, sind im Wesentlichen auf ein Vorrücken der hinteren Keimzonengränze überhaupt, sowie auf eine Verschiebung der hinteren Keimfalte zurückzuführen. — Wie aus früheren Schilderungen erinnerlich ist (pag. 71 u. f.), so ist schon zu Ende des 3. Stadiums eine hintere Keimfalte vorhanden, die an manchen Präparaten sehr scharf hervortritt (z. B. taf. V, fig. V u. taf. XII, fig. 11, 12, 13). Mit der Umlegung der vorderen Keimfalte nimmt auch die hintere Keimfalte an Höhe ab und gleichzeitig an Länge zu. Ihr ursprünglicher Gipfel ist die mehrfach besprochene Dorsalschwelle, ihr hinterer Schenkel geht in den Endtheil des Keimes über. Dieser hintere Schenkel verlängert sich aber mehr und mehr, indem er die hintere Gränzrinne allmählig vor sich herschiebt, hierbei rücken neue, bisher der Aussenzone angehörige Abschnitte in den Keim hinein. Ferner hebt sich das der Gränzrinne zugekehrte Ende des hinteren Keimfaltenschenkels immer höher, und die, früher einfache hintere Keimfalte wird nunmehr zu einem lang-

gezogenen Rücken mit stärker gehobenen Anfangs- und Endtheil (Dorsal- und Sakralschwelle). Die Dorsalschwelle selbst erfährt gleichfalls eine Verschiebung. Sie tritt aus dem unteren Halstheil in den eigentlichen Dorsaltheil des Körpers. Die Stelle, an der das Mark verbreitert ist, wird dabei zusehends kürzer.

Bei der eben besprochenen Umwandlung, wie bei den übrigen Faltenverschiebungen kommen nicht allein die Aenderungen des Wachstumsdruckes in Betracht, sondern vor Allem auch die Modificationen, die in Folge der veränderten Keimscheibendicke in der Elasticitätsvertheilung eintreten. Die dicker und steifer werdenden Theile erfahren im Allgemeinen eine Geradstreckung und die Biegungsstellen rücken dabei an dünnere Randstellen hinaus. Aehnlichen Verhältnissen werden wir nachher wiederum bei den seitlichen Faltenssystemen begegnen. Beachtenswerth ist es, dass ein späteres Hineinziehen neuer Keimscheibenabschnitte in die Keimzone am hinteren Leibesende so ausgeprägt auftritt, während es schon in den seitlichen Regionen in weit minderem Maasse stattfindet, und vorn so gut wie gar nicht vorkommt. Der Unterschied in der Abhängigkeit des Wachstums vorderer und hinterer Keimscheibenabschnitte von der Zeit ist der Grund, weshalb trotz der ursprünglich so ähnlichen Anlage vorderer und hinterer Theile die endliche Gestaltung eine so verschiedene wird.

Halsgegend. Die vordere Gränze der Halsgegend lässt sich nach dem Auftreten des vordersten, die hintere nach demjenigen des 14. Urvirbelpaares bestimmen (letzteres Paar gliedert sich im Beginn des 7. Stadiums ab). Von den Organanlagen, welche die Halsgegend in diesen früheren Entwicklungsperioden umfasst, geht nur ein verhältnissmässig kleiner Theil in den Hals des entwickelten Geschöpfes über, die übrigen werden nach rückwärts in die späteren Brust- und Bauchabschnitte des Körpers geschoben. Ja, wie wir gesehen haben, so erleidet sogar ein dem Kopf ursprünglich angehöriges Organ, das Herz, eine solche Rückwärtsschiebung nach der Brust hin. Die Lunge, das Diaphragma, die Leber, das Pankreas, der Magen, sie Alle sind Organe, die im oberen Theil der Halsgend entstehen, und später erst aus der ursprünglichen in die bleibende Lage gelangen; desgleichen tritt von den parietalen Gebilden des animalen Blattes der äussere Theil nach rückwärts zum Thorax hin. Von den Anlagen der embryonalen Halsgegend sind es somit nur die Stammgebilde und ein Theil der inneren Parietalgebilde des animalen Blattes, welche in den bleibenden Hals übergehen, während die äusseren Abschnitte des animalen Blattes und diejenigen des vegetativen nach rückwärts sich verschieben. Ein Hauptmotiv dieser Verschiebung ist dasjenige, das wir schon bei der Gliederung des Kopfes betheiligt sahen, nämlich das prävalirende Wachstum der Axialgebilde des animalen Blattes. Immer mehr drängen sich das Medullarrohr und die Urvirbelsäule nach vorn hervor, und lassen die minder rasch wachsenden Theile hinter sich zurück. Diese Ueberholung im Wachstum würde indess nicht genügen, die Eingeweide des Halses soweit aus ihrer ursprünglichen Lage nach rückwärts zu versetzen, wenn nicht noch ein anderes wichtiges Lokomotionsmittel in der, später zu betrachtenden Krümmung vom Kopf und vom Nacken hinzukäme.

Das Medullarrohr zeigt im vordersten Halstheil conische Gestalt, seine Breite in der Höhe des 1. Urvirbels beträgt zu Ende des 7. Stadium 0,12 mm., von da nimmt der Durchmesser ab, bis zum 7. oder 8. Urvirbel, und erreicht hinter diesem seine grösste Schmalheit (0,1 mm.). Durchweg zeigt es sich seitlich comprimirt, seine Höhe beträgt vorn 0,17 bis 0,18, hinten 0,13 bis 0,14 mm. Die Dicke der Wandung nimmt von vorn nach hinten nicht erheblich ab, sie beträgt in der Seitenwand des Rohres

35 μ . Die Wand besteht hier, wie im gesammten Medullarrohr, noch ganz und gar aus radiär gestellten, dicht in einander gekielten Zellen, deren Form im Allgemeinen spindelförmig ist. Im Einzelnen sind über diese Zellen noch weitere Untersuchungen anzustellen. Soviel ist ohne Schwierigkeit zu erkennen, dass an die, etwas in die Länge gezogenen Kerne je ein feines Fadennetz sich anschliesst, wie wir es auch in den Zellen der übrigen archiblastischen Anlagen treffen, und früher bereits (pag. 74) geschildert haben.

Die obere Wand des Medullarrohres liegt im gesammten Halstheil, sowie im Kopftheil unmittelbar dem Hornblatt an, dieses ist an der Nathstelle sehr verdünnt. Ueber den Wirbeln nimmt das obere Gränzblatt an Dicke beträchtlich zu (bis zu 20 μ) und es liegen seine, mit einem ausgezeichneten inneren Fadennetz versehenen Zellen in doppelten Schichten über einander. Im Parietaltheil findet eine sehr allmähliche Verjüngung statt, und erst am Grunde der Gränzrinne geht das Blatt ziemlich rasch in den nur wenige (6—8) Mikromillimeter dicken Aussentheil über. Dasselbe Verhältniss treffen wir auch in den mittleren und hinteren Abschnitten des Rumpfes wieder, ja es ist hier die Verdickung des oberen Gränzblattes über der Urwirbelpatte und über dem inneren Parietaltheil noch beträchtlicher, als im vorderen Halstheil. Wie wir später nachweisen werden, so findet in dem also verdickten Gränzblatt eine weitere Spaltung in eine oberflächliche und eine tiefere Lage statt. Von diesen ist blos die erstere als Anlage der Epithelialgebilde anzusehen, wir müssen daher die Bezeichnung „Hornblatt“ auf sie beschränken, und für die Gesamtschicht den indifferenten Namen eines Gränzblattes beibehalten.

Unmittelbar neben dem Medullarrohr senkt sich vom oberen Gränzblatt aus als eine 3seitige prismatische Leiste, der Zwischenstrang in die Tiefe. Seine innere Seite berührt unmittelbar das Medullarrohr; seine untere Kante legt sich der Innenseite der Urwirbel an (taf. IX, fig. 4 bis 7). Alternirend finden sich an ihm Stellen grösserer und geringerer Tiefe, wie man dies sieht, wenn man Schnitte von mässiger Dicke bei wechselnder Schraubenstellung untersucht. Noch steht Anfangs der Zwischenstrang in vollständiger Continuität mit dem übrigen Gränzblatt. Im Verlauf des 7. Stadiums aber ändert sich dies Verhältniss. An der Stelle, wo der Zwischenstrang lag, erscheint das Gränzblatt mit einem Mal viel dünner als zuvor. Dafür liegen nunmehr unter demselben aufgelöste Zellenhaufen, die, wie jener Strang, einen dreieckigen Querschnitt besitzen. Es sind dies die Anlagen der sensibeln Spinalganglien. Nach Innen schiebt sich ihr zugespitzter Rand über das Medullarrohr weg, und liegt ihm mehr oder weniger innig an, nach Aussen geben sie Fortsätze ab, welche eine Strecke weit über den Urwirbeln weglafen. Nach Unten drängen sie sich in den Zwischenraum zwischen Urwirbeln und Medullarrohr ein, an die ersteren dichter als an das letztere herantretend. Später wird der grössere Theil ihrer Masse in diesen Zwischenraum vorgeschoben. Die Wurzel-Verbindung mit dem Medullarrohr vermag ich mit Sicherheit erst vom 8. Stadium ab zu erkennen, ebenso sind die vorderen Nerven-Wurzeln während des 7. Stadiums nicht vorhanden. Dagegen sah ich an einigen Präparaten aus dieser Zeit feine Fäden aus der Seitenwand des Halsmarkes in die angränzenden Urwirbel eintreten (taf. IX, fig. 7), welche der Lage nach die Accessoriuswurzeln sein können. An Präparaten anderer gleich entwickelter Serien vermochte ich indess diese Fasern nicht wieder zu finden.

Ob der gesammte Zwischenstrang bei Bildung der sensibeln Ganglien aufgebraucht wird, muss als offene Frage betrachtet werden. Einzelne Beobachtungen haben mir wahrscheinlich gemacht, dass seine innerste Schicht zum Theil in's Rückenmark mit hereingenommen, und zur Bildung der Substanz des Rolando verwendet werden. Indess möchte ich zur Zeit auf diese Behauptung kein allzugrosses Gewicht legen. Schliesslich könnte man, da Medullarplatte und Zwischenstrang ursprünglich ein

Ganzes bilden, über die Abgränzung streiten, die zwischen beiden Bildungen als definitiv darf angenommen werden.

Die Chorda dorsalis, dem Medullarrohr während der gesamten 6. und 7. Periode noch dicht anliegend, beginnt gleichwohl scharf sich abzugränzen. Sie stellt nunmehr einen drehrunden Strang von $35\text{--}40\ \mu$ Dm. dar, der ringsherum von einer dünnen, anscheinend structurlosen Scheide umgeben ist. Die Zellen sind nach Art eines Drüsenganges strahlig geordnet, und sie lassen ein mittleres Lumen frei von $8\text{--}10\ \mu$ Dm. — Die Verbindung der Chorda mit dem Darmdrüsenblatt löst sich im oberen Halstheil vollständig. Zwischen beiden Bildungen entsteht ein breiter Zwischenraum, in welchen sich später von beiden Seiten her die Aorten eindringen. Nicht unwahrscheinlich ist es, dass der Druck, der nach Eintritt der Bluteirkulation Seitens der Aorten auf ihre Nachbarschaft ausgeübt wird, bei der Lösung des Darmdrüsenblattes von der Chorda mit theiligt ist.

Wie die Chorda dorsalis, so sondern sich auch die Urwirbel des Halses während des 6. und 7. Stadiums vollständiger von ihrer Umgebung. Die zuerst entstandenen werden auch zuerst von allen Verbindungen frei. Am frühesten und vollständigsten löst sich, wie wir schon früher sahen, die Verbindung mit dem Medullarrohr, dann diejenige vom unteren und vom oberen Gränzblatt, noch später diejenige mit der Chorda und zuletzt diejenige mit den Seitenplatten. Bei den hinteren Halswirbeln hat sich zu Ende des 7. Stadiums noch die Verbindung mit den Seitenplatten und zum Theil die mit dem Axenstrang erhalten (taf. IX, fig. 6 u. 7).

Von der Fläche gesehen erscheinen die Urwirbel als kleine quadratische Felder von 0,1 mm. Durchmesser. Im senkrechten Durchschnitt dagegen erweist sich ihre Gestalt minder regelmässig. Von den successiv auftretenden Formen können die Abbildungen taf. IX, fig. 7, 6, 5 u. 4 eine Uebersicht geben. Stets erhält sich das Verhältniss, dass die innere Wand beträchtlich breiter als die äussere, und entsprechend der Wölbung des Medullarrohres concav gekrümmt ist. Die obere Wand ist convex, die untere Wand, Anfangs gleichfalls convex, später concav, eine Umwandlung, die mit der gleich zu besprechenden Verschiebung der Aorten wesentlich zusammenhängt. Die Urwirbelrinde, deren Ableitung ich in einer früheren Schilderung gegeben habe (pag. 50 u. 51), zeigt Anfangs ringsumher radiär streifigen Bau, während der Kern aus rundlichen Zellen besteht. Von einer Höhlung im Innern ist an den Urwirbeln des Halses Nichts wahrzunehmen.

Mit zunehmender Vergrösserung der Urwirbel nimmt deren obere Fläche an Wölbung beträchtlich zu, und neigt sich nach auswärts, zugleich verändert sich die Gestaltung der Urwirbelrinde. Der animale Theil der letzteren löst sich nämlich vom vegetativen Theile ab, unter gleichzeitiger Einrollung seiner Ränder. Die frühere innere und die äussere Wand der Urwirbelrinde drängen sich in den Kern ein, und kommen hiermit unter die frühere obere Wand des Urwirbels zu liegen. Es scheidet sich auf diese Weise vom übrigen Urwirbel ein Bestandtheil ab, den Remak die Rückentafel oder Muskelplatte genannt hat. Remak leitet von ihm zunächst die Rückenmuskeln, weiterhin aber auch die seitlichen und vorderen Rumpfmuskeln ab. Erstere Ableitung ist richtig, die letztere dagegen nicht haltbar. Die parietale Rumpfmuskulatur entsteht aus dem parietalen Theil der animalen Muskelplatte.

Der untere Abschnitt der Urwirbelrinde verliert bald seine streifige Beschaffenheit. Derselbe umwächst von aussen und von oben her die Aorten, und liefert diesen ihre muskulöse Wand (taf. IX, fig. 4). Was die Urwirbelkerne betrifft, so lässt bekanntlich Remak aus ihnen die Spinalganglien entstehen. Der sensible Theil der Spinalganglien entsteht aber, wie ich oben nachgewiesen habe, ausserhalb der Urwirbel aus dem Zwischenstrang. Allerdings legen sich die Spinalganglien später der Innentfläche der

Urwirbel und speziell dem umgeschlagenen inneren Theil der Rückentafeln innig an, allein eine Ableitung derselben aus den Urwirbelkernen scheint mir in keiner Weise möglich. Dagegen sind die Ganglien des Sympathicus, zunächst diejenigen des Gränzstranges, weiterhin aber auch diejenigen der visceralen Geflechte auf die Kerne der Urwirbel zurückzuführen.

Mit der Abgliederung der Urwirbel von den Seitenplatten tritt je an der Aussenseite der ersteren ein Zellenstrang auf, welcher bald zu einem hohlen Gang sich gestaltet. Es ist dies der Urnierengang von Remak. Die Ableitung dieses Ganges ist nicht leicht: Remak leitete ihn bekanntlich von seinem mittleren Keimblatt ab. Ich selbst hatte bei einem früheren Anlass geglaubt, den Gang als Abschnürungsproduct jener Rinne auffassen zu dürfen, die ich in gegenwärtiger Schrift Zwischenrinne genannt habe, während ich sie früher als Urnierenfalte bezeichnet hatte¹⁾. Diesen Versuch der Ableitung halte ich jetzt für verfehlt. Wie ich in einem der früheren Capitel bereits mitgetheilt habe, und wie auch Dursy mit Recht hervorhebt, so erstreckt sich die Zwischenrinne bis an das vordere Ende des Kopfes, das heisst also viel weiter als der Urnierengang. Die Schicksale der Zwischenrinne bin ich im Stande gewesen, wie ich glaube, vollständig zu verfolgen, und ich habe von einer Betheiligung derselben an der Bildung des fraglichen Ganges nichts wahrnehmen können. Unter diesen Umständen setzt es mich in eigenthümliche Verlegenheit, dass Hensen²⁾ die von mir verlassene Darstellung aufgenommen und neuerdings gegen mich selbst vertheidigt hat. Die Annahme, zu der ich gelangt bin, ist die, dass der Gang aus den äusseren Abschnitten der Urwirbelkerne hervorgeht. Von diesen tritt ein Theil der Zellen durch die Lücke, welche zwischen dem Stammtheil und dem Parietaltheil der animalen Muskelplatte entsteht, und die austretenden Massen sammeln sich zu einem, neben der äusseren Urwirbelwand herlaufenden Längsstrange. Letzterer hängt Anfangs mit dem Reste der Urwirbelkerne noch durch breite Brücken zusammen, wie man zuweilen an senkrechten Schnitten erkennt. Im Flächenbilde zeigt sich der Gang bei seinem ersten Auftreten aus sehr vielen kürzeren Zellsträngen zusammengesetzt, welche je nach vorn und nach hinten aus der äusseren Seite der Urwirbel hervortreten, und unter spitzen Winkeln sich kreuzen. Es ist somit der Strang Anfangs nicht von kompaktem, sondern von lockerem Gefüge, und er besteht aus vielen einzelnen, der Länge nach aneinander sich reihenden Segmenten.

Ich trete durch die eben entwickelte Darstellung mit Hensen in Widerspruch, welcher mit Bestimmtheit den Urnierengang aus einer vom Hornblatt abstammenden Leiste ableitet. Ich habe beim Hühnchen Nichts von einem solchen Bildungsmodus erkennen können, trotz grosser aufgewendeter Aufmerksamkeit und trotzdem, dass ich ihn zur Rettung meiner früheren Behauptung gern gesehen hätte. Auch habe ich eine so grosse Menge von Präparaten untersucht, dass mir die Abschnürung kaum hätte entgehen können. Immerhin gebe ich zu, dass es in diesen Dingen leicht möglich ist, ein entscheidendes Zwischenstadium zu übersehen. Zur Zeit möchte ich vermuthen, dass Hensen's Beobachtungen sich auf einige jener Verbindungsfäden beziehen, welche anfänglich zwischen oberem Gränzblatt und animaler Muskelplatte vorhanden sind.

Die beiden Seitenplatten sind im ganzen Halstheil des Embryo durch einen flachen, von Innen nach Aussen etwas breiter werdenden Spalt geschieden, die primitive Bauchhöhle. Im vordersten Theil des Halses ist die obere Seitenplatte etwas dünner, als die untere. Die letztere ist hier nämlich von gemischtem Character, sie enthält die Fortsetzung der unteren animalen Platte des Kopfes, neben der

¹⁾ Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstockes. M. Schultze's Archiv Bd. I, p. 161.

²⁾ Hensen, Virchow's Archiv Bd. 38, p. 81 u. M. Schultze's Archiv Bd. III, p. 502.

neu auftretenden vegetativen Muskelplatte. Bald tritt indess das erstere Element in ihr zurück, und es ist nun die untere Platte durchweg schmaler, und wohl um die Hälfte dünner, als die obere. Beide Platten besitzen ihre grösste Dicke im inneren Parietaltheil, und sie verdünnen sich allmählig beim Uebergang in den äusseren. Unter einander stehen sie durch einen Plattenabschnitt in Verbindung, welchen v. Baer als Gekrösplatte, Remak als Mittelplatte bezeichnet hat. Dieser Verbindungstheil nimmt bald an Höhe zu und stellt sich vertikal. Sein oberer Abschnitt gehört der animalen, sein unterer der vegetativen Muskelplatte an. Letzterer Antheil ist von Anfang an breiter, als der erstere. Der äussere Abschnitt der oberen Seitenplatte hängt durch zahlreiche Zellen und Zellausläufer mit dem oberen Gränzblatt zusammen, der innere Abschnitt, $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ der Breite umfassend, ist völlig frei. Zwischen der unteren Seitenplatte und dem unteren Gränzblatt besteht keinerlei Verbindung mehr. Beide Schichten sind durch das zwischengeschobene Gefässblatt ihrer ganzen Breite nach getrennt.

Eine besondere Besprechung erfordern die Beziehungen der Seitenplatten zum hinteren Herzsende. Die Stelle, wo das Herz in seine beiden Venenschenkel sich trennt, liegt am Schluss des 7. Stadiums in der Höhe vom 2. bis 3. Urwirbel. Die Muskelwand öffnet sich hier, wie wir früher sahen, an ihrer unteren Seite, und die beiden Venenschenkel des Muskelherzens sind nicht mehr geschlossene Röhren, sondern flache, nach Unten offene Halbrinnen, deren Ränder, nach Aussen und nach Innen sich umbiegend, in die anstossenden Theile der parietalen Muskelplatten übergehen. Die beiden Rinnen theilen sich gabelig, indem sie einestheils nach Aussen, andernteils nach Hinten sich fortsetzen. Beide Zweige verlaufen unter allmählicher Abflachung über den noch offenen Theil des Darmes weg.

Die obere Wand der hinteren Herzschenkel tritt der ganzen Länge nach mit der oberen animalen Muskelplatte in Berührung (man vergl. z. B. taf. IX, fig. 4). Die beiden Schichten der animalen Muskelplatte verbinden sich sonach mit einander längs einer, schräg von innen und vorn nach hinten und aussen laufenden Linie. Es erfährt hierdurch die Parietalhöhle einen hinteren Abschluss gegen die Bauchhöhle hin, und dieser, durch Bestandtheile der animalen Muskelplatte vermittelte Abschluss muss als Anlage des Diaphragma betrachtet werden. Es kann befremden, dies Organ im obersten Abschnitt des Halses angelegt zu finden, allein es theilt dies Schicksal mit all den Organen, die an dasselbe anstossen, mit dem Herzen, mit der Lunge und mit der Leber. Auch giebt zeitlebens seine Innervation von Plexus cervicalis superior aus Zeugniss, dass die Stätte seiner ersten Bildung ganz anderswo zu suchen ist, als auf der Gränze von Brust- und Bauchwirbelsäule.

An die untere animale Muskelschicht legt sich im oberen Halstheil die vegetative Muskelplatte an. Anfangs bilden beide Platten noch ein Ganzes, dann aber schwindet jene allmählig und die letztere bleibt allein übrig. — Da die histologischen Elemente der Muskelplatten zu der Zeit noch keine charakteristischen Merkmale besitzen, so könnte wohl die gegebene Darstellung etwas willkürlich erscheinen. Indess sind es folgende Umstände, die mich zu derselben bestimmen. Von der hinteren Gränze der Parietalhöhle ab nimmt der dem oberen Gränzblatt anliegende Theil der animalen Muskelplatte allmählig an Breite und an Mächtigkeit zu, während die untere Platte, Anfangs noch dicker als die obere, bald schmaler und dünner als jene wird. Ferner verliert sich im oberen Halstheil ziemlich rasch die Verdickung, die der parietale Abschnitt des unteren Gränzblattes am Hinterkopf besessen hatte, eine Verdickung, von der wir früher zeigten, dass sie die Stelle des nicht abgespaltenen Theiles der organischen Muskelplatte vertritt. Endlich fällt auch das schliessliche Entwicklungsergebniss schwer in's Gewicht: der Oesophagus, welcher aus dem vorderen Halsabschnitte des Darmes hervorgeht, enthält bekanntlich in seinen höheren Regionen vollständig gemischte Muskulatur, während in der unteren Hälfte

die quergestreiften Fasern allmählig sich verlieren, und durch eine rein organische Muskulatur ersetzt werden. — Natürlich sind alle diese Besonderheiten der Muskelvertheilung schon bei der allerersten Blätterspaltung angelegt worden, auch haben wir bereits bei deren Besprechung darauf hingewiesen, wie bei all der Gesetzmässigkeit, die diesen Vorgang beherrscht, das Grundschema doch verschiedentlich beträchtliche Modificationen erleidet.

Von den Gefässen des Halses treten zunächst die Aortae descendentes in den Vordergrund. Dieselben erleiden eine allmähliche Verschiebung medianwärts. Ursprünglich unter der Gränze von Urwirbeln und von Seitenplatten gelegen, rücken sie unter die Urwirbel, und schliesslich treten sie sogar über deren inneren Rand hervor in den Zwischenraum, der zwischen der Chorda dorsalis und dem Darmdrüsenblatt entstanden ist. Hier begegnen sie sich im Verlauf des 5. Stadiums und verschmelzen unter einander. Während des Durchtrittes unter den Urwirbel durch werden sie von deren unterer Wand von oben und aussen her umwachsen (taf. IX, fig. 4). — Die Aorten sind die innersten und zugleich die weitesten Repräsentanten eines ganzen Systemes von arteriellen Röhren, welche aus dem Gefässblatt hervorgegangen sind. Die inneren dieser Gefässe sind in den Zwischenraum zwischen dem Darmdrüsenblatt und der organischen Muskelplatte eingeschoben, die äusseren dagegen besitzen keine unmittelbare archiblastischen Bedeckung.

Von der Wand der Aorten oder von derjenigen ihrer nächsten Seitenzweige (der Arteriae intervertebrales) gehen schon im 6. Stadium dünne, solide, aus Spindelzellen gebildete Fortsätze ab, welche in die Zwischenräume zwischen je zwei Urwirbeln eintreten. Sie sind bei der Flächenansicht sowohl, als an Sagittalschnitten leicht zu erkennen (taf. X, fig. V, 1); sie erfüllen Anfangs den dargebotenen Raum nur zum kleinsten Theil, später werden sie gleichfalls hohl, und wandeln sich zu Gefässen um (Rami dorsales und spinales der Arteriae intervertebrales). Sie sind zugleich die Vorläufer der Wirbelbogen. — Von ihnen aus treten ferner Fortsätze nach einwärts in den Zwischenraum zwischen Medullarrohr und Urwirbeln, welche der Länge nach unter einander sich verbinden, und so zur ersten Anlage der Rückenmarkshäute sich gestalten. Andere feine Ausläufer sieht man von der Aortenwand zur Chorda dorsalis treten (taf. IX, fig. 5 und 6). Von ihnen aus entwickelt sich später die Binde substanzmasse, welche die Chorda umhüllt, und welche zur Grundlage der Wirbelkörpersäule wird. Die Bildung einer compacten Hülle um die Chorda und um das Medullarrohr herum beginnt übrigens erst im Verlauf des 5. und der nachfolgenden Stadien.

Als Hauptvenen des Halses erscheinen die bereits oben erwähnten Stämme, welche jederseits an der Aussenseite der Urwirbel über dem Urnierengang verlaufen, die Cardinalvenen. Die Lage der Cardinalvenen correspondirt völlig der primären Lage der absteigenden Aorten. Wie diese in die Lücke zwischen Stammtheil und Parietaltheil der vegetativen Muskelplatte sich einbetten, so entstehen jene in einer ähnlichen Lücke zwischen Stamm- und Parietaltheil der animalen Muskelplatte. (taf. IX, fig. 4 bis 7 zeigt die fragliche Lücke, wogegen das Einzeichnen der Gefässröhren selbst versäumt worden ist.) Es sind die Cardinalvenen beträchtlich enger, als die absteigenden Aorten. Während am Schluss des 7. Stadiums der Durchmesser der letzteren im oberen Halstheil bis zu 0,1 mm beträgt, so beträgt derjenige der Cardinalvenen nicht mehr als 20 bis 25 μ . — Wie die Aorten aus der schlingenförmigen Verbindung einer grossen Zahl von Gefässanlagen entstehen, welche längs des Darmdrüsenblattes aus der Aussenzone in den Keim hereinwachsen, so bilden sich auch die Cardinalvenen durch die longitudinale Vereinigung einer Reihe von Gefässen, welche längs des oberen Gränzblattes in den Embryo gelangen. Auch die Cardinalvenen sind daher Anfangs mehr als eine Reihenfolge von Gefässschlingen, denn als

eigentliche Stämme zu bezeichnen. — Die Gefässanlagen, welche dem oberen Gränzblatt folgen, entwickeln sich, wie früher gezeigt wurde, etwas später als die tieferen, dem unteren Gränzblatte aufliegenden Schichten; sie stehen mit diesen im Bereich des Gefässhofes in Verbindung. In der Aussenzone und in der Parietalzone bleiben beide Lagen von einander getrennt, wogegen sich innerhalb der Stammzone gleichfalls Verbindungen zwischen ihnen herstellen. Es senden nämlich auch die Cardinalvenen Anfangs solide, später hohl werdende Fortsätze zwischen die Urwirbel hinein, welche mit den von den Aorten ausgehenden Fortsätzen zusammentreffen, und sodann zu Verbindungsröhren zwischen dem Aortensystem und demjenigen der Cardinalvenen werden. Endlich treten auch im Bereich der hinteren Herzschenkel höher gelegene und tiefere Gefässe mit einander in Verbindung und diese Verbindungen sind es, welche den Abfluss des Blutes aus den höher liegenden Venen nach dem Herzen hin vermitteln. Die anfängliche Verbindung der Körpervenen mit dem hochliegenden Venensystem der Aussenzone erleidet mit zunehmender Einziehung der Parietalfalten eine Unterbrechung, es erhält sich bloß die gemeinsame Einmündung der früher vereinigten Systeme in das Herz.

Wenige Worte sind über die äussere Form des Halstheiles am Schluss des 7. Stadiums zu sagen. Wie schon früher bemerkt, so zeigt der gesammte Halstheil eine nach unten convexe Längsbiegung. Die Breite des über die Gränzzrinne sich erhebenden Stückes ist vorn am beträchtlichsten 0,6 mm, sie nimmt gegen die Mitte des Halses ab bis auf 0,45 mm, und nach hinten wiederum zu, bis zu 0,55 mm. Die grösste Erhebung des Halstheiles über das Niveau der Gränzzrinne beträgt vorn 0,4 mm., hinten etwa 0,23 mm. Es ist somit zu der Zeit der abgeschnürte Halstheil noch breiter als hoch. Schärfer als früher treten die bereits pag. 87 erwähnten Leisten und Rinnen hervor. Die Gränzzrinne ist, wenigstens im vorderen Halstheil, soweit eingezogen, dass sie unter die Wolff'sche Leiste zu liegen kommt, es ist demnach der Abstand des Grundes beider Gränzzrinnen von einander geringer, als derjenige des vorspringendsten Theiles der beiden Wolff'schen Leisten.

Brust-, Bauch- und Beckenzone. Die Sonderung der Urwirbel sowohl, als die Schliessung des Medullarrohres sind zu Ende des 7. Stadiums nicht über den allervordersten Rückentheil des Keimes fortgeschritten, ebenso ist die übrige Gliederung und die Abschnürung des Keimes je in den weiter rückwärts liegenden Zonen hinter derjenigen der vorderen zurückgeblieben. Immerhin würde man irren, wollte man erwarten, nunmehr in den hinteren Leibesabschnitten genau die Bilder wiederzufinden, welche in früheren Perioden die vorderen Zonen geliefert hatten. Jede Zone zeigt bei Durchlaufung ihres Entwicklungsganges ihre Eigenthümlichkeiten, welche einestheils bedingt sind durch die bereits gewonnene Gestaltung der angrenzenden Theile, andernteils durch die Verschiedenheiten in der relativen Vertheilung ihrer Wachstumsenergie. Es wird demgemäss vorn, wo die Stammzone beträchtlich breiter angelegt ist, als hinten, dies auch seinen Ausdruck in den Formen finden, die der betreffende Keimscheibenabschnitt successive durchläuft. Es wird ferner, wie wir dieses bereits zur Genüge hervorgehoben haben, die Entwicklung der Transversalfalten an den Stellen anders sich gestalten, welche in longitudinalem Sinn convex gebogen sind, als an denen, die eine concave Einziehung besitzen. Dabei ist wohl zu berücksichtigen, dass diese Biegung auch auf die Massenvertheilung Einfluss haben muss, in dem Maass, dass dadurch das ursprünglich gegebene Wachsthumsgesetz völlig verdeckt werden kann. Die Anlage des gesammten Keimes, die der Stammzone, und speciell diejenige der Medullarplatte zeigen ursprünglich

vom Wachsthumseentrum nach rückwärts stetige Breitenabnahme. In Folge der Längsbiegung des Keimes aber häuft sich in gewissen Zonen die Masse reichlicher an, aus anderen wird sie verdrängt; es bilden sich abwechselnde Zonen grösserer und geringerer Mächtigkeit, sowie grösserer und geringerer Breite. Im Allgemeinen sind es im oberen Keimblatt die convex gebogenen, stärker gezerrten Abschnitte, welche eine Verjüngung erfahren (Dorsal- und Sakralschwelle), während die concaven Abschnitte (hinterer Cervical- und Lumbartheil) in Folge der stattfindenden Zusammendrängung zu bedeutenderer Massenenwicklung gelangen.

Wie bereits oben erwähnt wurde (pag. 115), so nimmt die Wölbung der Dorsalschwelle vom 5. Stadium an nach und nach ab, die im Flächenbild erkennbare Spindel wird daher kürzer, und zugleich verliert sie mehr und mehr an Breitenausdehnung. — Vor der Höhe der Schwelle erscheinen die meisten Primitivorgane des Keimes schon deutlich abgegliedert, wenn auch noch nicht völlig von einander getrennt (taf. IX, fig. 8 und 9). Das Medullarrohr, entweder bereits geschlossen oder noch einen oberen Spalt zeigend, ist seitlich comprimirt, im Uebrigen regelmässig gewölbt. Seitlich von ihm findet sich, eben so wie weiter vorn, ein prismatischer Zwischenstrang, an welchen der sehr dicke und doppelt geschichtete Parietaltheil des oberen Gränzblattes sich anfügt. Der Grund des Medullarrohres steht mit dem ziemlich dicken Axenstrang in Verbindung; eine scharfe Gränze legt sich nur allmählig zwischen beiden Bildungen an. Dabei zeigt sich, dass, während die Seitenhälften des Medullarrohres in bekannter Weise aus radiär gestellten, mehrfach geschichteten Spindel- oder Kegelzellen bestehen, die untere Wand durch einen prismatischen, aus rundlichen Zellen bestehenden Strang gebildet wird, der wie ein vom Axenstrang in das Medullarrohr eindringender Fortsatz erscheint. Vom Axenstrang nach aufwärts tritt der innere Abschnitt der animalen Muskelplatte als dünne Zellschicht zur unteren Kante des Zwischenstranges. Er ist vom Medullarrohre durch einen hellen Zwischenraum geschieden. Mit dem Darmdrüsenblatt steht der Axenstrang bereits im unteren Halstheil, und weiterhin im gesammten Rückentheile noch während des ganzen 7. Stadiums in fester Verbindung.

Die Urwirbelplatten, soweit sie überhaupt geschieden sind, zeichnen sich im vorderen Rückentheile dadurch aus, dass sie von sehr lockerem Gefüge sind. Obere und untere Muskelplatte liefern eine sehr dünne, zur Zeit noch nicht radiär gestreifte Rinde; ein unbedeutender, dem unteren Rand der Urwirbelplatte anliegender Kern geht aus seitlichen Fortsätzen des Axenstranges hervor. Im Uebrigen findet sich im Innern der Urwirbelplatten, und zwar besonders in deren medianem Abschnitt ein unregelmässiges, von einzelnen Zellenzügen durchsetztes System von Lücken. Etwas compacter als die Urwirbelplatten erscheinen die Seitenplatten. Durchweg sieht man die dicke obere und die dünne untere Platte aneinanderweichen, und zwar von aussen nach innen fortschreitend. Der laterale Abschnitt der oberen Platte hängt durch reichliche Fortsätze mit dem oberen Gränzblatt zusammen, schliesslich verschmelzen beide Bildungen vollständig, indem sie sich gegen den Grund der Gränzzinne hin verjüngen, und sie gehen beim Uebergang auf die Aussenfalte in eine einfache dünne Zellenplatte über. Von einer Anlage des Urnierenganges ist nichts zu erkennen, dieselbe erstreckt sich nicht weiter nach rückwärts als die gegliederten Urwirbel.

Die Gefässe des vegetativen Blattes bleiben im Dorsaltheil des Embryo je länger, je weiter von der Mittelebene entfernt. Die absteigende Aorta reicht daher im 7. Stadium nur bis in den obersten Dorsaltheil. Vom Anfang der Dorsalschwelle ab geht sie in eine, schräg nach aussen zurückweichende Reihe von dünnen und zum Theil unvollständig entwickelten Gefässanlagen über. Aus dieser schrägen Reihenfolge von Gefässschlingen entwickelt sich weiterhin die Arteria omphalo-mesenterica. Die untere Fortsetzung der Aorta descendens bildet sich erst mit der Gliederung der Urwirbel. — Auch die

dem oberen Gränzblatt folgenden Venenanlagen bleiben im Dorsaltheil dem Keime noch fern. — In der Aussenzone des Dorsaltheiles treten zahlreiche Fortsätze der Gefässwandungen zum oberen Gränzblatt, und breiten sich flach an dessen unteren Seite aus (taf. IX, fig. 8).

Auf der Höhe der Dorsalschwelle gewinnen die Durchnitte durch den Keim einen ganz eigenthümlichen, auf den ersten Blick schwer verständlichen Character (taf. IX, fig. 10 und 11). Wie schon früher, so ist auch jetzt der axiale Abschnitt des Keimes an der Stelle um $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ dicker als in der unteren Hals- und vorderen Rückenzone, und wenigstens um die Hälfte mächtiger, als in den dahinter liegenden Zonen. Ein umgränztes Medullarrohr ist in der Regel nicht zu erkennen. Statt seiner erscheint eine schmale und seichte Rinne, deren unmittelbare Umgebung noch einen radiär streifigen Character besitzt. Die Rinne ist eingebettet in einen dicken, beinahe cylindrischen Zellenstrang (von 0,16 bis 0,2 mm. Durchmesser), welcher den Zwischenraum zwischen dem oberen und unteren Gränzblatt einnimmt. Dieser Strang, den man versucht sein könnte, für den Axenstrang zu nehmen, umfasst beträchtlich mehr als dieser. Seine äusseren Schichten bestehen aus dem Stammitheil der animalen Muskelplatte; unter ihnen folgt das Material des Zwischenstranges, und die Mitte wird gebildet durch eine Masse, welche die unmittelbare Verbindung vom Darmdrüsenblatt mit dem oberen Gränzblatt herstellt, und die dem vereinigten Medullarrohr- und Axenstrang entspricht. Bei der späteren Scheidung lösen sich die äusseren Schichten ab. Das Medullarrohr dagegen bleibt noch eine Zeitlang als eine compacte Masse mit dem Axenstrang in breiter Verbindung, so dass die Gränze beider nur höchst annähernd bestimmt werden kann (taf. XI, fig. I, 18). An Präparaten, wie den auf taf. IX, fig. 10 und 11 dargestellten, ist es schwer, die Zusammensetzung des geschilderten Zellenstranges zu verstehen, höchstens erkennt man, dass dessen äussere Schichten etwas anders stratificirt sind als die inneren. Dagegen trifft man, theils in etwas früheren, theils in etwas späteren Zeiten Verhältnisse, die über den wirklichen Thatbestand keinen Zweifel erlauben. Auf taf. VIII, fig. IV, 3 ist z. B. aus einem etwas weiter entwickelten Stadium ein Durchschnitt durch die Dorsalschwelle dargestellt, an welchem Medullarrohr, Zwischenrinne, animale Stammuskeln und Axenstrang sämmtlich scharf geschieden sind. Man sieht aber, wie eine leichte Zusammendrängung der Theile genügen würde, um das hier dargestellte Bild demjenigen von taf. IX ähnlich zu machen. Die taf. VIII, fig. IV mitgetheilte Schnittserie zeigt übrigens eine auffallende Entwicklung der Zwischenrinne. In ähnlicher Weise habe ich an demselben Leibesabschnitte im Beginn des 8. Stadiums die Zwischenrinne wiederholt sehr mächtig gefunden.

Am schwierigsten ist es, im Bereich der Dorsalschwelle die Geschichte des Medullarrohres zu verfolgen. Die auf taf. IX, fig. 10 und 11 dargestellte Rinne kann unmöglich die gesammte Medullarrinne sein. Ihre Wand ist, wenn man sie flach ausgebreitet denkt, wenigstens viermal schmaler, als die der anstossenden Abschnitte des Medullarrohres. Von einer so beträchtlichen Verjüngung des Rückenmarkes an der betreffenden Stelle lässt aber die weitere Entwicklung nichts erkennen. Schon nach Kurzem ist daselbst das Medullarrohr annähernd gleichweit wie im übrigen Rumpfe. Man müsste also annehmen, dass die in den genannten Figuren dargestellte Rinne durch Hinzunahme äusserer Abschnitte des oberen Gränzblattes nachträglich sich vertieft. Hiergegen spricht der Umstand, dass dicht neben der Rinne das obere Gränzblatt in Dicke und histologischer Beschaffenheit die Eigenschaften annimmt, wie sie im übrigen Rumpf dem parietalen Abschnitte dieses Blattes zukommen. — Es bleibt noch eine dritte Deutung übrig und diese halte ich für die allein zulässige: Die schmale Rinne auf der Höhe der Dorsalschwelle bildet nur den obersten Theil der eigentlichen Medullarrinne, der tiefere Theil dagegen ist durch völliges Ancinanderlegen der Seitenwandungen des Medullarrohres zum Schwinden gebracht. Ver-

gleicht man z. B. taf. VIII, fig. IV, 3, so sieht man leicht, wie bei dichterem Aneinanderlegen des unteren Abschnittes der Röhrenwände der untere Theil der Rinne schwinden würde, während eine schmale und wenig tiefe Rinne an der Oberfläche zurückbliebe. — Für diese Deutung spricht auch der Umstand, dass später, wenn das Medullarrohr an der fraglichen Stelle ausgebildet ist, dasselbe sehr schmal und abgeplattet erscheint (taf. XI, I, 18). — Uebrigens können gerade im Bereich der Dorsalschwelle, die für die Spannungsausgleichung so complicirte Verhältnisse darbietet, merkwürdige Unregelmässigkeiten der Gestaltung auftreten. So besitze ich eine Schnittserie aus dem Beginn des 8. Stadiums, bei welcher das Medullarrohr über der Dorsalschwelle weg vollständig in zwei Hälften gespalten erscheint, indem die obere Wand eine Leiste bildet, die bis zum Boden der Rinne herabsteigt. Ich habe keinen Grund anzunehmen, dass diese Unregelmässigkeit der Gestaltung zu einer bleibenden Missbildung hätte führen müssen, sie würde sich wohl bei fortschreitender Entwicklung binnen Kurzem durch Emporsteigen der Leiste wieder gehoben haben.

Von den Urwirbelplatten der Dorsalschwelle ist, dem oben Gesagten zu Folge, der innere Theil von den übrigen Gebilden der Stammzone nicht gelöst; derselbe ist vom unteren und vom äusseren Theil der Platten, ähnlich wie am vorderen Dorsalabschnitt des Rumpfes durch eine weite Lücke getrennt (taf. IX, fig. 10). Diese Lücken im Dorsaltheil der Urwirbelplatten sind deshalb nicht ohne Interesse, weil sie in Beziehung zu späteren Eigenthümlichkeiten der Dorsalgegend zu stehen scheinen. Bekanntlich ist die Rückenmuskulatur der Vögel sehr schwach entwickelt, während die Rückenwirbel theilweise unter einander verwachsen sind. Eine und die andere Erscheinung sind zurückführbar auf die besondere Vertheilung, die die Muskelanlagen dieser Gegend in frühester Zeit erfahren.

Die Seitenplatten verhalten sich in der hinteren Dorsalgegend, wie in der vorderen, nur sind ihre Verbindungen mit den Gränzblättern weit zahlreicher; die oberen Verbindungen erstrecken sich weiter nach einwärts, die unteren weiter nach auswärts. Die Zunahme dieser Verbindungen ist der Grund, weshalb die Gefässanlagen minder weit in den Keim hineinreichen, als in den vordern Zonen.

Im Lumbo-sacraltheil des Rumpfes öffnet sich die Medullarrinne. Im 6. Stadium erscheint statt ihrer eine flache Furche, die später in der Mittellinie scharf sich einknickt. Ein breiter Zellenstrang vermittelt die Verbindung vom oberen und unteren Keimblatt; ihm schliesst sich nach Aussen eine Platte an, die eine Strecke weit einfach ist, dann aber in eine obere und in eine untere Schicht sich spaltet. Der innere Abschnitt dieser Platte gehört der Urwirbelplatte, der äussere der Seitenplatte an. Die Scheidung beider ist aber, selbst am Schluss des 7. Stadiums noch nicht deutlich angelegt (taf. IX, fig. 12). Auch hier sind die Verbindungen der oberen und der unteren Muskelplatte je mit dem anstossenden Gränzblatt sehr zahlreich, und erstrecken sich durch die ganze Breite, wogegen die Gefässanlagen die Gränze des Keimes kaum überschreiten.

Der Caudaltheil oder die hintere Parietalzone des Keimes zeichnet sich durch mehrere Eigenthümlichkeiten prägnant vor dem Rumpfe aus. Es fehlt ihm die axiale Verbindung des oberen und des unteren Keimblattes. Das obere Blatt besteht aus einem, von Innen nach Aussen dünner werdenden Gränzblatt und aus einer, dem letzteren durchweg anhaftenden oberen Muskelplatte. Letztere ist von jenem durch ein etwas minder dichtes Gefüge leicht zu unterscheiden. Auch am unteren Keimblatt sind die beiden Bestandtheile, das dünne Därndrüsenblatt und die Anlage der organischen Muskelplatte zwar verbunden, aber durch ihr verschiedenes Gefüge leicht von einander unterscheidbar (taf. IX,

fig. 13 und taf. X, fig. 16). Die obere Muskelplatte reicht weiter nach rückwärts, als die untere, wie sie auch weiter nach aussen reicht. Die letzten den Keim treffenden Querschnitte zeigen daher nur noch die Anlage der oberen, nicht mehr diejenige der unteren Muskelplatte (taf. IX, fig. 14). Dafür ist hier das Darmdrüsenblatt seiner ganzen Breite nach von Gefässanlagen überzogen. In der oberen Wand der Gefässlumina treten reichliche Blutinseln auf. Ebenso sendet die obere Wandung der Gefässe Fortsätze ab, welche sich in den Zwischenraum zwischen unterem und oberem Keimblatte hinein erstrecken, ohne indess zu der Zeit im Bereich der eigentlichen Keimzone das obere Keimblatt zu erreichen.

Bildung des Amnion. Das Amnion entwickelt sich aus den Aussenfalten, deren erstes Auftreten wir schon im 3. Stadium erkannt hatten. Wie der Schluss des Darmes und derjenige des Leibes Lateralschlüsse sind, und nicht concentrische, so gilt dies auch vom Amnion. Die im gleichen Querschnitte liegenden Punkte der seitlichen Aussenfalten sind es, welche über dem Embryo zur gegenseitigen Berührung gelangen, niemals aber begegnen sich die vordere und die hintere Aussenfalte. Jene tritt nur um Weniges über den Kopf, letztere nur um Weniges über den Schwanztheil des Embryo, und sie helfen somit die Kopf- und die Schwanzscheide bilden. Das gesammte übrige Amnion dagegen schliesst sich vermittelst zweier sich entgegen rückender Längsnäthe, von denen die zuerst auftretende, vordere von vorn nach hinten fortschreitet, während die später auftretende, hintere den entgegengesetzten Gang befolgt.

In den Verlauf des 7. Stadiums fällt die Bildung der Kopfscheide. Die erste Anlage derselben ist bereits pag. 88 besprochen worden.¹⁾ Aus einer vor dem Kopfe des Keimes gelegenen und durch die vordere Aussenfalte begränzte queren Furchung entsteht eine tiefe, auch seitlich sich abgränzende Grube dadurch, dass die seitlichen Aussenfalten neben dem Kopftheil des Keimes stärker sich heben, und die Aussentheile der vorderen Keimfalte vor sich hertreiben. In die Grube senkt sich das Kopfe des Keimes ein, ohne indess Anfangs deren Wandungen zu berühren. Allmählig hebt sich die vordere Wand der Grube stärker; die aus der Vereinigung der vorderen Keimfalte und der seitlichen Aussenfalte entstehenden Seitenwände treten gleichfalls in die Höhe, und schliesslich rückt das Stirnende des Embryo unter den, nach rückwärts sich unschlagenden Rand der vorderen Aussenfalte. Auch die seitlichen Falten schieben sich zuerst unter die vor ihnen befindliche Querfalte. Dabei heben sie sich aber gleichfalls bald zur Höhe des Kopfes empor, überwachsen diesen von den Seiten her, und treffen nunmehr mit ihren scharf umgelegten Rändern aufeinander. An den Verbindungsstellen entsteht, wahrscheinlich durch Bruch der stark geknickten Faltenränder eine schmale Nathmasse, welche aus rundlichen Zellen besteht, und in welcher keine Zusammensetzung aus Blättern sich erkennen lässt.

Die Aussenfalten bestehen zur Zeit der Amnionbildung aus einer einschichtigen Lage abgeplatteter Zellen. Die an ihrer unteren Fläche befindlichen Gefässanlagen werden Anfangs mit der gesammten Falte in die Höhe gehoben. — Die Bildung einer vollständig den Stirntheil des Kopfes überwölbenden Kopfscheide fällt auf das Ende des 7. Stadiums. Die laterale Umschliessung des übrigen Kopfes fällt bereits in das 8. Stadium. Letztere schreitet ungemein rasch vorwärts. Nachdem überhaupt einmal die Kopfscheide begonnen hat, den Stirntheil des Kopfes zu überdecken, sieht man in kürzester Frist den gesammten Kopf und einen grossen Theil des Halses vom Amnion umhüllt, und kaum begegnen wir den Zwischenstufen, wo der Kopf etwa nur zur Hälfte umhüllt, zur anderen Hälfte frei ist.

¹⁾ Durch ein Versehen steht am angeführten Orte Kopfkappe statt Kopfscheide. Die Kopfkappe von Baer ist das Blatt, welches den Boden der Parietelhöhle, sowie denjenigen der vorderen Gränzrinne bildet.

Achtes, neuntes und zehntes Stadium.

Laut meinem ursprünglichen Plan sollte die gegenwärtige Arbeit mit der Bildung des Dotterkreislaufes abschliessen. Im Verlauf der Untersuchung habe ich mich indess überzeugt, dass zur Herstellung der Verbindung zwischen den bekannten Thatsachen und denjenigen, die hier neu vorgebracht werden, die Untersuchungsgränzen weiter gesteckt werden müssen. Ich habe daher auch die ferneren Stadien bis zur Bildung der Extremitäten und der Allantois verfolgt, und ich theile nachfolgend die gewonnenen Ergebnisse mit. Dabei bemerke ich aber ausdrücklich, dass dieser Abschnitt meiner Arbeit nicht auf Vollständigkeit Anspruch machen kann. Was mir zunächst oblag, das war die Zurückführung der weiteren Organ- und Körpergliederung auf die bis dahin ermittelten Entwicklungsprincipien. Bei dem, was durch die trefflichen Arbeiten früherer Forscher bekannt ist, habe ich mich wenig aufgehalten. Auch war es mir diesmal nicht möglich, der histologischen Seite der Aufgabe die Aufmerksamkeit zu schenken, die ihr von rechtswegen gebührt.

Um die Stadien noch etwas schärfer, als auf pag. 57 zu characterisiren, bemerke ich Folgendes: Unter einem Embryo im 8. Stadium verstehe ich einen solchen, bei welchem das Amnion bereits den Kopf völlig überwachsen hat, bei welchem die Scheitelkrümmung des Kopfes eingetreten ist, während die Nackenkrümmung nur mässig hervortritt, Kopf und Hals sind zur Seite gelegt. Im Beginn des Stadiums bilden sich auch die Linse und die drei vordersten Schlundspalten. Der Zeit nach fällt dies Stadium in das Ende des zweiten und den Anfang des dritten Bebrütungstages.

Im 9. Stadium ist durch die Krümmung von Nacken und Hals der Kopf stark übergebogen, am Vorderhirn treten die Hemisphären hervor. Das Amnion schliesst sich vollständig. Am hinteren Leibesende zeigt sich der Schwanz als ein kurzer Stummel. Es entspricht das 9. Stadium der zweiten Hälfte des dritten Bebrütungstages.

Im 10. Stadium endlich ist die Allantois aus dem Leibe hervorgetreten. Die Extremitäten bilden jederseits zwei schmale lappenförmige Anhänge des Rumpfes, der Schwanz gestaltet sich als ein hakenförmig umgebogener, allmählig sich gliedernder Fortsatz. Am Kopf stehen die Mittelhirnblase und die Augen mächtig vor. Letztere zeigen dunkle Pigmentirung. Es ist dies die Entwicklungsstufe, welche dem vierten Bebrütungstage zukommt.¹⁾

Kopf und Hals. Beim Uebergang aus dem 7. in das darauf folgende 8. Stadium erfährt der Kopf so bedeutende und so rasche Umwandlungen, dass es der gespanntesten Aufmerksamkeit bedarf, um den Uebergang aus der früheren Form in die spätere zu erkennen. Das Gehirn sowohl, wie der gesammte Kopf werden mit einem Mal beträchtlich länger, und sie platten sich gleichzeitig ab. Beide

¹⁾ Nach der von mir angenommenen Stadieneintheilung fallen die von Erdl auf taf. VIII und auf taf. IX, fig. 1, 2 und 3 abgebildeten Embryonen meinem 7. Stadium zu. Die von taf. IX, fig. 4 und 5 bilden den Uebergang zum 8. Stadium. Letzterem gehören auch sämtliche Figuren von taf. X an, sowie die Figur von Remak taf. IV, fig. 36. Die Figuren 1 bis 5 taf. XI von Erdl rechne ich meinem 9., die fig. 6 derselben Tafel dem Beginn des 10. Stadiums zu. Zu demselben gehören auch die Figuren taf. II, 12 und 13 von Erdl, sowie die fig. 38, taf. IV von Remak.

Theile erfahren ferner eine doppelte starke Knickung. Gleichzeitig erscheinen die Linse, die Riechgrube, die Mundhöhle, die Kieferfortsätze und die Schlundspalten. Es bildet sich mit einem Wort das embryonale Gesicht aus mit jenen Attributen, welche durch ältere und neuere Darstellungen Jedermann geläufig sind. — Die starken Verbiegungen beschränken sich nicht auf den Kopf allein, auch im Rumpftheil des Körpers treten solche auf, und besonders wird der Hals gekrümmt, während gleichzeitig seine Medianebene eine starke Torsion erfährt.

Die Raschheit, mit welcher alle die aufgezählten Metamorphosen auftreten, weist darauf hin, dass es sich dabei keineswegs um die Folgen bloß localen Wachstums handeln kann, sondern dass ein allgemein wirkendes mechanisches Motiv denselben zu Grunde liegen muss. In der That mögen wir mit localen Blastemanhäufungen so freigebig umgehen, als wir wollen, wir werden nicht dahin gelangen, mit deren Hilfe zu erklären, wie mit einem Mal das Gehirn aus einem kurzen breiten Organ zu einem langen schmalen wird, zu einem Organ, dessen Wandungen an verschiedenen Stellen sehr beträchtliche Verdünnung erfahren haben.

Sehen wir uns um, welches mechanische Motiv bei der Umbildung des Kopfes in Betracht kommen kann, so stoßen wir in erster Linie auf den Einfluss des sich schliessenden Amnion. — Das Amnion hat sich, wie wir oben sahen, aus den Aussenfalten entwickelt, und am Schluss des 7. Stadiums war sein vorderster Theil, die Kopfseide, so weit ausgebildet, dass er über den Stirntheil des Kopfes sich emporwölbte, und diesen von obenher zu überdecken begann. So lange als diese Ueberwachsung des Kopfes durch das Amnion nicht begonnen hat, verläuft die Axe des Embryo zwar nicht völlig gestreckt, wohl aber zeigt sie nur jene mässigen Biegungen, von welchen in früheren Capiteln die Rede war. Unmittelbar auf die Umwachsung durch das Amnion folgen die bedeutenden Knickungen der Axe des Kopfes, und weiterhin die Windungen von derjenigen des Halses. Dass dies Zusammentreffen kein zufälliges sei, das ergibt sich auch aus der Thatsache, dass eine geknickte Gehirn- und Schädelaxe bloß in den Thierklassen sich findet, in denen ein Amnion auftritt, bei den Säugethieren, Vögeln und beschuppten Amphibien, wogegen bei den nackten Amphibien und Fischen Gehirn- und Schädelaxe gestreckt verlaufen. Die vergleichende Anatomie ergibt auch sofort, welche von den oben aufgezählten Metamorphosen nicht auf Rechnung der durch das Amnion gesetzten Spannung gebracht werden dürfen; es sind dies die Bildung der Linse, der Riechgrube, der Kieferfortsätze und der Schlundspalten. Die Gliederung auch dieser Theile ist zwar mechanisch abzuleiten, allein, wie wir unten ausführen werden, so genügt zur Erklärung ihres Auftretens schon die Biegung der Axe, welche durch das ungleiche Wachstum der animalen und vegetativen Schichten sich ergibt.

Das Gehirn, besonders aber dessen vorderer Abschnitt erfährt gleich im Beginn des 8. Stadiums eine seitliche Abflachung, die so bedeutend ist, dass z. B. an der Vorderhirnblase der quere Durchmesser rasch auf mehr als die Hälfte des früheren Werthes sinkt, während ihr Höhendurchmesser um beinahe das doppelte steigt. Weiter gering ist die Abflachung des Mittelhirns, noch geringer diejenige der hinteren Abschnitte des Organes.¹⁾

¹⁾ Bei der auf taf. XI, I dargestellten, dem 8. Stadium angehörigen Serie beträgt z. B. der grösste Durchmesser des Vorderhirns vor den Augenblasen 0,2 mm, der grösste Abstand der Augenblasen 0,36 mm. Bei dem etwas schief gedrückten

Mit der Abflachung des Gehirns geht eine beträchtliche Verlängerung desselben und die bekannte Krümmung seiner Längsaxe Hand in Hand. Nicht mit Unrecht vergleicht Remak die Form, die das Gehirn zunächst annimmt, mit derjenigen einer Retorte, deren Kolben dem Vorderhirn entspricht, während der Hals durch das Hinterhirn und das Nachhirn dargestellt wird¹⁾. — Die sämtlichen vor dem Hinterhirn gelegenen Theile des Gehirns biegen sich nach abwärts²⁾; es erfährt die Gehirmaxe eine doppelte Krümmung, in Folge deren das eigentliche Vorderhirn senkrecht unter das Hinterhirn zu liegen kommt. Man nennt diese Krümmung die Scheitelkrümmung, richtiger spricht man von zwei Scheitelkrümmungen. Eine vordere nämlich fällt auf die vordere, eine hintere auf die hintere Gränze des Mittelhirns. An der Basis des Gehirns geschehen beide Krümmungen unter einem nahezu rechten Winkel, so dass nun die Basis des Vorderhirns nach oben, seine Schlusslinie nach abwärts gekehrt wird. Zwischen ihm und dem Hinterhirn bleibt ein schmaler Zwischenraum, welcher durch das vorderste Ende des Darmes und durch dasjenige der Chorda dorsalis ausgefüllt wird. Die doppelte Krümmung der Hirnaxe hat ferner zur Folge, dass nunmehr das Mittelhirn von allen Gehirnabtheilungen am weitesten nach vorn zu liegen kommt. — Die eingeschnürte Strecke zwischen Mittelhirn und Vorderhirn wird beim Eintritte der Biegung bedeutend in die Länge gezogen, und sie erfährt eine blasige Auftreibung ihrer Seitenwand; somit gränzt sie sich nunmehr als Zwischenhirn vom eigentlichen Vorderhirn ab. Auch in der Schlusslinie des Zwischenhirns bildet sich eine kleine Vorwölbung, die später nach hinten gedrängt wird, und zu einer scharfen Ecke sich auszieht. Sie wird von Remak wohl mit Recht als Anlage der Zirbel gedeutet. Der Boden des Zwischenhirns gestaltet sich zu einer schmalen, weit nach hinten sich ausziehenden Leiste, an welcher das vorderste Ende des Darmes anhaftet, dies ist der früher erwähnte Trichter. Vom Trichter aus erstreckt sich die Basilarleiste (vergl. pg. 104) erst nach rückwärts und dann unter rascher Winkelbiegung nach unten, und geht in den unteren Rand der Augenblase über.

Die Augenblasen stehen während des 8. Stadiums noch in breiter Verbindung mit der Seitenwand von Vorder- und Zwischenhirn. Indem aber auch sie an der allgemeinen Abplattung Theil nehmen, gestalten sie sich zu zwei flachen und birnförmig begränzten, zweiblättrigen Schalen, deren oberer und vorderer Rand weit über die Befestigungsstelle vorragt. Sie stellen so die secundären Augenblasen von Remak dar, auf deren specielle Schilderung wir unten nochmals eingehen müssen. Zwischen ihren beiden Blättern bleibt ein enger Spaltraum übrig, welcher mit der Gehirnhöhle in offener Verbindung steht. Ihr unterer (früher vorderer) Rand tritt durch Vermittelung der Basilarleiste mit dem Trichter in Verbindung, indess sie nach innen mit der Seitenwand des Zwischenhirns zusammenhängen.

Die Hemisphären sind während des 8. Stadiums insofern noch nicht angelegt, als das Vorderhirn noch keine Trennung in zwei Seitenhälften erfahren hat; erst vom 9. Stadium ab tritt eine mittlere Einschnürung auf, neben welcher nunmehr die Hemisphären sich hervorwölben.

Zwischen den hinteren convergirenden Enden der beiden Basilarleisten entwickeln sich die

Schnitt 1 von Taf. IX ist der quere Abstand der Augenblasen 0,74 mm. Bei zwei anderen regelmässig gebildeten Embryonen vom Schluss des 7. Stadiums mass ich die grösste Breite des Vorderhirns vor den Augenblasen 0,6 mm., den grössten Abstand beider Augenblasen 0,85 mm.

¹⁾ Remak l. c. 32.

²⁾ Um die Uebereinstimmung mit den bisherigen Beschreibungen aufrecht zu erhalten, ist bei der obigen die Orientierung so angenommen, als ob der Embryo seine Gesichtsfäche nach abwärts, d. h. dem Dotter zugekehrte, und mit Bezug auf letzteren eine völlig symmetrische Haltung besässe. Letztere Voraussetzung trifft bekanntlich nach Eintritt der Kopfkrümmung nicht mehr zu, da der Embryo seinen Kopf nun zur Seite wendet.

Riechabschnitte des Gehirns. Die Stelle, an der dieselben auftreten, entspricht der Stelle, die zuletzt am Gehirn sich geschlossen hat, d. h. also dem ursprünglich vordersten Ende der Medullarplatte. Diese vorderste Schlussstelle rückt, wie früher gezeigt wurde (pag. 103), von dem vorderen Ende des Medullarrohrs an dessen untere Fläche, indem von hinten her andere Theile nach vorn vorgeschoben werden. Zwischen die Schlussstelle des Gehirns und die Basilarleiste drängen sich von aussen die Riechgruben ein.

Die Umgestaltungen des Mittelhirnes beim Uebergang vom 7. in's 8. Stadium sind weit minder beträchtlich als die des Vorderhirns. Die untere Wand erfährt so gut wie gar keine Verlängerung, die obere verlängert sich um höchstens $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{3}$. Der grösste Querdurchmesser vermindert sich gleichfalls nur unbedeutend, während die Höhe um $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ zunimmt. Mit scharfem, beinahe rechtem Winkel setzt sich die hintere (früher untere) Wand des Mittelhirnes gegen die des Zwischenhirnes, mit nicht minder scharfem gegen diejenige des Hinterhirnes ab. Oben und vorn dagegen wird die Gränze des Mittelhirnes durch breite Furchen bezeichnet, deren Fortsetzungen auch auf die Seitenwand des Gehirns sich erstrecken.

Auch das Hinterhirn und das Nachhirn werden beim Eintritte der Kopfkrümmung in die Länge gezogen; zugleich verwischt sich die scharfe Gränze, die zu Ende des 7. Stadiums zwischen diesen beiden Abschnitten des Gehirns vorhanden gewesen war. In höherem Grade als bei den vorderen Abtheilungen des Gehirns macht sich an ihnen der Einfluss der Spannung auf die obere Wand des Medullarrohrs geltend. Diese erleidet nämlich in einer 0,8 bis 1 mm. langen und 0,15 bis 0,2 breiten Strecke eine ganz beträchtliche Verdünnung (taf. XI, fig. I, 3 bis 8). Die dicken Seitenwandungen des Rohres schärfen sich ziemlich rasch zu und gehen in eine dünne Platte über, welche nunmehr das Rohr nach hinten schliesst, und die mit dem überliegenden Hornblatte in einem, Anfangs ziemlich innigen Verbande bleibt. Der Uebergang der dicken Seitenwand in die dünne Deckplatte geschieht längs einer concaven Linie, welche in der Seitenansicht des Embryo scharf hervortritt. Sie kann leicht für die wirkliche Gränze des Medullarrohrs gehalten werden, da der dahinter befindliche Theil der Röhrenwand durch grosse Durchsichtigkeit von dem vorderen Wandabschnitte sich unterscheidet¹⁾. Die verdünnte Rückwand des Hinterhirns und Nachhirns, die Schlussplatte des 4. Ventrikels, ist seit Schönlein von älteren und neueren Autoren wiederholt untersucht und discutirt worden; sie liefert, wie man weiss, das Epithel der Adergeflechte des 4. Ventrikels, und ihre Ränder erhalten sich als *Velum medullare posterius*, als *Obex* und als *Ligula*²⁾. Es erstreckt sich die Platte vom Niveau der Gehörblase bis zu einer, nach oben scharf vorspringenden Stelle, welche ungefähr der Mitte des Hinterhirns entspricht.

Soweit die Schlussplatte reicht, ist das Medullarrohr etwas in die Breite gezogen, hinter den Gehörblasen aber erscheint es wieder abgeplattet und beträchtlich höher als breit (taf. XI, fig. I, 10 u. f.). Unter allmählicher Verjüngung erreicht es sodann im Bereich der vordersten 4—6 Urvirbel die, dem eigentlichen Rückenmark zukommenden Dimensionen.

Das gesammte Hinter- und Nachhirn zeigt eine sanfte Längsbiegung mit aufwärts gekehrter Convexität. Die schärferen Krümmungen, welche in den nachfolgenden Stadien eintreten, die Brückenbeuge und die Nackenbeuge sind im 8 Stadium nur leicht angedeutet.

¹⁾ Man vergl. z. B. Remak, taf. IV, fig. 36 u. 37 und Erdl, taf. XI, fig. 6.

²⁾ Man vergl. Kölliker's Entwicklungsgeschichte pag. 244 bis 247.

Mit dem 9. Stadium beginnen am Vorderhirn die Hemisphären hervorzutreten, während auf der Gränze von Hinterhirn und Nachhirn die Brückenkrümmung, am Endtheil des Nachhirns die Nackenkrümmung sich entwickelt.

Die Hemisphären treten bekanntlich als seitliche Ausbuchtungen des untersten (früher vordersten) Abschnittes des Vorderhirns auf. Als abgeflachte, gestielte Blasen, wenden sie sich nach oben, und vor den Augenblasen vorbeitretend überwölben sie das Zwischenhirn und später den Rand des Mittelhirns. Zwischen ihnen entsteht ein tiefer longitudinaler Einschnitt, welcher der früheren Schlusslinie des Medullarrohres folgt. Ein ähnlicher Einschnitt tritt etwas später auch am Zwischenhirn, und noch später am Mittelhirn auf. Querdurchschnitte durch das Vorderhirn zeigen, dass längs des Einschnittes die Wand des Gehirns beträchtlich verdünnt ist. Die Verdünnung erstreckt sich noch ein Stück weit auf die mediane Wand der Hemisphärenblasen, während der übrige Theil der Blasenwand eine beträchtliche Dicke besitzt (taf. XI, fig. III).

Die longitudinale Einschnürung des Vorderhirns findet ihren Grund in jener Verbindung, die für so viele Besonderheiten der Gehirnform wichtig ist, in der axialen Verbindung nämlich des Trichters mit dem vorderen Ende des Darmes. Aehnlich einem, der Länge nach über das Gehirn gelegten Bande schneidet der stärker gespannte mediane Streif erst in das Vorderhirn, später in das Zwischenhirn, und schliesslich, obwohl unbedeutend auch noch in das Mittelhirn ein. Dabei wird dieser Mittelstreif am Vorderhirn und am Mittelhirn beträchtlich verdünnt, er wird zu einer dünnen Platte, die man als Deckplatte der Seitenventrikel und des 3. Ventrikels bezeichnen kann. Aus ihm geht später das Epithel der Adergeflechte der Seitenventrikel und derjenigen des 3. Ventrikels hervor.

Durch die Ausdehnungshemmung, welche das Vorderhirn in der Medianebene erfährt, wird dasselbe genöthigt, seitlich sich auszubuchten. Diese Ausbuchtung erfolgt zuerst in dem an die Augenblasen stossenden Theil des Vorderhirns, welcher von der Hemmung zuerst betroffen wird. Allein auch die seitliche Hervorwölbung der Hemisphärenblasen kann nicht in ungehemmter Weise stattfinden. In erster Linie werden die Augenblasen resp. die Augäpfel die Ausweichung bestimmen. Die Hemisphären wachsen um die Augen herum, und erreichen erst vor denselben ihre grösste Breite; dabei werden auch die letzteren aus ihrer ursprünglichen Stellung gedrängt, in der Richtung nach der Basis zu. Selbstverständlich werden die Spannungsverhältnisse des den Kopf umgebenden Hornblattes den Gang der Wachsthumsausdehnung mit beeinflussen, Verhältnisse, auf deren genaue Analyse ich hier verzichten muss.

Nicht ohne Schwierigkeit ist das Verständniss der Umbildung der Augenblasen. Gewöhnlich lässt man aus dem Stiel der Augenblase den Sehnerven hervorgehen. Dem steht vor Allem entgegen, dass der Sehnerven keinerlei Ganglienzellen enthält. Wir dürfen unzweifelhaft annehmen, dass wie sämtliche Nervenfasern, so auch diejenigen des N. opticus zwar als Ausläufer von Zellen entstehen, nicht aber aus der unmittelbaren Metamorphose kernhaltiger Zellkörper. Wir dürfen also, wenn wir die Uebereinstimmung der Sehnervenbildung mit der Bildung anderer Nerven aufrecht erhalten wollen, den Augenblasenstiel nur als Leitgebilde betrachten, das den Sehnervenfasern den Weg weist. Letztere aber scheinen den bisher bekannten Thatsachen zu Folge vom Gehirn aus zu entstehen, und von da in die Retinaanlage hereinzuwachsen. Die Zellenverbindung, welche der Stiel der Augenblase zwischen dem Gehirn und der Retinaanlage Anfangs herstellt, muss sich später lösen, indem die Zellen einem der beiden Theile, nämlich dem Gehirn zufallen.

Der Stiel der Augenblase ist kein so einfaches Gebilde, als man versucht ist anzunehmen, wenn

man ihn bloß aus Durchschnittsbildern kennen lernt, und um ihn gehörig zu verstehen, müssen wir die vorhin auf Seite 129 gegebene Beschreibung der Augenblasen etwas weiter ausführen. — Dadurch, dass die Abschnürung der Augenblasen vorzüglich von oben und zum Theil von hinten, in geringem Maass von vorn und gar nicht von unten her Statt hat, stellt sich jede Augenblase zum Gehirn ähnlich etwa, wie die Zunge zum Boden der Mundhöhle. Wir können an ihr nach erfolgter Kopfkrümmung ein, der Zungenspitze vergleichbares, freies vorderes Ende, ferner zwei Seitenränder und einen Wurzeltheil unterscheiden. Von den beiden Seitenrändern ist der eine nach oben, der andere nach abwärts gekehrt, jener ragt weiter über seine Unterlage vor, als der letztere. Der Wurzeltheil endlich geht unter allmählicher Verschnürlung in die Basilartheile vom Vorder- und vom Zwischenhirn über; sein unterer Rand wird durch die früher beschriebene Basilarleiste gebildet, und auf seiner Aussenfläche verläuft eine Rinne als Fortsetzung der eigentlichen, über dem breiten vorderen Theil der Blase liegenden Augenblasengrube. Wir können zur leichteren Verständigung den scheibenförmig verbreiterten vorderen Theil der Augenblase als die Schale bezeichnen, und ihn von der Augenblasenwurzel unterscheiden. Die Längsaxe der Schale und diejenige der Augenblasenwurzel bilden mit einander einen Winkel von mehr als 90°. Bezeichnen wir als Stiel der Augenblase den Theil, der die Verbindung der secundären Augenblase mit dem Gehirn herstellt, so ist klar, dass zum Stiel nicht allein der unter der Schale gelegene Verbindungstheil (der Fuss der Schale), sondern auch die ganze Wurzel gehört. Der Fuss der Augenblasenschale verkleinert sich mehr und mehr und rückt an deren hinteres Ende. Man sieht daher in der Seitenansicht des Embryo, dass die runde Communicationsöffnung zwischen der Höhlung der Augenblase und dem Gehirn nicht allein kleiner wird, sondern dass sie sich auch mehr und mehr nach hinten zurückzieht. Während sie Anfangs bis unter die Mitte der Schale reichte, sieht man sie etwas später völlig auf deren hinteren Rand zurückgeschoben. Sie erscheint nunmehr in der Seitenansicht als ein kleiner heller Kreis, der in dem Zwischenraum zwischen den beiden Blättern der secundären Augenblase sichtbar wird, oder der selbst über den Rand der sich abschliessenden Schale herausrückt. — Auch die Verbindung der Augenblasenschale mit der Augenblasenwurzel wird mehr und mehr modificirt. Indem an der Uebergangsstelle dieser beiden Theile in einander der obere und der untere Schalenrand sich begegnen, schliesst sich die an der Aussenfläche der Schale befindliche Grube in bestimmter Weise ab, und sie nimmt nun auch statt der früher birnförmigen Gestalt eine regelmässig kreisförmige an. An der Stelle, wo die Höhlung der Schale von der Rinne der Augenblasenwurzel sich scheidet, erhält sich die bekannte Spalte der secundären Augenblase. Durch diese Spalte treten parablatische Elemente in die Höhlung der secundären Augenblase ein, die längst der Wurzelrinne dahin vordringen. Es sind dies die Anlagen des Glaskörpers und des Systems der *A. centralis retinae*. Nachdem in Folge zunehmender Abschnürung der Augenblasenschale der Fuss der letzten völlig geschwunden ist, verdünnt sich auch die Wurzel der Augenblase mehr und mehr. Als Rest des Stieles erhält sich ein Stück der Basilarleiste, längs dessen weiterhin auch die Opticusfasern ins Auge hereinwachsen, und das Anfangs noch hohl ist. Wo die beiden Basilarleisten sich begegnen entsteht das *Chiasma nervorum opticorum*.

Brücken- und Nackenkrümmung. Anlage des kleinen Gehirns. Wir haben oben die Verdünnung besprochen, welche die Rückwand des Hinterhirns und des Nachhirns erfährt. Obwohl es sich hierbei um keine Eröffnung der Medullarhöhle handelt, so kommt der Vorgang doch einer Spaltung des Medullarrohres im Effecte gleich, denn aus der dünnen Deckplatte gehen keine nervösen Bestandtheile mehr hervor. Das eigentliche Nervenrohr besteht daher in diesem Gehirnabschnitte aus

zwei Seitenplatten, die blos an ihrem unteren Rande mit einander verbunden sind. Wesshalb gerade die Gegend des Hinterhirns und Nachhirns also sich umgestaltet, das ist unschwer einzusehen. Ist dies doch die Zone, die von früh an durch eine ziemlich rasche Längsbiegung sich auszeichnet, und an welcher demgemäss die obere Wand des Medullarrohrs eine beträchtlichere Zerrung als in anderen Theilen auszuhalten hat.

Nachdem sich an den vorderen Hirnabschnitten die Scheitelkrümmungen ausgebildet haben, macht sich am Uebergangstheil vom Hinterhirn zum Nachhirn, also unter dem gespaltenen Abschnitte des Medullarrohrs, eine neue Krümmung mit abwärts gerichteter Convexität bemerkbar, die sogenannte Brückenkrümmung. Es ist diese Krümmung zuerst nur sehr unbeträchtlich, und sie äussert sich in einer leichten Biegung der basilaren Fläche. Weiterhin nimmt sie vom 9. Stadium an nicht unbeträchtlich zu, ohne dass es indess wie bei den Säugethieren zu einer eigentlichen Knickung der Wand kommt. An der nach abwärts gebogenen Strecke ist das Medullarrohr verbreitert und seine Wandungen divergiren, unter Einrollung ihres oberen Randes, stark nach aussen (man vergl. z. B. taf. XI, fig. III, wo der untere Querschnitt das Medullarrohr nahe an der Brückenkrümmung getroffen hat).

Die Bildung der Brückenkrümmung ist als eine Folge der Scheitelkrümmungen zu betrachten. So lange die Axe des gesammten Medullarrohrs annähernd gestreckt verlief, konnte das stärkere Wachstum des Medullarrohrs dadurch sich ausgleichen, dass das gesammte Rohr über den tiefer liegenden Theilen nach vorn sich verschob, und wir haben gesehen, dass diese Verschiebung ein zunehmendes Hervortreten des Vorderhirns über das vordere Darmende nach sich zog. Mit dem Eintritte der Scheitelkrümmung ist der bisherige einfache Gang der Dinge gestört. Die Vorsehiebung der hinteren Gehirnabschnitte wird gehemmt, und die Folge ist eine Winkelbiegung dieser Theile. Die Biegung tritt, wie leicht verständlich, an derjenigen Stelle ein, welche den geringsten Widerstand darbietet, nämlich da, wo die obere Röhrenwand auf ein Minimum verdünnt ist. — Indirect kann also die Brückenkrümmung als eine Folge der Amnionbildung betrachtet werden, und es steht damit völlig in Uebereinstimmung, wenn die Brückenkrümmung des Gehirns denjenigen Thierklassen fehlt, bei welchen auch kein Amnion vorhanden ist. Leicht ist die Nothwendigkeit der sonstigen im Bereich der Brückenkrümmung auftretenden Erscheinungen einzusehen, der Verbreiterung des Medullarrohrs, der Einrollung seiner Ränder, der Verkürzung und der winkligen Einziehung der Deckplatte, ebenso wie die der Rautengestalt des 4. Ventrikels. Mit einem geschlitzten Gummirohr kann man alle diese Erscheinungen als unmittelbare Folge der Biegung zur Anschauung bringen.

Von den zur Seite weichenden Wandungen des Medullarrohrs liefern die hinter der Biegungsstelle gelegenen Schenkel die Corpora restiformia, während aus den vorderen Schenkeln die Hemisphären des Kleinhirnes hervorgehen. Aus der nicht verdünnten oberen Commissurenstrecke des Hinterhirns geht der Wurm hervor. Schon bei den Vögeln, bei denen die Brückenkrümmung nicht beträchtlich genug ist, um zur Bildung einer eigentlichen Brücke zu führen, tritt der mittlere Abschnitt des Cerebellum den Hemisphären gegenüber sehr in den Vordergrund, ebenso bei den beschuppten Amphibien. Noch mehr ist dies aber bei den Thierklassen der Fall, bei welchen die Brückenkrümmung ganz fehlt, bei den nackten Amphibien und den Fischen. Die nützenartige Gestalt, die das Cerebellum bei manchen Fischen besitzt, zeigt auffallende Uebereinstimmung mit der Gestalt, die dem vorderen Abschnitte des Hinterhirns auch beim Hühnchen vor dem Eintritte der Brückenkrümmung zukommt.

Zwischen dem Hinterhirn und dem Mittelhirn findet sich, schon vom achten Entwicklungsstadium ab, ein etwas verdünnter Uebergangstheil, aus dessen Seitenwandungen die Pedunculi cerebelli

ad corpora quadrigemina, aus dessen oberer Wand das Velum medullare anterius hervorgehen.

Gleichzeitig mit den ersten Anfängen der Brückenkrümmung treten an der Gränze vom Nachhirn und vom Rückenmark diejenigen der Nackenkrümmung auf. Im 10. Stadium erscheinen diese Abschnitte des Medullarrohres unter einem Winkel von ungefähr 90° gegen einander gebogen, indess bleibt es bei der Biegung, und kommt nicht zu einer eigentlichen Kniekung der Wand. — Auch die Nackenkrümmung steht mit der Ausbildung des Amnion in unzweifelhafter Beziehung. Eine künstliche Ausgleichung derselben und Geradestreckung des Embryo ist erst nach Spaltung der Kopfscheide möglich.

Während das Gehirn die eben geschilderten Metamorphosen erfährt, treten am Kopftheil des Darmes einige Veränderungen auf, von denen die wichtigsten der Durchbruch der Schlundspalten und derjenige der Rachenspalte sind.

Das oberste Ende des Darmes, das schon während des 7. Stadiums durch seine Verbindung mit dem rasch wachsenden Gehirn in eine stumpfe Spitze ausgezogen worden war, verlängert sich mehr und mehr zu einem, am Hirntrichter festhaftenden, langen, und gleichfalls trichterförmig sich verjüngenden Kanal (taf. XI, fig. I, 3 u. 4. Ph u. fig. III, Ph). Wir können denselben nach seinem ersten Entdecker als Rathke'schen Gang bezeichnen. Bekanntlich hat Rathke den Kanal zuerst als Anlage der Hypophysis cerebri gedeutet,¹⁾ später aber seine anfängliche Behauptung wieder zurückgezogen und gezeigt, dass die Hypophysis aus einer am vorderen Ende der Rückensaite befindlichen Belegmasse hervorgeht.²⁾ Ebenso leitet Reichert die Hypophysis aus dem vordersten Ende der Chorda dorsalis ab. Ich besitze über die Bildung der Hypophysis keine specielle Untersuchung. Nach der Analogie mit der Lösung der sonstigen Verbindungen zwischen Darm und Medullarrohr zweifle ich nicht, dass auch das vorderste, röhrenförmig ausgezogene Ende des Darmes schliesslich vom Gehirn sich trennt, und von diesem sich zurückzieht. Die Hypophysis scheint auch mir aus der Verbindungsmasse abgeleitet werden zu müssen, welche beide Theile ursprünglich zusammenhielt, d. h. aus dem vordersten Ende des Axenstranges, dem Endkopf.

Unter rascher Breiten- und Tiefenzunahme geht der Rathke'sche Gang in den Rachentheil des Vorderdarmes über. Dieser erscheint während des 8. Stadiums im Querschnitt vierseitig (taf. XI, fig. I, 5 u. 6) und wir können nunmehr eine obere Wand, zwei Seitenwandungen und eine untere Wand an ihm unterscheiden. Die obere Wand ist die breiteste und der Quere nach wellenförmig gebogen. Von innen betrachtet bildet sie nämlich längs der Mittellinie eine sanfte Rinne, die noch von der früher vorhandenen, nunmehr aber völlig gelösten Verbindung mit der Chorda dorsalis Zeugniß ablegt. Nach aussen von der medianen Rinne folgen zwei vorspringende Leisten, über welchen die absteigenden Aorten verlaufen. Der Uebergangstheil der oberen Rachenwand in die äussere erscheint, wie bereits in früheren Stadien als eine dorsalwärts gehobene scharfe Leiste. Die äussere Wand liegt der oberen eine Strecke weit fast unmittelbar an. Sie verläuft von aussen und oben nach innen und abwärts, und sie wölbt sich, soweit ihr die aufsteigenden vorderen Aorten anliegen, etwas gegen das Lumen des Darmraumes vor. Die vordere Wand endlich ist nur schmal; sie ist der Mundbucht des Gesichtes zugekehrt, und sie ist in ihrer ganzen Breite

¹⁾ Rathke, Müller's Archiv 1838, p. 482.

²⁾ Ders., Entwicklung der Schildkröte, p. 29.

innig verwachsen mit dem die Mundbucht auskleidenden Hornblatte. Weiterhin wölbt sie sich im Bereich der Mundbucht nach abwärts vor. Der Rachentheil des Vorderdarmes ist somit in der Mittelebene am tiefsten, nach aussen nimmt seine Tiefe ab und sein äusserster Rand umschliesst nur eine flache Spalte.

An den Rachentheil des Vorderdarmes schliesst sich ein Abschnitt, den wir vielleicht am passendsten als Schlundtheil bezeichnen können. Während nämlich die untere Wand des Rachentheiles innerhalb der Mundbucht noch durchweg mit dem Hornblatte verwachsen ist, so kommt der folgende Darmabschnitt über den Aortenbulbus und weiterhin über den Ventrikel- und Vorhofstheil des Herzens zu liegen.

Der vorderste Schlundtheil besitzt beträchtliche Breite und die Form seines Querschnittes ist mit derjenigen des Rachentheiles noch übereinstimmend. Weiter nach rückwärts aber nimmt die Breite des Darmrohres ab, erst allmählig, dann rasch. Gleichzeitig geht seine untere Wand in eine Kante über, welche Anfangs stumpf ist, dann aber zu einer scharfen, zwischen die Wurzel des Herzgekrüses eindringenden Leiste sich umgestaltet (taf. XI, fig. 7 bis 13). Der Querschnitt des Schlundtheiles erscheint daher in den vordersten Abschnitten halbmondförmig, dann dreieckig; endlich nimmt er die Form eines Kreises mit schmalem unteren Anhang an. Die weiteren Aenderungen, die der Darm über dem untersten Herzende und nach hinten von diesem annimmt, werden wir nachher zu besprechen haben.

Die breiteste Strecke des gesamten Vorderdarmes liegt im hinteren Rachentheil und im vorderen Schlundtheil. Längs dieser verbreiterten Strecke legt sich beim Eintritte der Kopfkrümmung der Rand des Darmes in einige Falten von annähernd transversalem Verlauf. Die nach aussen vorspringenden Faltenberge legen sich unmittelbar an den Hornblattüberzug der seitlichen Kopfwand an, indem sie die zwischenliegenden Muskelanlagen verdrängen (taf. XI, I, 8 und II, 3). Weiterhin durchbrechen sie jenen Ueberzug, sie spalten sich, und es kommt so zur Bildung der Schlundspalten. Zuerst treten bekanntlich drei, später vom 9. Stadium ab noch eine vierte Spalte auf, welche Spalten von vorn nach rückwärts an Länge abnehmen. Von diesen ist die zweite am meisten transversal gerichtet; sie liegt bei ihrem Auftreten in der Höhe des Gehörbläschens. Die vorderste Spalte verläuft schräg von vorn und oben nach unten und hinten, die hinteren dagegen laufen von hinten und oben nach unten und vorn. Die unteren Enden der Spalten liegen also weit näher beisammen, als die oberen, und die Richtungen der vier Spalten convergiren strahlenförmig nach abwärts. — Die Faltenhälter der seitlichen Schlundwand ziehen sich von der Hornblattumkleidung des Kopfes zurück. In ihrem Bereich erhalten sich die schon früher besprochenen Lücken zwischen dem vegetativen Blatte und der Muskelplatte, und indem diese Lücken den Gefässröhren den Durchtritt gestatten, die vom Aortenbulbus um die seitliche Darmwand herumlaufen, bedingen sie die Anlage des zweiten und der nachfolgenden Aortenbogen (taf. XI, I, 9).

Die verschiedenen, am Vorderdarm auftretenden Umgestaltungen lassen sich auf einige wenige mechanische Bedingungen zurückführen. Diese sind, einmal die zunehmende Streckung des Darmes durch das rascher wachsende Gehirn, dann die seitliche Compression, die der Darm, wie das Gehirn erfährt, und endlich die Längsbiegung der Darmaxe. Als Folge der Streckung ergibt sich, wie leicht einzusehen ist, die Bildung des Rathke'schen Ganges, welcher in seiner Geschichte vollständig dem Hirntrichter entspricht, und den man mit Rücksicht hierauf geradezu als Darmtrichter, oder als Pharynxtrichter bezeichnen könnte. Inwieweit die Streckung auch auf die übrigen Abschnitte des Vorderdarmes gestaltend einwirkt, inwieweit sie z. B. an der Verjüngung des Darmrohres über dem vorderen Herzende Schuld ist das muss ich für den Augenblick dahingestellt lassen. Unzweifelhaft verdankt der spätere

Oesophagus seine bedeutende Länge einer Streckung. Allein diese Oesophagusstreckung fällt erst in eine spätere Zeit, als die von mir geschilderte, und auch das streckende Motiv ist ein anderes, als die Verbindung von Hirntrichter und von Darmtrichter. — Der Grund, wesshalb die Hirnverbindung gerade das allervorderste Ende des Darmes so beträchtlich in die Länge zieht, ist in der Verbindung zu suchen, die der Rachenheil des Vorderdarmes mit der Auskleidung der Mundbucht unterhält. Die Dehnung beschränkt sich wesentlich auf die zwischen den zwei fixirten Punkten gelegene Strecke des Darmes.

Auf die seitliche Compression des Darmes sind zurückzuführen, die starke Aufwärtswölbung seiner Seitenränder, die zunehmende Zuschärfung seines unteren Randes, sowie das Vorspringen der unteren Wand des Rachenheiles in die Mundbucht. Es sind dies die vorbereitenden Vorgänge zur Eröffnung der Rachenhöhle in die Mundhöhle und zur Abschnürung des Kehlkopfes und der Luftröhre. Die seitliche Compression des Darmes ist von der Abflachung abhängig, die der gesammte vordere Abschnitt des Körpers vom 8. Stadium ab erfährt. Worauf diese zurückzuführen ist, das werden wir nachher im Zusammenhang zu discutiren haben.

Wenn wir eine Schnittserie, wie die auf taf. XI, I mitgetheilte, betrachten, so springt aber noch ein anderes Verhältniss in die Augen; es ist dies der Einfluss, den die Zeit der Schliessung auf die Weite der einzelnen Darmabschnitte ausübt. Diejenigen Abschnitte, welche sich zu einer Zeit geschlossen haben, da der Kopf noch breiter als hoch war, sind gleichfalls breit und weit ausgefallen. In eben dem Maasse aber, als der Abschnürungstermin in eine Periode zunehmender Körperabflachung fiel, hat sich auch der für den Darm abfallende Raum verengt, und während z. B. die Figuren auf taf. VII, 4 und auf taf. VIII, I, II u. III den sich schliessenden Darm als eine Spalte erscheinen lassen, die viel breiter als hoch ist, so zeigt uns taf. XI, I, 15 oder II, 10 das im Schluss begriffene Röhrenstück als eine hohe und schmale Spalte. Auch hierauf werden wir nochmals zurückkommen müssen, wenn wir von den Abschnürungsgebilden des Vorderdarmes reden werden.

Auf die Längsbiegung des Darmes sind endlich die Falten zu beziehen, die dessen Seitenränder am Uebergang vom Rachen- zum Schlundheil bilden. Es bildet in dem fraglichen Abschnitte des Kopfes der Darm eine breite und flache, mit einer oberen Längsrinne versehene Platte. Dass eine solche Platte bei eintretender Längsbiegung an den Rändern sich kräuseln muss, das haben wir bereits bei der Urwirbelbildung gesehen. Völlig verständlich erscheint es auch, wesshalb die aus der Darmfaltung sich entwickelnden Schlundspalten nach abwärts strahlenförmig convergiren, und wesshalb die aus den minder breiten Zonen des Darmes entstehenden hinteren Schlundspalten kürzer ausfallen müssen als die vorderen.

Bildung des Gesichtes. Indem ich mir vorbehalte, nachher nochmals auf die Veränderung des Kopfdarmes zurückzukommen, wende ich mich zur Betrachtung der äusseren Kopfform und speciell zur Umbildung des Gesichtes.

Es ist aus Früherem (pag. 113) erinnerlich, dass am Schluss des 7. Stadiums die äussere Form des freien Kopfes eine abgeplattete war. Die obere Fläche bot wenig Bemerkenswerthes. Sanft gerundet, liess sie andeutungsweise die Formen des unterliegenden Gehirns durchschimmern. An der unteren Fläche dagegen traten einige Bildungen von grösserer Bedeutung hervor. Es waren dies der Stirnwulst und die beiden Parietalleisten, welche eine flache Grube, die Mundbucht zwischen sich fassten. Eine vom vorderen Ende der Mundbucht ausgehende Rinne, die Augennasenrinne, trennte beiderseits die Parietalleisten vom Stirnwulst und sie erstreckte sich ein Stück weit an die Seitenflächen des Kopfes, wo

sie nach aussen von der Augenblase endigte. Endlich lag an der unteren Fläche des Stirnwulstes die Schlussstelle des Gehirnes, als eine flache Längsleiste vorspringend.

Diese einfache Form verwandelt sich nun rasch in eine beträchtlich complicirtere, indem die Formveränderungen, die das Gehirn beim Uebergang in's 8. Stadium erfährt, ähnliche Veränderungen in der äusseren Kopfform nach sich zieht. Auch der Gesamtkopf erfährt eine seitliche Abplattung, und während seine obere Fläche sich verlängert und winklig biegt, wird die Gesichtsfäche eingeknickt. Der Stirnwulst biegt sich nach abwärts und nach rückwärts, so dass er die Mundbucht theilweise von unten her deckt. Die Parietalleisten, die sich gleichfalls abflachen, werden im Zickzack gebogen, so dass sie stellenweise einander sich nähern, stellenweise auseinander rücken. Dabei rollen sich ihre unteren Ränder nach einwärts um. Die seichte Mundbucht wird zu einer, von vorspringenden Rändern umgebenen Grube, die wir jetzt als Mundhöhle bezeichnen können.

Der Grund der Mundhöhle wird von einem dünnen Blatte gebildet, in welchem das Hornblatt und das vegetative Blatt mit einander verschmolzen sind. Remak hat es als Rachenhaut bezeichnet. Es drängt sich die Rachenhaut bald in Form einer Längsfalte gegen die Mundhöhle vor; vom 9. Stadium ab spaltet sie sich, und ihre Reste scheinen noch in den Papillen zu persistiren, die bei Vögeln den Uebergang der Mundhöhle in die Rachenhöhle bezeichnen. Ausser durch diese Papillen wird im erwachsenen Thier auch durch den plötzlichen Unterschied in der Mächtigkeit des Epithelialbeleges die scharfe Gränze zwischen den Schleimhautregionen angegeben, die dem oberen, und denjenigen, die dem unteren Keimblatt entstammen. — Die Seitenwand der Mundhöhle wird durch die Parietalleisten gebildet, die, wie bereits erwähnt, im Zickzack sich biegen. Der oberste Theil ihres Randes legt sich an die Seitenfläche des Stirnwulstes an; hinter dem Stirnwulst treten sich die Ränder der beiden Leisten näher, um dann etwas weiter hinten wiederum zu divergiren. Die hintersten Enden der Parietalleisten, die unter scharfem Winkel in den Seitentheil der vorderen Keimfalte umbiegen (pg. 114), convergiren rasch, und indem sie sich in der Mittelebene begegnen, bilden sie den hinteren Abschluss der Mundhöhle. Durch die beschriebene Zickzackbiegung der Parietalleisten erhält die Mundöffnung jene pentagonale Umgränzung, welche durch ältere Beschreibungen längst bekannt, und in den Abbildungen von Erdl¹⁾ und von Remak²⁾ wiedergegeben ist. Die hinteren convergirenden Abschnitte der Parietalleisten stellen nunmehr die Unterkieferfortsätze, die vorderen Abschnitte die Oberkieferfortsätze dar. Letztere zeigen laut obiger Beschreibung eine winklige, gegen die Mundhöhle gerichtete Einziehung. Diese Einziehung ist der Vorläufer einer späteren stärkeren Knickung, welche in bekannter Weise die Scheidung von Mund- und von Nasenhöhle einleitet. Von den Unterkieferfortsätzen geht der, unter dem Gesicht durchtretende Abschnitt der Kopscheide ab.

Die vordere Gränze der Mundhöhle bildet der zurückgebogene Stirnwulst, an dessen, der Mundhöhle zugekehrter Fläche eine mittlere Leiste durch die Riechgruben von den beiden Seitentheilen geschieden wird. Die mittlere Leiste wird zum mittleren Stirnfortsatz, die beiden Seitentheile zu den beiden seitlichen Stirnfortsätzen.

Die Riechgruben sind nach der Stirnseite hin scharfer abgegränzt, als nach der Mundseite; an letzterer verlängern sie sich in eine Furche, die Kolliker die Nasenfurche nennt. Es ist nicht leicht, die erste Entstehungsgeschichte der Riechgruben und der Riechbulbi zu geben. Nach dem, was ich darüber

¹⁾ Erdl, l. c. taf. XII. fig. 1 u. 2.

²⁾ Remak, l. c. taf. V, fig. 54, 55, 57.

ermitteln konnte, gehen die Riechbulbi unzweifelhaft aus der vorderen Schlussstelle des Gehirns hervor, während die Riechgruben wahrscheinlich aus dem offen bleibenden vordersten Ende der Zwischenrinne sich entwickeln. Schon während des 5. Stadiums sieht man neben der Schlussstelle des Medullarrohres eine, das vorderste Ende der Zwischenrinne bezeichnende Grube (man vergl. taf. VIII, fig. III, 1, wo der Strich von *Rg* aus Verschen in die untere, statt in die obere Grube einmündet). Eine zweite flache Grube liegt nach unten und aussen von jenen ersten; sie fällt bereits ganz in den Bereich des eigentlichen Hornblattes. Durch das 6. und 7. Stadium hindurch habe ich von einer so scharf gezeichneten Grube Nichts wahrgenommen. Es bildet während dieser Zeitperiode die Schlussstelle des Medullarrohres einen nach vorn und nach unten vorspringenden, sanft gerundeten Wulst, neben welchem die äussere Kopfbekleidung zwei, gleichfalls sehr sanfte Vertiefungen zeigt. In der Flächenansicht sind diese Niveaugestaltungen durch die Mikropeschraube zu constatiren. Vom 8. Stadium ab ist eine eigentliche Riechgrube vorhanden, und zwar erscheint sie Anfangs als eine spaltförmige Vertiefung, welche von aussen her in den Raum zwischen der winkelig gebogenen Basilarleiste und der Schlussstelle des Vorderhirnes eindringt. Wenn im 9. Stadium die Hemisphären sich abgliedern, so kommen die Riechgruben an die Aussenfläche ihres verschmälerten Wurzeltheiles zu liegen. Demgemäss erscheint auch die Wurzel der Hemisphären mit einer Rinne zu deren Aufnahme versehen.

Indem der Stirnwulst nach abwärts sich biegt, und den Parietalleisten entgegenrückt, wird die Augennasenrinne beträchtlich vertieft. Ihr, aussen von der Augenblase liegendes Ende wird zu einer rundlichen Grube, die mit leicht aufgewulsteten Rändern sich umgiebt. Nach rückwärts und abwärts setzt sie sich in eine schmale Spalte fort, welche in den vordersten Theil der Mundhöhle führt. Bald schliesst sich die Grube vollständig von der Spalte ab; jene ist nunmehr die Anlage der Linse, diese die Thränenfurchen. Es ist also auch die Linsenbildung auf einen Faltungsvorgang, und nicht auf einen Vorgang localer Wucherung zurückzuführen. Die weitere Abschnürung derselben erfolgt also: indem die äusseren Ränder der Grube sich entgegenwachsen, wird der Zugang zu derselben verengert; zugleich aber setzt diese verengte Stelle der Ausdehnung der Linsenblasenwand einen Widerstand entgegen, welcher bald zu einer bedeutenden Verdickung des Grundes der Blase führt. Weiter erhebt sich der Grund der Blase kugelig, und beginnt hiermit die vorhandene Höhlung auszufüllen (taf. XI, fig. III). Während bis dahin die Dicke der Blasenwand vom Rande zum Grunde hin stetig und ziemlich gleichmässig zunahm, tritt mit der Vortreibung des Blasengrundes ein Gegensatz zwischen deren tieferem und dem oberflächlicheren Abschnitte ein. Jener, zu einem dickwandigen Hohlkörper sich gestaltend, wird zur eigentlichen Linse, während die dünne Randplatte zum vorderen Kapsel-epithel wird.

So bedeutend die Umgestaltungen sind, welche der Kopf bei der Bildung des Gesichtes erfährt, so beruhen sie doch im Wesentlichen auf einigen sehr einfachen Grundvorgängen. Diese sind die Abwärtsbiegung des Stirnwulstes und die Einwärtsdrängung der Parietalleisten. Bereitet man sich aus Wachs oder Thon einen Klumpen von der Form, die der Kopf am Schluss des 7. Stadiums besitzt, so ist es leicht, aus demselben durch einen einzigen Fingerdruck das embryonale Gesicht mit allen seinen Hauptcharakteren herzustellen.

Die Gehörblase nimmt während des 8. Stadiums an Tiefe zu; sie rückt mehr und mehr an die Seitenfläche des Nachhirns, und entfernt sich damit von der oberen Schlussstelle des Medullarrohres. Von ihren Rändern treten der untere, sowie der vordere und der hintere am meisten über die Höhle vor, weit weniger der obere. Der zuletzt sich schliessende Theil der Blase ist somit der obere. Während der untere Theil tiefer rückt, nimmt jener obere die Gestalt eines conischen Anhangs an. Die

Dieke der Gehörblasenwand nimmt vor vollendetem Schluss vom Blasenrand zum Grund der Blase stätig zu, ähnlich wie bei der Linsengrube, was aus dem, nach dem Grund hin stätig zunehmenden Druck leicht erklärbar ist. Die Zellen zeigen selbstverständlich radiäre Anordnung, und sie sind mehrfach geschichtet.

Noch müssen wir auf die Abflachung zurückkommen, die der Kopf, sowie die in ihm enthaltenen Organe vom 8. Stadium ab zeigen. Dieselbe ist, wie wir früher sahen, sehr beträchtlich, sie erstreckt sich weiterhin auf den Halstheil des Rumpfes, später noch auf die hinteren Rumpfabschnitte und sie führt zu Verschiebungen der Urwirbel, die auch für spätere Gestaltungen entscheidend sind. — Die Ursache dieser, successiv erfolgenden seitlichen Abflachung des Keimes kann, soviel ich einzusehen vermag, nur als Folge des zunehmenden transversalen Wachstumsdruckes angesehen werden. Wie die einmal gebildete Längsfalte einer elastischen Platte bei wachsendem Druck allmählig immer höher und schmaler wird, so hebt sich auch der Keim, den wir im Groben als eine Längsfalte der Keimseibe betrachten können, aus der Ebene der letzteren mehr und mehr empor, indem er zugleich schmaler wird. Schliesslich nach erfolgter Abschnürung treten völlig neue Bedingungen ein, und nun kann wiederum die Abplattung sich ausgleichen, welche vorübergehend bestanden hatte. Die inneren Organe, Medullarrohr, Urwirbel, Ganglienanlagen und Darm, werden durch den Druck der äusseren Wand zusammengedrängt und erfahren theilweise Verschiebungen gegen einander.

In inniger Beziehung zu der im 8. Stadium erfolgenden Abplattung von Kopf und Hals steht eine gleichzeitige seitliche Umlegung dieser Theile. Kopf und Hals des Embryo legen sich so, dass die rechte Seite nach oben, die linke gegen den Dotter gekehrt wird. Hiernach bildet die Medianebene vom Hals und vom Kopf mit derjenigen der hinteren Rumpfabschnitte einen rechten Winkel, und sie geht am unteren Theile des Halses in die letztere durch eine windsechiefe Fläche über. Dabei erfährt die Axe des Halses eine doppelte Winkelbiegung. Am untersten Ende des Halses, etwa in der Höhe des 13. Urwirbels, wendet sie sich unter starkem Winkel nach links, um dann in der Mitte des Halses mittelst einer zweiten Biegung wieder annähernd ihre ursprüngliche Richtung anzunehmen. In Folge dieser Axenbiegung kommt der gesammte Hals, sowie der bei weitem grössere Theil des Kopfes auf die linke Seite der ursprünglichen, in der hinteren Rumpfhälfte unverändert gebliebenen Medianebene zu liegen; auf der rechten Seite liegt zu einer gegebenen Zeit blos der Stirntheil des Kopfes und der Ventrikeltheil des Herzens. Vom 9. Stadium ab kehrt sich indess dies Verhältniss vollständig um. Indem die Nackenkrümmung sowohl, als die mittlere Halskrümmung beträchtlich zunehmen, rückt der Kopf nebst dem oberen Theil des Halses weit über die ursprüngliche Mittelebene hinaus nach rechts und deren Axe stellt sich in einen nahezu rechten Winkel zu derjenigen der hinteren Rumpfhälfte. Andererseits treten aber von dieser Zeit ab auch am hinteren Leibesende Krümmungen auf, so dass nun überhaupt kaum mehr von einer Medianebene, sondern höchstens von einer Medianfläche gesprochen werden kann.

Die Umlegung des Kopfes und Halses ergibt sich als eine natürliche Folge der Abplattung dieser Theile. Je höher eine Falte ist, und je schmaler ihre Basis, um so leichter wird sie sich zur Seite legen, wenn die von beiden Seiten her auf sie wirkenden Kräfte nicht genau im Gleichgewicht sind. Die Richtung der Umlegung wird im vorliegenden Falle durch die asymmetrische Stellung vorgeschrieben, welche schon in einem früheren Stadium das Herz eingenommen hat.

Das Herz und die grossen Gefässe. Die Muskelwand des Herzens erschien am Schluss des 7. Stadiums als ein, mit seinem Mitteltheil stark nach rechts gekrümmter Schlauch. Vorderes und hinteres Ende des Schlauches hafteten der Darmwand unmittelbar an, während der Mitteltheil von der Darmwand sich entfernte, und durch ein zweiblättriges Gekröse mit ihr zusammenhing. Das Gekröse, am Bulbastheil des Herzens beginnend, nahm an Höhe zu bis zur Mitte des Herzens, von da an nach rückwärts wiederum ab. Der am meisten vorgewölbte Theil des Herzens hatte bereits begonnen durch Zerreissung seines Gekröses sich vom Darm vollständig zu emancipiren.

Die Krümmung des Herzens sowohl, als auch seine, mit der Krümmung Schritt haltende Emancipation vom Darm schreitet im 8. Stadium rasch voran, und es tritt gleichzeitig jene Zusammenrückung der Herzenden ein, welche den Uebergang der primitiven Herzform in die bleibende einleitet. — Rechts von der Medianebene des Halses liegend, tritt das Herz durch die Umlegung vom Hals und vom Kopf nach rechts von der ursprünglichen Mittelebene, und es kehrt den Scheitel seiner Krümmung etwas vom Dotter ab. Sein vorgewölbter Ventrikellheil zeigt zwei, nahe beisammen liegende Knickungen, und wir können sonach an ihm drei Abschnitte unterscheiden, den arteriellen Schenkel, das Uebergangs- oder Scheitelstück und den venösen Schenkel.¹⁾ Durch eine leichte Torsion der Herzschnge rückt der arterielle Schenkel etwas weiter von der Wirbelsäule ab, als der venöse. Anfangs liegt das Herz noch so, dass beide Schenkel der Schlinge mit der Axe des Halses einen nahezu rechten Winkel bilden, während das Scheitelstück gerade nach rechts sieht. Dann aber wendet sich letzteres nach hinten und das Herz zeigt nunmehr die bekannte S-Form. — So lange der Embryo im Ei liegt, ist der Venenschenkel der Herzschnge nach unten und links vom Arterienschenkel befindlich, oder nach hinten und links, wenn man sich den Embryo aufrecht stehend denkt. Der arterielle Schenkel des Ventrikels scheidet sich durch eine ringförmige Furehe von dem Bulbastheil, welcher letzterer Anfangs durch sein Gekröse am Darm haften bleibt. Eine ähnliche Querfurehe (der spätere Ohrkanal) entsteht an der Gränze zwischen dem venösen Schenkel des Ventrikels und dem Vorhof. Der Auriculartheil des Vorhofes geht aus dem Abschnitte des Herzschlauches hervor, welcher die hintere Abgangsstelle vom Darm bezeichnet. Hier erfährt die Herzaxe eine schärfere Knickung, in Folge deren das Rohr breiter wird und sich abplattet. Die beiden seitlich hervortretenden Ecken liefern die Herzhöhlen. Der dem Darm anhaftende verschmälerte Endabschnitt des Herzens bezeichnet den Venensinus (taf. XI, 1, 12 u. 13). Nach Eintritt der Ventrikerverschiebung bildet die Axe des Herzens eine Linie doppelter Krümmung. Ihre Projection auf die Medianebene hat die Gestalt eines römischen S, während die Projection auf eine Frontalebene als eine nahezu geschlossene Schleife sich darstellt. An den beiden Enden des Herzens, am obersten Theil des Aortenbulbus nämlich und am Venensinus, fällt die Herzaxe in die Medianebene des Halses selbst.

Die Krümmung, die das Herz erfährt, lässt sich wohl, wie wir früher sahen (pag. 111), zum Theil darauf zurückführen, dass der Herzschlauch rascher als die Darmwand in die Länge wächst. Vor Allem aber kommt dabei in Betracht die Abwärtskrümmung des Vorderdarmes, durch welche der Raum für das wachsende Herz verringert, und das Entgegenrücken des Aortenbulbus an den Venensinus

¹⁾ Man vergl. z. B. Erdl, taf. X, fig. 4 u. 5. In dem sonst so vortreflichen Atlas ist übrigens im grössten Theil der Abbildungen die Lagerung des Herzens verkehrt angegeben. So liegt es auf taf. VIII, fig. 3 u. 4; taf. IX, fig. 1, 2, 3 u. 5, und taf. X, fig. 1 und fig. 3 bis 5 durchweg links statt rechts. Erdl scheint beim Stich seiner Figuren die Umkehr durch den Druck nicht bedacht zu haben. Auf taf. VIII finden sich sogar zwei Figuren, von welchen die eine (fig. 2) das Herz auf der rechten, die andere (fig. 3) auf der linken Seite liegen hat. In den Tafelerklärungen spricht Erdl durchweg nur von einer Auswärtsbiegung des Herzens, ohne die Richtung zu bestimmen.

bedingt wird. Ihren höchsten Grad erreicht die Biegung des Darmes und die von ihr abhängige Zusammendrängung der Herzschnge vom 9. Stadium ab, d. h. von der Zeit ab nach Entwicklung der Nacken- und der mittleren Halskrümmung.

Die meisten Einzelheiten der Herzformung finden ihre Erklärung in dem Umstand, dass die beiden Enden des Schlauches dem Darm unmittelbar und innig anhaften, während der Mitteltheil frühzeitig frei wird. Auf Rechnung dieses Umstandes fallen zunächst die Knickungen, welche zwischen den einzelnen Herzabtheilungen auftreten. Diese Knickungen sind aber ihrerseits bestimmend für die Lage der Klappen. Denn die Klappen erscheinen bei ihrem ersten Auftreten einfach als einspringende Falten des das Muskelherz durchziehenden Endothelialschlauches. Dass auch der Contractionsmodus des Herzschnlauches auf die Form bestimmend wirkt, das scheint kaum zweifelhaft zu sein. So lässt sich wohl die frühe Ablösung des Ventrikelfheiles vom Darm auf den Einfluss der Contractionen zurückführen, und dasselbe gilt auch noch von anderen Besonderheiten, wie z. B. von der Rückwärtsschiebung der Herzspitze. Dagegen halte ich den Versuch von Rindfleisch ¹⁾, die Form des Herzens aus dem Blutstrom abzuleiten, für verfehlt. Zu der Zeit, da das Herz die angegebene Umformung erfährt, steht das Endothelialrohr von der Muskelwand des Herzens noch weit ab, und der Blutstrom berührt somit die letztere höchstens stellenweise.

Der Endothelialschlauch liegt noch während des ganzen 8. Stadiums völlig lose im Innern des Muskelschnlauches, und ist von diesem ringsumher durch einen Zwischenraum getrennt, der an verschiedenen Stellen verschieden breit ist. Nur längs der beiden Schlusslinien, besonders längs der oberen, steht der Binnenschnlauch stellenweise mit der Muskelwand in Berührung (taf. XI, I, 5 bis 13). Im vorderen, arteriellen Theil des Herzens ist der Endothelialschlauch seitlich abgeplattet und lässt jederseits einen Raum frei, der beträchtlich breiter ist, als sein eigenes Lumen. Im mittleren und hinteren Abschnitte des Herzens dagegen ist die, ausserhalb des Endothelialschlauches frei bleibende Spalte weit enger als vorn, auch ist hier der innere Schlauch nicht abgeplattet. Die Abplattung des Rohres im arteriellen Theil des Herzens erscheint deshalb wichtig, weil sie den Grund legt für die spätere Trennung des einfachen Rohres in zwei, spiralig um einander sich windende Röhren, einen Vorgang, den bereits v. Baer in seiner meisterhaften Weise geschildert hat. ²⁾

Vom 9. Stadium ab beginnt der Zwischenraum zwischen Endothelial- und Muskelschnlauch sich auszufüllen. Einestheils nimmt die Muskelwand selbst an Dicke zu, und lockert sich bei zunehmendem Wachstum an ihrer inneren Oberfläche auf. Anderentheils aber treten an der Aussenseite des Endothelialrohres zahlreiche neue Zellen auf, welche unter einander netzförmig sich verbinden, und bald auch eine weiche Zwischensubstanz zwischen sich setzen. Es füllt sich somit der Zwischenraum zwischen dem Gefässlumen und der Muskelwand mit einer durchsichtigen Schicht von Bindesubstanz aus, die ihren Ursprung von der Aussenvand des Endothelialrohres nimmt. Am mächtigsten entwickelt sich diese Schicht im Aortenbulbus (taf. XI, IV, 4, unten), in welchem von Anfang an auch der auszufüllende Zwischenraum am beträchtlichsten war. Im Ventrikelfheil ist sie etwas ninder mächtig; dagegen treten hier bedeutende Verdickungen der Muskelwand auf, in Form von netzförmigen Vegetationen der Innenfläche. Am Auriculartheil des Herzens und am Venensinus, wo der Zwischenraum zwischen Endothelialrohr und

¹⁾ Rindfleisch, Lehrbuch der pathol. Gewebelehre pag. 198. — Ganz hübsch ist der Vergleich, den Rindfleisch zwischen der Form des embryonalen Herzens und derjenigen eines gedrückten Tuches anstellt.

²⁾ v. Baer, l. c. II, 139. — Man vergl. auch I, 72.

Muskelwand von Anfang an nur unbedeutend war, sind auch die secundären Verdickungen der einen und anderen Schicht nur unbedeutend.

Der Endothelialschlauch des Aortenbulbus setzt sich, wie wir früher gesehen haben, in zwei Röhren fort, welche in den Parietalleisten des Gesichtes dicht neben der Mundbucht nach vorn laufen. Dies sind die vordersten Aortenbogen; sie treten bis zum Trichter, biegen hier nach oben um, und laufen nun als Aortae descendentes der Wirbelfläche des Darmes entlang nach rückwärts. Der aufsteigende Theil dieser Gefässe schliesst sich im 8. Stadium ab. Der Grund der Schliessung liegt in der Knickung, welche die Parietalleisten bei der Bildung des Gesichtes erfahren. Die in den letzteren enthaltenen Röhren werden comprimirt und das Blut tritt in andere Bahnen, welche dem Durchtritt geringeren Widerstand entgegenstellen. Die obliterirten Gefässe sind auf Querschnitten noch kurze Zeit als scharf umschriebene Flecken erkennbar (taf. XI, II, 1 und 2), dann aber schwinden ihre Gräben und sie sind nun vom umliegenden Gewebe nicht mehr zu unterscheiden.

Aus dem Scheitelstücke des vordersten Aortenbogens tritt schon vom 7. Stadium ab ein Gefäss über der Augenblase weg zum Gehirn. Dasselbe sendet seine Zweige zur Augenblase selbst, zum Vorderhirn, Zwischenhirn und Mittelhirn. Es ist dies der Schädelabschnitt der Carotis interna. Nach Verschluss des aufsteigenden Schenkels wird sie durch den absteigenden Schenkel des ersten Aortenbogens gespeist, welcher nun sein Blut aus dem zweiten und später aus dem dritten Bogen empfängt.

Ausser der vordersten Aorta entsendet der Endothelialschlauch des Aortenbulbus eine Anzahl von Fortsätzen nach aufwärts. Diese treten zwischen den Blättern des Endocardiums durch zur Dorsalfläche des Darmes und verbinden sich mit der Fortsetzung des vordersten Aortenbogens, der Aorta descendens. Sie sind die Anlagen der vier hinteren Aortenbogen. Wie wir oben (pag. 135) bereits gesehen haben, so bringt es die Faltung des äusseren Darmrandes mit sich, dass offene Verbindungsröhren zwischen dem Aortenbulbus und den absteigenden Aorten nicht längs der ganzen Strecke sich entwickeln können. Sie können nur da entstehen, wo die Darmwand von der Leibeswand sich entfernt, d. h. also zwischen den Schlundspalten. Auch nach rückwärts kann die Bildung von Aortenbogen nicht unbegrenzt fortschreiten, da mit zunehmender Lösung des Herzgekröses die Verbindungsbrücke zwischen dem Aortenbulbus und der Darmwand abgebrochen wird. Die Spalte, welche an der unteren Fläche des Vorderdarmes hinter dem zuletzt entstehenden fünften Aortenbogen übrig bleibt, wird benutzt zur Abgabe eines Zweiges, der vom fünften Bogen nach rückwärts zu der, bald zu besprechenden Lungenanlage tritt.

Mit zunehmender Emancipation des Herzens vom Darm entfernt sich auch der hintere Theil des Aortenbulbus mehr und mehr von jenem, während sein vorderes Ende an ihm haften bleibt. Während des achten Stadiums stellt sich vorübergehend die Axe des Aortenbulbus nahezu rechtwinkelig zu derjenigen des Darmes, ein Verhältniss, das später wiederum sich mindert, wenn mit wachsender Krümmung von Hals und von Kopf das Aortenende des Herzens nach rückwärts sich verschiebt. In späteren Perioden, als diejenigen sind, die uns hier beschäftigen, verlässt der Aortenbulbus den Darm und dasselbe geschieht mit den aus ihm entspringenden Aortenbogen.

Wie am vorderen Ende des Herzens der Aortenbulbus als die letzte Verbindungsbrücke zwischen dem frei werdenden Herzen und dem Darm erscheint, so am hinteren Ende der Venensinus. Auch er entsteht durch den Zusammentritt von zwei, dem Darm aufgesetzten, muskulösen Halbrinnen (vgl. pag. 111). Nach Schluss des Darmes liegt er unter diesem, und ist mit ihm durch ein kurzes Gekröse verbunden, zwischen dessen Blätter die Anlage der Luftröhre sich eindrängt. Später wird dies

Gekröse länger, und schliesslich löst es sich von den überliegenden Theilen völlig ab. Das hintere Ende des Venensinus spaltet sich in die beiden Venenschkel, welche zu den Seiten der Lungenanlage treten. Dann spalten auch diese sich rasch in je einen Ast, der, den Darm verlassend, nach auswärts tritt, und einen, der an der Leberanlage vorbei schräg nach rückwärts sich wendet (taf. XI, 1, 15). Ersterer Ast, die ursprünglich vordere Dottervene tritt zur Leibeswand, und, indem er das Blut der Cardinalvenen sammelt, wird er zum *ductus Cuvieri*. Der zweite Ast, ursprünglich blos hintere Dottervene, wird dadurch zur Gesamtdottervene, dass nach Umlegung des Embryo die Verbindung der Dottergefässe mit dem vorderen Ast unterbrochen wird, und alles Blut in den hinteren eintritt. Bei beiden Gefässen ist Anfangs die Muskelwand nicht rings umher geschlossen, sondern sie bildet eine blose Halbrinne an der Aussenseite des Gefässes.

Die Abschnürungsdrüsen des Vorderdarmes. Die Bildung der vom Darm sich abschnürenden Organe führt sich auf eine Faltung zurück, welche ebenso einfach ist, als die Faltung, die der Gliederung der Organe des animalen Lebens zu Grunde liegt. Die Schilddrüse, die Lungen, die Leber und das Pankreas entstehen keineswegs durch locale Wucherungen des vegetativen Blattes, vielmehr ordnen sich auch sie dem allgemeinen Gesetz unter, wonach das Wachsthum in der Keimscheibe, von einem Wachsthumsmittelpunkt ausgehend, stätig abnimmt.

In früheren Capiteln ist bereits darauf hingewiesen worden, dass die Falten des vegetativen Blattes im Allgemeinen denjenigen des animalen folgen. Dies geschieht aber in doppelter Weise; es macht nämlich das untere Blatt die Bewegungen des oberen gleichzeitig in gleichem Sinne und in entgegengesetztem Sinne mit. Beide Bewegungen addiren sich, und es tritt je nach ihrer relativen Stärke bald die eine, bald die andere mehr in den Vordergrund. Der leichteren Verständigung halber bezeichnen wir als *Eigenfalten* des vegetativen Blattes diejenigen, welche je entgegengesetzt gerichtet sind mit denjenigen des animalen. Die gleichgerichteten können wir als *Totalfalten* bezeichnen. Beide Faltenssysteme sind von frühester Zeit an erkennbar, und bald mit grösserer, bald mit geringerer Schärfe aus einander zu halten. Scharf ausgesprochene Eigenfalten zeigen z. B. die dem dritten Stadium entstammenden Schnitte 3 und 4 von Serie III, taf. VI; schon bei 2 und 1 derselben Serie treten die Eigenfalten neben den Totalfalten mehr in den Hintergrund, obwohl sie immer noch leicht erkennbar sind, und dasselbe Verhältniss findet man bei der Serie IV derselben Tafel.

Die Eigenfalten des vegetativen Blattes haben zur Folge, dass neben einander Strecken liegen, an welchen beide Blätter bis zur vollständigen oder beinahe vollständigen Berührung an einander gerückt sind, und solche, an welchen sie aus einander weichen; die sich berührenden Stellen sind diejenigen, an welchen auch die Lösung der Blätter am spätesten erfolgt. Den oberen Rinne entsprechen sonach untere Rinne, den oberen Faltenbergen untere Faltenberge. — Der Medullarrinne des oberen Blattes entspricht eine axiale Längsrinne im unteren, welche wir die Darmrinne (im engeren Sinn) nennen wollen. Ebenso entspricht der oberen Gränzrinne des animalen Blattes eine untere Gränzrinne des vegetativen Blattes. Nach Innen von dieser bildet das vegetative Blatt, indem es vom animalen sich entfernt, eine nach abwärts convexe Falte, welche der Wolff'schen Leiste des oberen Blatte

entspricht; sie kann die äussere Nathfalte heissen. Zwei schwache Rinnen, den Seitenrinnen des animalen Blattes entsprechend, treten unter der Gränze von Urvirbelplatten und Seitenplatten auf. Es sind dies die Drüsenrinnen. — Die Falte zwischen ihnen und der Darmrinne bezeichne ich als innere Nathfalte. Die Darmrinne wird, wie man leicht einsieht, durch den Stammtheil des Darmdrüsenblattes gebildet. Die Drüsenrinnen repräsentiren den inneren, die Gränzrinnen den äusseren Parietaltheil desselben Blattes, und von den Nathfalten kann man den inneren Schenkel dem ersteren, den äusseren dem letzteren zutheilen.

Im Kopftheil des Embryo wird die Darmrinne vorübergehend dadurch verwischt, dass der Grund der sich schliessenden Medullarrinne nach abwärts vorspringt, und das vegetative Blatt vor sich her treibt (man vergl. z. B. taf. IV, fig. IV, 1, 2 und 3; fig. V, 1, 2 und 3; taf. VI, fig. IV und V, sowie taf. VII, I, 1 bis 5, und taf. VIII, I, 2 bis 7 und II. Dafür treten nunmehr die beiden Drüsenrinnen um so schärfer hervor. Beim Eintritt des Darmeschlusses bezeichnen diese letzteren den Umschlagsrand der oberen Wand des Rohres in die untere. Später tritt mit zunehmender Entwicklung der Muskel- und der Gefässanlagen auch am Kopfe die axiale Rinne wieder zum Vorschein (taf. IX, 2 bis 4). In ähnlicher Weise, wie die Darmrinne am Kopf vorübergehend schwindet, so kann sie successive in den einzelnen Querzonen des Rumpfes durch einen Vorsprung des Axenstranges verwischt, oder in zwei seitliche Hälften zerlegt werden. — Ferner können stellenweise auch die seitlichen Eigenfalten des vegetativen Blattes durch die stärker sich entwickelnden Totalfalten verdrängt werden; so gehen z. B. die Nathfalten und die Gränzrinnen am Hinterkopf völlig in jene Parietalfalten auf, deren Bedeutung für die Herzbildung wir früher besprochen haben.

Gehen wir nun dem Schicksal der verschiedenen Abschnitte des vegetativen Blattes nach, so ergibt sich Folgendes: Im Kopf des Embryo liefert der Stammtheil des Darmdrüsenblattes die obere Wand des primitiven Darmes; den Umschlagsrand der oberen Wand in die untere bildet die Drüsenrinne, d. h. also der innere Parietaltheil; die untere Darmwand geht aus der Nathfalte hervor, so dass hier also noch ein Streifen des äusseren Parietaltheiles mit in den Körper hineingezogen wird. Nur der alleräusserste Streifen des Parietaltheiles kommt zur Bildung embryonaler Organe nicht zur Verwendung. Indem derselbe in früher geschilderter Weise von der Darmwand sich ablöst (pag. 54), bildet er die untere Wand der Parietalhöhle, oder das falsche Amnion von Wolff. — Aus derselben früheren Schilderung ist ferner erinnerlich, dass die untere Wand des Kopfdarmes in der Medianebene nach abwärts sich biegt. Die Kante, die sie bildet, ist Anfangs noch sehr stumpf; im Gesichtstheil springt sie gegen die Mundbucht, am Hinterkopf gegen das Herzgekröse vor. Diese Kante wird beträchtlich schärfer, wenn der Kopf anfängt sich abzuplatten. Ihr gegen die Mundgrube vorspringender Abschnitt, Remak's Rachenhaut, ist es, welche später in bekannter Weise sich spaltet. Ihr hinterer, dem Herzgekröse zugekehrter Theil dagegen erleidet während des achten Stadiums noch geringe Modificationen (taf. XI), vom neunten Stadium ab schnürt er sich zu einem unpaarigen Rohr, der Anlage des oberen Kehlkopfes und des oberen Theiles der Trachea, ab (taf. XI, II, 3 und 4, und IV, 2). Aus dem seitlichen Abschnitte des Kopfdarmes entwickeln sich die Schilddrüsen und deren von Remak geschilderte Nebendrüsen (man vergl. besonders taf. XI, IV, 2).

Beim Uebergang auf den Hals nimmt der Streifen des vegetativen Blattes, welcher bei erfolgloser Abschnürung in den Leib des Embryo aufgenommen wird, eine Strecke weit an Breite ab. Währenddem im vorderen Abschnitt des Hinterkopfes die Drüsenrinne den Seitenrand des Darmes bildet, so rückt dieselbe am Hals der unteren Schlusslinie des Darmes zu. Ja es scheint sogar ein-

Strecke weit der äussere Theil des entsprechenden Substanzstreifens, des Drüsenstreifens, wie wir ihn der Kürze halber nennen können, bis unter die Schlusslinie hinausgedrängt zu werden. Es zeigt sich nämlich, dass über dem hinteren Ende des Herzens der Umfang des sich schliessenden primären Darmrohres ausnehmend klein ausfällt. Der von den beiderseitigen Drüsenstreifen im Körper zurückbleibende schmale Rest umschliesst hier eine Spalte, die anfangs mit dem Darmrohr zusammenhängt, und sich später von diesem als unterer Abschnitt der Luftröhre ablöst (taf. XI, I, 12 u. 13). — Es geht somit die Anlage der Luftröhre, inclusive des Kehlkopfes, in verschiedenen Breiten aus verschiedenen Zonen des vegetativen Blattes hervor. Ihr vorderes Ende entwickelt sich aus dem äusseren Theil der Parietalzone, das hintere aus dem allerinnersten Theil derselben. Das, was im Bereich des Kopfes vom inneren Parietaltheil des Darmdrüsenblattes in den primären Darm übergegangen ist, das schmürt sich später in gesonderter Weise zu den Schilddrüsen ab. In allen Breiten geht der eigentliche Nahrungsschlauch, der secundäre Darm, wie wir ihn nennen können, aus dem Stammtheil des Darmdrüsenblattes hervor. Der Wechsel aber in der Breite des in den Körper aufgenommenen Stückes vom vegetativen Blatt hängt, wie dies früher (pag. 136) entwickelt wurde, damit zusammen, dass die Stelle der Abschnürung jeweilen durch die Gesamtform beeinflusst wird, welche der Embryo zur Zeit der Lösung angenommen hat.

Die unpaare Luftröhrenrinne erstreckt sich nach rückwärts bis zum Vencinus des Herzens, und sie schneidet anfangs in die obere Wand des letzteren der Art ein, dass ihre Kante bis zu dessen Lumen vordringt (taf. XI, I, 13). Am hinteren Ende des Vencinus nimmt der in dem Körper verbleibende Streifen des vegetativen Blattes an Breite rasch zu, und erstreckt sich nunmehr wiederum bis jenseits der Drüsenrinne. Das primäre Darmrohr gestaltet sich hier während des achten Stadiums zu einer hohen vertikalen Spalte, deren unteres, der Wirbelsäule abgekehrtes Ende in zwei getrennte Rinnen aus einander geht. Diese unteren, aus den Drüsenrinnen sich entwickelnden Rinnen sind die Anlagen der Lungen (taf. XI, I, 11). Letztere sind sonach von Anfang an paarig angelegt, wenn auch ihre beiderseitigen Lumina auf kurze Zeit unter einander, und mit dem Lumen des Gesamtdarmes zusammenhängen. Der Lungenheil des primären Darmes ist von der eigentlichen Darmrinne durch eine Einziehung der beiden Seitenwandungen geschieden, längs deren die Stämme der Dottervenen verlaufen. Letztere liegen zwischen der Muskelschicht und dem Darmdrüsenblatt. Vom neunten Stadium ab beginnen die Lumina der Lungenanlagen von dem Lumen des secundären Darmes und von einander sich zu scheiden. Die Scheidung geschieht dadurch, dass die drei einspringenden Winkel, durch welche die Lungenrinnen von einander und von der Darmrinne geschieden sind, einander entgegenwachsen. Die Scheidung beginnt am hinteren Ende der Lungenanlage und schreitet von da nach vorn vor (taf. XI, II, 5 bis 7). Die Sonderung der Lumina geht der äusseren Sonderung der bezüglichen Organe voraus. Die Höhlung der Luftröhre und der Lunge einestheiles, und diejenige des secundären Darmes anderentheiles sind in einen gemeinsamen, aus Muskel- und Gefässanlagen gebildeten Strang eingeschlossen (die Faserschicht von Remak). Dieser Strang besitzt während des neunten Stadiums noch eine gleichmässig gerundete Oberfläche, erst später beginnt er, bei zunehmender Entwicklung der umschlossenen Epithelialröhren auch äusserlich seinem Inhalte gemäss sich zu modelliren.

Die beiden Lungenrinnen sind anfangs, wie der übrige Darm, nach hinten hin offen. Der Abschnitt der Drüsenrinne, welcher unmittelbar an dieselbe sich anschliesst, wird zur Anlage der Leber. — So leicht es ist, an guten Modellen das Verhältniss der Lungenanlage zur Leberanlage zu demonstrieren, so schwer ist es, eine klare Darstellung mit Worten zu geben. Während des achten Stadiums, während dessen die Abgliederung beider Anlagen beginnt, erstreckt sich der Schluss des Vorderdarmes

bis in den unteren Abschnitt des Halses. Das Verhältniss des offenen zum geschlossenen Theil vergegenwärtigt man sich wohl am besten durch den Vergleich mit einem Kleide, das eine Strecke weit zugeknüpft ist, während dessen aufgeklappte Schösse, mit ihrem oberen Ende nach rückwärts umgeschlagen sind, mit ihrem unteren Ende einfach herabhängen. Der Saum des Kleides erfährt hierbei, wie man leicht sieht, zwei winklige Knickungen, die obere an der Stelle, wo die Schösse aus einander weichen, die zweite, weiter hinten und aussen liegende da, wo der schräg gestellte Abschnitt des Schosses in den herabhängenden übergeht. Ganz ähnlich erfahren in unserem Falle die seitlichen Abschnitte des vegetativen Blattes, die Drüsenrinne und die, nach aussen von ihr liegende Nathfalte eine doppelte Knickung, eine vordere beim Verlassen der Medianfläche, eine zweite beim Umbiegen aus der schrägen Richtung in die longitudinale.¹⁾ Die obere Knickung bezeichnet die untere Gränze der Lungenanlage und die obere der Leberanlage, während die untere Knickung die untere Gränze der Leberanlage bestimmt. In der Strecke zwischen den beiden Winkelbiegungen bildet die Drüsenrinne eine dreieckige Bucht, die nach rückwärts weit sich öffnet, und die nun eben die Leberanlage in ihrer primitivsten Form darstellt. Die Verbindung dieser Bucht mit den Lungenrinnen wird durch eine vorspringende Falte verengt, und weiterhin völlig unterbrochen. Von den beiderseitigen Buchten erscheint wegen der Seitwärtslegung des Halses die linke tiefer als die rechte. Letztere dagegen ist breiter. Beide schliessen sich im Beginn des neunten Stadiums ab und stellen nummehr jene blattartigen, dem Darm mit breiter Basis anhaftenden Gebilde dar, deren Beschreibung bereits v. Baer gegeben hat.²⁾ Ihr Lumen löst sich im oberen Theil vollständig von demjenigen des Darmes, und die Verbindung erhält sich blos am unteren Ende. — Die Umbildung der ursprünglich gegebenen offenen Leberanlage in die geschlossene geschieht, ähnlich wie die Umbildung der Lungenanlage, dadurch, dass die beiderseitigen äusseren Nathfalten des Darndrüsenblattes in der Mittelebene einander und den inneren Nathfalten entgegenrücken, und dass späterhin die Verbindung mit der äusseren Parietalzone desselben Blattes sich löst.

Die Leberanlagen umwachsen bekanntlich bald einen unpaaren, in das Herz einmündenden Venenstamm von oben her. Um dies Verhältniss zu verstehen, ist es nöthig sich zu erinnern, dass die beiden, während des achten Stadiums in den Venensinus einmündenden Dottervenen schräg von hinten und aussen nach vorn und innen verlaufen (pag. 120). Während ihr oberer Theil zwischen die Lungenanlagen und den eigentlichen Darm zu liegen kommt, so erscheinen sie im Niveau der Leberanlagen, bereits weiter seitwärts gerückt, und liegen nach aussen und unten von den letzteren (taf. XI, I, 15 u. II, S). Indess sind sie zur Zeit der ersten Bildung der Leberanlagen noch völlig von einander getrennt. Die Vereinigung der beiden Seitenhälften schreitet vom Venensinus des Herzens nach rückwärts vor, sie betrifft somit zuerst den neben den Lungenanlagen liegenden Gefässabschnitt. Derselbe rückt bei stattfindender Vereinigung der beiden Seitenhälften unter die Lungenanlagen, und bleibt während einiger Zeit durch ein Gekröse mit ihnen verbunden (taf. XI, II, 6 u. 7). Etwas später vereinigen sich in der Medianfläche auch die Venenabschnitte, welche im Niveau der Leberanlagen, liegen, nachdem letztere schon früher begonnen hatten, dieselben von aussen zu umwachsen (II, S). Es entwickeln sich nummehr von den primitiven Leberanlagen aus die bekannten Zellenbalken um das von ihnen umschlossene Gefäss herum (taf. XI, IV, 5 u. 6), und bald beginnen auch feinere Gefässanlagen in die von den Zellen freigelassenen Lückenräume hinein zu sprossen.

¹⁾ Die Zeichnungen auf taf. X von Erdl, besonders fig. 6, können eine ungefähre Vorstellung von diesem Verhältniss geben.

²⁾ v. Baer l. c. I. 55, u. II, 125.

Die Anlage des Pankreas geschieht nicht aus der Drüsenrinne des Darmdrüsenblattes, sondern aus dem Stammtheil des letzteren. Ihre Bildung, sowie die Abgliederung des Magens hängt mit der Axenbiegung zusammen, welche der Embryo am unteren Ende des Halses erleidet, ein Verhältniss, auf das wir gleich zurückkommen werden.

Nachdem wir die Eingeweide vom Kopf und vom Hals mit Bezug auf ihr Hervorgehen aus den Längsfalten des vegetativen Blattes verfolgt haben, erscheint es nöthig, noch mit Bezug auf dessen Transversalfalten den Ort ihrer Entstehung zu bestimmen. — Auch in transversaler Richtung entwickeln sich die Falten des vegetativen Blattes theils als Eigenfalten, theils als Totalfalten, d. h. sie geschehen theils in entgegengesetztem, theils in demselben Sinn wie die Falten des animalen Blattes. Die Eigenfalten treten selbstverständlich hinter den Totalfalten in den Strecken zurück, längs deren das vegetative Blatt mit dem animalen innig verbunden erscheint, wie vor Allem längs der Axe; sie treten dagegen mehr hervor, da wo beide Blätter vollständig von einander getrennt sind. Ein Blick auf die Serien von taf. V oder von taf. X lässt dies Verhältniss sofort mit voller Schärfe erkennen. Längs der Axe folgt im Allgemeinen das untere Blatt dem oberen in seiner Biegung ziemlich genau, wogegen in den parietalen Abschnitten des Keimes beide Blätter abwechselnd aus einander und wieder zusammenrücken. Hat sich einmal die Verbindung des Darmdrüsenblattes mit dem Axenstrang gelockert oder gelöst, so treten nun auch im Axialgebiet die selbstständigen Falten des Darmes ausgeprägter hervor, und sie werden zum Theil bestimmend für die Gliederung der Eingeweide.

Innerhalb des Stammgebietes tritt die Eigenfaltung des vegetativen Blattes am frühesten an der Dorsalschwelle hervor. Hier erscheint der Embryo schon vom fünften Stadium ab verdickt, trotzdem dass animales und vegetatives Blatt durch einen wohl entwickelten Axenstrang zusammenhängen (pag. 94). — Die erste Lösung des Darmdrüsenblattes von der Chorda findet indess nicht an dieser Stelle statt, sondern im oberen Halstheil des Rumpfes. An eben der Stelle, an welcher die hinteren Herzschenkel aus einander weichen, entfernt sich während des siebenten Stadiums die axiale Darmrinne vom Medullarrohr, und sie erreicht ihren grössten Abstand von letzterem etwa in der Höhe des 4. bis 6. Halswirbels. Von da ab rückt die Darmrinne dem Medullarrohr wieder näher, um sich beim Uebergang auf die Dorsalschwelle abermals von ihm zu entfernen. — Folgen wir der Axe der Darmrinne, so können wir am Schluss des siebenten Stadiums folgende Krümmungen constatiren: Aufwärts gerichtete Convexität am Kopftheil und im Uebergang zum Halstheil, abwärts gerichtete im oberen Halstheil, aufwärts gerichtete im unteren Halstheil, abwärts gerichtete im Dorsaltheil, aufwärts gerichtete im Lumbaltheil und abwärts gerichtete an der Sacralschwelle. Es sind somit diese Krümmungen denjenigen der animalen Axialgebilde theilweise gleichläufig, theilweise verlaufen sie entgegengesetzt.

Die eben geschilderten Biegungsverhältnisse der Darmaxe erhalten sich auch während der nächstfolgenden Stadien. Während des achten und neunten Stadiums zeigt die Darmaxe eine nach oben convexe Biegung im Bereich der Schlundspalten, eine nach unten convexe über dem Bulbus Aortae, eine nach oben convexe über dem Venensinus, und eine sehr ausgesprochene, nach unten convexe hinter dem Herzen, in der oberen Hälfte des Dorsaltheiles des Embryo. Die Bedeutung der vordersten Biegung für das Zustandekommen der Schlundspalten wurde früher (pag. 136) besprochen; die zweite Biegung hinter dem Aortenbulbus scheint bei der Organgliederung keine erhebliche Rolle zu spielen, vielleicht ist sie entscheidend für das Zustandekommen des Kropfes. Von grösster Wichtigkeit ist dagegen die scharfe Axenbiegung, welche der Darm hinter dem Herzen im oberen Dorsaltheil erfährt; sie bestimmt nämlich die Abgliederung der Lungenanlagen von den Anlagen der Leber. Beide Anlagen, ursprünglich neben

und dann unter der medianen Darmrinne liegend, werden von der raschen Axenbiegung am meisten betroffen, und in Folge derselben bildet sich jene, bereits oben erwähnte, einspringende Falte, welche die Lungenanlagen von den Leberanlagen trennt. — Hinsichtlich der Lage im parietalen Abschnitt des oberen Dorsaltheiles, sowie der blattartigen Form ihres ersten Auftretens entsprechen die zwei Leberanlagen zwei Gebilden des animalen Keimblattes, deren Geschichte wir bald auch werden geben müssen, nämlich den oberen Extremitäten. In der Sprache der älteren naturphilosophischen Schule zu reden, repräsentirt die Leber die oberen Extremitäten des vegetativen Blattes, während die unteren Extremitäten desselben durch die Blinddärme des Hinterdarmes vertreten werden.

In den Bereich des unteren Halstheiles und des Dorsaltheiles des Embryo fallen auch die Anlagen des Magens, des Pankreas und der Milz. Die Geschichte dieser Organe knüpft sich an die Drehung, welche die Medianfläche des Körpers in Folge der Seitwärtsbiegung von Hals und von Kopf erfährt. Die Darmaxe macht diese Drehung im Allgemeinen mit; sie stellt somit wie die Axe der Chorda, oder wie diejenige des Medullarrohres eine Linie doppelter Krümmung dar. Die Krümmung erfolgt indess in nicht ganz regelmässiger Weise. Die Darmaxe tritt hinter dem Venensinus des Herzens aus der Medianfläche nach links heraus, um etwas weiter unten wieder in sie zurückzukehren. Sie erfährt somit eine obere und eine untere winklige Biegung, welche beiden Biegungen die Gränzen des Magens bestimmen.

Die Drehung, die das Gekröse des Vorderdarmes in dem unteren Ende des Halstheiles und im Beginn des Rückentheiles erfährt, hat die Bildung einer nach links stark vorspringenden Längsfalte zur Folge. Es ist dies die Anlage der Milz — Die Anlage des Pankreas fällt in die Höhe des unteren Endes der Leberanlagen. Bei ihrem ersten Hervortreten erscheint sie als eine kurze winklige Falte, welche vom Darm da absetzt, wo sich dessen Axe in die Medianfläche zurückbiegt.

Unterhalb des Pankreas und der Leber beginnt der Mitteldarm, welcher bekanntlich keine Anhangsdrüsen bildet. Es wird in seinem Bereiche blos der Stammtheil des Darmdrüsenblattes in den Leib des Embryo aufgenommen, während alle Theile wegfallen, welche jenseits der inneren Nathfalte liegen. Von der organischen Muskelplatte bleibt sowohl der Stammtheil, als der Parietaltheil im Körper zurück. Jener theiligt sich an der Bildung der Aortenwand, letzterer liefert das Gekröse und die Wand des Darmes. Die in das Darmgekröse übergehenden Muskelemente liefern späterhin die Musculars der Mesenterialgefässe.

Die Verlegung der Eingeweide. Wenn wir die verschiedenen in den Leibeshöhlen liegenden Organe mit Bezug auf ihre ursprüngliche Lage durchgehen, so ergibt sich, dass der grössere Theil derselben in anderen Regionen entstanden ist, als die sind, in denen sie definitiv sich festsetzen. Die Organe der Brusthöhle sind theils am Kopf, theils am Hals, die der Bauchhöhle gleichfalls grossentheils am Hals entstanden, und es entsteht somit die Aufgabe, die Dislocation der Eingeweide genauer zu verfolgen und wo möglich ihre Bedingungen festzustellen.

Der kürzeren Darstellung halber mögen als die Eingeweide alle Organe bezeichnet werden, welche von der Leibeswand umschlossen sind, also auch das Herz mit den grösseren Gefässstämmen und das, bei den Vögeln bekanntlich nur rudimentär bleibende Diaphragma. Hinsichtlich des Ortes der Entstehung und der stattfindenden Verschiebung ergibt sich alsdann Folgendes.

Der Stirntheil des Kopfes, blos aus den Stammgebilden des animalen Blattes bestehend, bildet gar keine Eingeweide.

Der Gesichtstheil des Kopfes besteht im animalen Blatt aus Stammtheil und aus innerem Parietaltheil (den Parietalleisten), im vegetativen Blatt tritt der Parietaltheil zurück. Von Eingeweiden liefert der Mittelkopf den Rachentheil des Pharynx, welcher nach Lösung seiner Verbindung mit dem Hirntrichter nur um Weniges gegen das Hinterhaupt sich verschiebt.

Vom Hinterkopf ab treffen wir im animalen Blatt Stammtheil, sowie inneren und äusseren Parietaltheil; im vegetativen Blatt gleichfalls den Stammtheil mit einem Streifen des Parietaltheiles, dessen Breite an verschiedenen Stellen in der oben geschilderten Weise wechselt. Von Eingeweiden liefert der Hinterkopf den Schlundtheil des Pharynx und den oberen Abschnitt des Speiserohres, den oberen Kehlkopf und den oberen Theil der Luftröhre, die Schilddrüsen und das Herz mit den Aorten. Ob auch die Thymus dem Hinterkopf angehört, vermag ich nicht zu sagen, da mir über die Geschichte dieses Organes bis jetzt keine Erfahrungen zu Gebote stehen. — Alle am Hinterkopf entstehenden Eingeweide werden, soweit sie überhaupt cerebrospinale Nerven erhalten, von den Nerven des Hinterkopfes den Nn. glossopharyngei, vagi und accessorii innervirt. Die Verschiebung der verschiedenen Organe ist nun keine gleichmässige. Während der Pharynx mit Speiserohr, Kehlkopf und Luftröhre aus dem Hinterkopf nur in den oberen Abschnitt des Halses rückt, so hat das Herz die weit grössere Reise nach der Brust hin auszuführen. Dabei zeigt sich, dass die verschiedenen Abschnitte des Herzens ungleich sich verschieben, am stärksten der Bulbus- und der Ventrikeltail, am schwächsten der Antriculartail des Vorhofes. Mit dem Herzen verrücken sich auch die Aorten in der Richtung nach der Brust hin, nachdem sie zuvor von der Innenfläche der Schlundbogen sich gelöst haben.

Im vordersten Abschnitte des Halses bilden sich der Venensinus des Herzens und das Diaphragma. Beide stehen zu einander in naher genetischer Beziehung. Das Diaphragma nämlich geht, wie dies früher bereits hervorgehoben wurde, aus dem Verbindungstheil zwischen den beiden Schichten der animalen Muskelplatte hervor, d. h. aus der Muskelschicht, die den Venensinus und den Vorderdarm verlässt, um auf die Leibeswand überzugehen. Da wo die Muskelschicht das Gefässrohr verlässt, hört das Herz auf, und beginnt der gemeinschaftliche Venenstamm. — Die ursprüngliche Verbindung zwischen Leibeswand und Herz bietet mehrere interessante Seiten dar, die wohl eine genauere vergleichend-anatomische Bearbeitung lohnen würden. Zunächst erklärt sie den Antagonismus, welcher zwischen der Entwicklung des Venensinus und derjenigen des Diaphragma besteht. Jener verkürzt sich und verliert seine Selbstständigkeit in eben dem Maasse, als das Diaphragma sich ausbildet. Dies Verhältniss lässt sich so deuten, dass bei der stattfindenden Trennung der beiderseitigen Muskelschichten in gewissen Thierklassen ein grösserer Abschnitt an der Leibeswand haften bleibt, und nun mit dem Herzen nur noch durch eine bindegewebige Brücke, das Centrum tendineum Diaphragmatis, verbunden bleibt, während in anderen Thierklassen die fragliche Muskelmasse dem Gefässrohr zufällt, und von der Leibeswand vollständig sich trennt. Uebrigens kann, wie Luschka gezeigt hat, beim Menschen, wenigstens exceptionell die Muskulatur des Vorhofssinus bis auf das Diaphragma übergreifen.¹⁾ Ähnliches würde sich vielleicht bei besonderen Nachsuchungen noch anderwärts auffinden lassen. — Auch die Lungen stehen vom Anfang an in ziemlich inniger Beziehung zum Diaphragma. Ihre Anlagen bilden sich, wie wir gesehen

¹⁾ Luschka, Reichert und du Bois-Raymond Archiv 1860. p. 632 u. f.

haben, über und unmittelbar hinter dem Venensinus des Herzens. Sie sind von einer Muskelanlage umkleidet, welche als das hinterste Ende der unteren animalen Muskelplatte sich ausweist. Das Diaphragma bildet, wenn es zuerst als selbstständige Bildung sichtbar wird, einen Trichter, dessen nach rückwärts gekehrte Spitze die Lungen umschliesst, und in den Dorsaltheil des Embryo vorragt, während die an der Leibeswand befestigte Basis im Halstheil liegt.¹⁾ Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der angeheftete Rand des Diaphragma bei seiner Rückwärtsschiebung durch successive Ablösung der innersten Schicht der unteren Hals- und Brustwand sich vergrössert.

Dem früher Gesagten zu Folge bilden sich im Halstheil des Embryo die Anlagen, nicht nur des Venensinus und des Diaphragma, sondern auch diejenigen der hinteren Hälfte von Speiserohr und von Luftröhre, des unteren Kehlkopfes, der Bronchi und theilweise diejenigen der Lungen. Auf den Dorsaltheil des Embryo fallen die Anlagen des Magens, des Duodenums, der Leber, des Pankreas und der Milz. Alle am Hals- und am Brusttheil entspringenden Eingeweide verschieben sich nach rückwärts, der Venensinus indess und das Diaphragma treten beträchtlich weiter als alle übrigen Theile aus ihrer ursprünglichen Lage heraus.

Von den Motiven, welche der Rückwärtsschiebung der Eingeweide zu Grunde liegen, sind einige bereits besprochen und auch durch frühere Autoren, vor Allem durch v. Baer und durch Rathke, genügend gewürdigt worden. Das wichtigste derselben ist das ungleiche Wachsthum der Gebilde des animalen und derjenigen des vegetativen Blattes, und innerhalb dieser Blätter wiederum dasjenige der axialen und der parietalen Abschnitte. Die minder rasch wachsenden Theile werden von den rascher wachsenden überholt.

Ein zweites Motiv für die Verlegung der Eingeweide liegt in der Biegung, welche die animalen Stammgebilde des Kopfes und Halses erfahren. Durch diese, am Schluss des vierten Tages ihren Höhepunkt erreichende Biegung werden die Eingeweide des Kopfes und Halses in einen schmalen Raum eingeschlossen, an dessen Umgrenzung auch der Brust- und der Bauchtheil der Axialgebilde sich theiligen. Es werden hiemit die Eingeweide ihren definitiven Lagerungsstätten entgegengeführt. Streckt man einen Embryo vom vierten Tage möglichst gerade, so kommt das Herz in den mittleren Abschnitt des Halses zu liegen und auch die übrigen Eingeweide liegen sämmtlich noch weit von ihrer späteren Lagerungsstätte. Die Anlage der Leber z. B. liegt noch in derselben Querzone wie die vordere Extremität oder selbst etwas vor dieser (man vergl. z. B. taf. XI, II, 8 und 9 und IV, 5, 6 und 7). Da der Vorderdarm mit den anhaftenden Drüsen noch durch ein Gekröse an der Wirbelsäule befestigt ist, so ist auch leicht verständlich, dass bei Streckung der letzteren jeder Abschnitt die ihm anhaftenden Theile mitnimmt. Erst die Lösung des Gekröses und der Schluss des Halses leiten die definitive Fixation der Eingeweide ein.

Der Schluss des Halses beginnt vom Ende des vierten Tages ab. Derselbe geschieht durch Zusammentreffen der oberen Parietalfalten in der Mittelebene, und er schreitet, wie der Schluss des Herzens und wie derjenige des Vorderdarmes von vorn nach hinten voran. Dabei ist leicht zu zeigen, dass je die parietalen Abschnitte vorderer Zonen die untere Wand von weiter rückwärts liegenden bilden. Der vordere Theil des Halses wird durch die parietalen Abschnitte des Hinterkopfes geschlossen, der hintere Theil

¹⁾ Man vergleiche die schöne Abbildung, welche Coste von einem 35tägigen menschlichen Embryo giebt. Sie ist von Kölliker copirt, l. c. p. 375. — Ueber die ursprüngliche hohe Lage des Diaphragma vergl. man auch v. Baer, l. c. II. 227, sowie Kölliker a. a. O.

des Halses durch diejenigen der vorderen Halspartie. Dies Verhältniss findet auch seinen bleibenden Ausdruck in der Innervation. Die Halsäste des N. facialis, der Ramus descendens hypoglossi, der Ramus externus N. accessorii und die Nn. supraclaviculares zeugen von den Zonenverschiebungen, welche auch in dem animalen Theil der Halswand stattgefunden haben. Würden wir die definitive Lagebezeichnung der Eingeweide auf die untere Leibeswand statt auf die Axe beziehen, so würden wir wohl für die meisten kaum eine erhebliche relative Verschiebung constatiren können. Bekanntlich ist der Hals auch nach dem Schluss seiner unteren Wand in hohem Grade gebogen, und die untere Wand ist weit kürzer, als die obere. Dies Verhältniss gleicht sich erst allmählig, etwa vom sechsten Tag ab beginnend aus.

Wenn mit Bezug auf die untere Leibeswand die meisten Eingeweide kaum erheblich sich verschieben, so tritt doch ein Organ so weit aus seiner ursprünglichen Lage, dass es die untere Leibeswand sowohl, als alle übrigen sich verschiebenden Theile weit überholt. Es ist dies das Herz. Seine Verschiebung wird zwar durch die frühe Lösung seines Gekrüses erleichtert, allein dies genügt nicht zur Erklärung, weshalb dies Organ nebst dem Diaphragma, so viel weiter zurückrückt, als alle übrigen Eingeweide. — Die Rückwärtsschiebung des Herzens hält mit der Geradstreckung des Halses gleichen Schritt, und beide Vorgänge sind meines Erachtens auf dasselbe Princip zurückzuführen, auf die Pulsation des Herzens und auf den steigenden Druck des Blutes im System der Aorten. — Schon frühzeitig sieht man am herausgenommenen Embryo wie mit jeder Herzsystole der Kopf desselben einen Stoss erfährt, in Folge dessen er sich etwas aufrichtet, um sich dann beim Eintritt der Diastole wiederum rückwärts zu biegen. Im Verhältniss zu den übrigen bei der Körperformung wirksamen Kräften ist die Spannung des Blutes in den Aorten jedenfalls nicht gering, und sie muss nothwendig dazu führen, dass die Gefässschlingen selbst sich verlängern, und dass Kopf und Herz allmählig mehr und mehr auseinander rücken. Dies Auseinanderrücken geschieht aber einestheils durch Streckung des gekrümmten Halses, andernteils durch Zurückweichen des Herzens. Die Widerstände, die dabei zu überwinden sind, liegen in der Elasticität der Gewebe. Die absolute Grösse der letzteren ist von der durch das Wachsthum gesetzten Massenvertheilung abhängig. Diese aber wird wiederum in mehrfach erörterter Weise durch die gegebenen Spannungsverhältnisse beeinflusst, in dem Sinne, dass gespannte Strecken auch dauernd sich verdlünnen.

Es mag hier noch an ein Verhältniss erinnert werden, welches ein, allerdings nur indirectes Licht auf die Entstehungsgeschichte des Halses wirft. Die Länge des Halses wechselt bekanntlich nicht allein bei verschiedenen Thierklassen, sondern es zeigen sich in einer und derselben Klasse und Ordnung in der Hinsicht ganz beträchtliche Verschiedenheiten. Diese Verschiedenheiten treten bei den Säugethieren auf bei constanter Zahl der Halswirbel, während bei den Vögeln und bei den beschuppten Amphibien die Zahl der Wirbel nicht unerheblich varirt. Die beträchtlichen Unterschiede in der Entwicklung des Halses bei nahe verwandten Geschöpfen weisen darauf hin, dass dieselben nicht sowohl von formenden Motiven primärer, als von solchen secundärer Natur bestimmt werden. Als das primäre Motiv aller Verschiebungen ist das im Wachsthumsgesetz begründete ungleiche Wachsthum der vom Centrum ungleich weit entfernten Theile zu betrachten. Die Grösse der Kopf- und der Halskrümmung dagegen erscheint erst als ein secundäres Motiv, sie ist, wie wir oben sahen, von der Periode der Kopfscheidenbildung des Amnion abhängig. Desgleichen erscheint der Einfluss des Herzens auf die Formbildung des Körpers als ein secundärer, denn, abgesehen von der Entwicklung des Herzens, hängt dieser Einfluss noch ab von der Richtung und von der Befestigung der arteriellen Gefässstämme. Bei nahe verwandten Geschöpfen

varirt das Wachsthumsgesetz wenigstens in den ersten Entwicklungsperioden gewiss nur sehr unerheblich wogegen die abgeleiteten Motive der Formung um so erheblichere Variationen zeigen werden, je complexer ihre Ableitung ist. — Wenden wir diese Betrachtungen auf den Hals an, so ergibt sich der Schluss, dass dessen Bildung nur zum kleineren Theil als Ergebniss einer Wachstumsüberholung darf angesehen werden. Dagegen stimmt es ganz gut überein mit der Abhängigkeit der Halsentwicklung von der Entwicklung der Hals- und der Kopfkrümmungen, und somit indirect von der Entwicklung des Amnion, dass der Hals bei den Thierklassen verkümmert erscheint, welche keine Amnion besitzen.

Aeusserer Formung der Rumpfwand, Bildung der Extremitäten und des Schwanzes.

Die Rumpfwand erscheint schon vom 5. Stadium ab in Längszonen gegliedert. Es treten nämlich an ihr mehrere Leisten und Rinnen auf (pag. 87), die Stammliste, die Seitenrinnen, die Wolff'schen Leisten und die Gränzrinnen, durch welche, schon äusserlich wahrnehmbar, das Stammegebiet vom Parietalgebiet getrennt, und letzteres wiederum in eine innere und in eine äussere Abtheilung geschieden wird. Der äussere Abschnitt der Parietalzone, welcher die Gränzrinne trägt, wurde früher als Parietalfalte bezeichnet (pag. 83). Zu ihm gehört ausser dem Grund der Gränzrinne noch ein Theil vom aufsteigenden Sehenkel der Aussenfalte. — Die Stammliste reicht bis zur äusseren Gränze der Urwirbel. Sie kann vorübergehend durch einen Vorsprung des Medullarrohres in eine mittlere und zwei seitliche Leisten (eine Medullarliste und zwei Urwirbelleisten) abgetheilt werden, indess ist diese vorübergehende Gliederung für die nachfolgende Entwicklung ohne Bedeutung. — Die Seitenrinnen liegen da, wo die Urwirbel gegen die Seitenplatten sich abgränzen, die Wolff'schen Leisten bilden den inneren, die Parietalfalten den äusseren Abschnitt der beiden Parietalzonen.

Die im 5. Stadium angedeutete Längsgliederung gewinnt im Allgemeinen während der nachfolgenden Stadien eine schärfere Ausprägung, indem die Leisten höher, die Rinnen tiefer werden. Besonders gewinnen diese Abgliederungen während des 8. und 9. Stadiums im mittleren und im hinteren Abschnitte des Rumpfes einen hohen Grad von Entwicklung (taf. XI, I, 16 und 17 und II, 7 bis 11). Vorübergehend können sich indess auch einzelne Gränzen verwischen. So sieht man, dass nach dem Auftreten der Kopf- und Halskrümmung im vorderen Halstheil die Seitenrinnen sehr seicht werden, und beinahe vollständig schwinden. Später treten sie wieder neuerdings hervor. Aehnliches zeigt sich auch für die Wolff'schen Leisten sowie späterhin für die Gränzrinnen.

Mit dem zunehmenden Wachsthum des Körpers geht eine Abplattung Hand in Hand, die, wie wir früher sahen, zuerst am Kopf- und am Halstheil des Embryo hervortritt. Von da schreitet sie nach rückwärts vor. Während des 9. Stadiums ist der Dorsalabschnitt des Körpers ungefähr gleich breit wie hoch, die hinteren Leibesabschnitte aber breiter als hoch. Im 10. Stadium aber ist der Körper seiner ganzen Länge nach durchweg beträchtlich höher als breit. Die Abplattung führt in erster Linie zu einem Höher- und (relativen) Schmalerwerden der Stammliste. Die aus den Urwirbeln hervorgegangenen Muskelplatten stellen sich beinahe parallel zur Medianfläche, der Zwischenraum zwischen ihnen und dem Medullarrohr verschmälert sich, indem die Theile, die ihn ausfüllten, nach abwärts gedrängt werden. — Weiterhin rücken auch die Rinnen der Parietalzone der Mittelebene näher. Die Wolff'schen Leisten wenden ihre Kanten nach auswärts, später nach abwärts, die Gränzrinnen kommen vertical unter die

Seitenrinnen zu liegen und indem sie einander entgegenrücken, treffen in der Medianfläche die beiderseitigen Parietalfalten auf einander, und schliessen die Körperhöhle an der Bauchseite ab. Der Schluss erfolgt zuerst im oberen, dann im hinteren und im mittleren Halstheil. Nach stattgehabter Verbindung der beiden Parietalfalten löst sich der mediane Verbindungsstreifen zwischen Leibeswand und Amnion. Die untere Leibeswand emancipirt sich somit vom ächten Amnion in ganz ähnlicher Weise, wie die untere Fläche des Herzens, oder diejenige des Darmes vom falschen Amnion sich trennt. — Die Wand, welche das Herz von unten her umschliesst, ist sehr dünn und durchsichtig. Von einer selbstständigen Muskelplatte ist Anfangs Nichts an ihr wahrzunehmen (Taf. XI, IV, 3), indem die sichtbare Gränze der oberen Seitenplatte erst in später Zeit der Schlusslinie sich nähert.

Während die Abschnürung des Embryo vom Hinterkopf ab nach rückwärts fortschreitet, wird der parietale Abschnitt der vorderen Keimfalte immer tiefer eingeschnitten (m. vgl. p. 79). Derselbe wird stumpfer, und er ändert seine Lage und seine Richtung. Durch den longitudinal ihn treffenden Einschnitt zerfällt er in eine mediale und in eine laterale Hälfte, beide stossen unter einem, nach rückwärts gekehrten Winkel zusammen, welcher um so spitzer wird, je weiter die Abschnürung fortschreitet. Der mediale Theil der dislocirten Falte kommt sonach mehr und mehr an die Seitenwand des Kopfes und des Halses zu liegen. Sein vorderstes Ende bildet die früher besprochene Parietalleiste des Mittelkopfes. Am Hinterkopf aber und am Hals ergiebt sich sein Einfluss in der schrägen Richtung sämmtlicher, zu deren Seitenwand gehörigen Theile. — Der laterale Abschnitt der eingeschnittenen vorderen Keimfalte geht in das Amnion über. Der Uebergangswinkel zwischen dem medialen und dem lateralen Abschnitt der vorderen Keimfalte liegt am Schluss des 7. Stadiums noch ziemlich weit vorn, neben dem Hinterkopf. In Folge der Veränderungen aber, welche Kopf und Hals im Beginn des 8. Stadiums erfahren, rückt dieser Uebergangstheil der Falte rasch nach rückwärts bis in die Gegend der Dorsalschwelle. Wenn nun am Schluss des 8. und im Verlauf des 9. Stadiums die Seitenwandungen des Leibes zusammenstreffen, so veranlasst die fragliche Querfalte eine wulstige Anschwellung derselben, welche besonders an der Wolff'schen Leiste sehr prägnant hervortritt. Der auftretende Wulst ist die Anlage der oberen Extremität. Er erscheint Anfangs ziemlich langgezogen; im unteren Halstheil sanft beginnend, erreicht er seine grösste Entwicklung im mittleren Theil des Rückens, und wird nach hinten allmählig wieder niedriger. Seine Richtung verläuft von vorn und innen schräg nach hinten und aussen. Das vordere Ende liegt daher der Wirbelsäule näher, als das hintere. Vom 10. Stadium ab tritt der Wulst in bestimmter Weise aus der Leibeswand hervor, seine Basis verkürzt sich, und er entwickelt sich zu jenem bekannten kleinen Stummel, welcher später in 3 Abtheilungen sich gliedert. Schon von Anbeginn an können wir an dem hervortretenden Wulst eine ventrale und eine dorsale Fläche unterscheiden, welche in einer ziemlich scharfen Kante zusammenstossen. Jene entspricht der Beugeseite, diese der Streckseite der Extremität. Anfangs ist wegen der schrägen Verlaufsrichtung des Wulstes die ventrale Fläche vorn breiter, hinten schmaler, während für die dorsale das Umgekehrte gilt.

Was die später eintretende Gliederung der Extremitäten betrifft, so sind über deren Bedingungen noch genauere Untersuchungen nöthig. Es liegt sehr nahe in den Abtheilungen der Extremitäten die Längszonen zu suchen, welche wir an der gesammten Leibeswand unterschieden haben, so dass etwa die innerste Parietalzone der Schulter und dem Oberarm, die mittlere dem Vorderarm, die äusserste der Hand entspräche. Dem steht aber entgegen, dass das freie Ende der Extremität der Kante der Wolff'schen Leiste entspricht, wie man z. B. aus den Abbildungen der Serien II. u. IV. von Taf. XI. erkennt.

Von grossem Interesse erscheint es, dass die ursprüngliche Formanlage der vorderen Extremität

so weit vorn, schon im Niveau des Kopfes angelegt ist. Es giebt dies die Erklärung für jene gegen die Schulter geneigte Richtung, welche die Muskeln des Halses und Nackens grossentheils zeigen, und die z. B. beim Menschen in der Faseranordnung des *M. cucullaris* ihren zusammenfassenden Ausdruck findet¹⁾.

In gleicher Weise wie die obere Extremität auf die vordere Keimfalte sich zurückführt, so leitet sich die Bildung der hinteren Extremität von der hinteren Keimfalte ab. — Es wurde in einem der einleitenden Kapitel der Schluss des Körpers mit der Faltung eines Briefes (nach altmodischer Art) verglichen (pg. 46) und wir können nunmehr beifügen, dass, wie der Brief seine 4 Ecken hat, so der Embryo auch 4 Extremitäten erhält. Diese gehen nämlich, wie die Ecken des Briefes aus der Kreuzung je zweier Bergfalten, der vorderen und hinteren, und der seitlichen Keimfalten hervor. Würde das Wachsthum der Stammgebilde gleich rasch erfolgen, wie dasjenige der parietalen, so müssten die vorderen Extremitäten im Niveau des Kopfes selbst liegen. So wird aber durch das ungleiche Wachsthum axialer und parietaler Gebilde, sowie durch das begleitende Moment der Krümmung von Kopf und von Hals die vordere Falte aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben, in die Länge gezogen und abgeflacht, ohne dass sie indess ganz zum Schwinden gebracht werden könnte. — Legen wir in einen zu faltenden Brief eine steife Einlage, und suchen die Seitenränder des Briefes kürzer, als die Einlage zu machen, so können wir wohl durch schräge Anlage der Falten die Ecken des Briefes verschieben und abstumpfen, allein zum Schwinden bringen wir sie nur, wenn wir darauf verzichten die Faltung von 4 Seiten her zu unternehmen. Noch besser als mit Hülfe eines Papierblattes kann man sich die, bei der Bildung der vorderen Extremitäten obwaltenden Verhältnisse mit Hülfe eines Ledermodelles veranschaulichen, dem man durch Einlage eines axialen Drathes und durch passende Faltenlegung die ungefähre Form eines Embryo aus dem 5. Stadium ertheilt. Durch Einnehmen der vorderen Keimfalte kann man einen unteren Schluss des Halses herbeiführen; die Falte ändert dabei ihre Länge und Richtung, allein zum Schwinden bringt man sie in keiner Weise.

Die Bildung der hinteren Extremitäten und diejenige des Schwanzes knüpfen sich an die Geschichte der hinteren Keimfalte. — Schon früher (pg. 116) ist der Gegensatz hervorgehoben worden, welcher bezüglich des Fortschreitens im Wachsthum zwischen dem vorderen und dem hinteren Leibesende sich findet. — In der vorderen Hälfte der Keimzone ist die Energie des Wachsthums sehr beträchtlich, fällt aber am Rand der Keimzone rasch ab, die Abschnitte der Keimscheibe, welche dem Kopfteile einverleibt worden sind, nehmen an Volum binnen kurzer Zeit beträchtlich zu, aber die einmal gezogene vordere Gränze zwischen Keim- und Aussenzone wird nicht überschritten, es werden keine neuen Abschnitte der Scheibe in den Keim hereingenommen. Anders verhält sich's am hinteren Leibesende, hier nimmt die Energie des Wachsthums mit steigender Entfernung vom Mittelpunkt nur allmählig ab, successive verschieben sich daher die Falten, welche die sichtbaren Gränzen des Keimes bilden, nach rückwärts und es treten neue, bis dahin der Aussenzone angehörige Theile der Keimscheibe in den Bereich des Keimes ein. Auf dies Verhältniss führen sich, wie wir (pg. 115) sahen, die Wanderungen und die Umgestaltungen zurück, welche die hintere Keimfalte zwischen dem 3. und dem 7. Entwicklungs-

¹⁾ Es erscheint vielleicht nicht überflüssig, den Gegensatz von Form- und von Substanzanlage noch besonders zu betonen. Eine Falte ist eine Form, welche successive über verschiedene Strecken einer elastischen Platte fortschreiten kann. Sie wird je nach der Art ihres Fortschreitens grössere oder kleinere Verschiebungen der Theile aus deren ursprünglicher Lage bedingen, aber selbstverständlich brauchen die Verschiebungen der Substanztheile denen der Falte nicht gleichen Schritt zu halten. Bei der oberen Extremität z. B. zeigt sich die durch die Faltung bedingte Verschiebung der Substanzanlagen schon von weit vorn an, allein die Muskel- oder Epidermiselemente der Extremität sind nicht mit der Falte aus der Gegend des Hinterkopfes zurückgewandert, sondern sie stammen theils aus der Extremitätenzone selbst, theils aus den unmittelbar an sie anstossenden Zonen.

stadium ausführte. Diese Wanderungen werden erst durch die zunehmende Ausbildung der Längsfalten unterbrochen.

Bis zum Schluss des 7. Stadiums ist das hintere Leibesende über die umgebende Aussenzone nur wenig emporgehoben, vom 8. Stadium ab nimmt die seitliche Abschnürung auch dieses Keimtheiles rasch zu, und weiterhin tritt beim Uebergang vom 8. zum 9. Stadium an der hinteren Keimfalte ein Vorgang ein, welcher an der vorderen Keimfalte in viel früherer Zeit sich vollzogen hatte. Der hintere Faltenschenkel stellt sich erst vertikal, dann rückt er unter den vorderen. Die Falte legt sich somit um, ihr Scheitel kehrt sich nach rückwärts (taf. X, fig. VIII), und es wird dadurch dem Rumpf eine hintere Gränze gesetzt. An der umgelegten Falte tritt der Stammtheil als Wurzel des Schwanzes am weitesten nach hinten vor, während die parietalen Leibesabschnitte weniger stark vorspringen.

Nach Umlegung der hinteren Keimfalte wird vor deren Scheitel die Substanz der Wolff'schen Leiste zu einem breiten Wulst zusammengedrängt, der ersten sichtbaren Anlage der hinteren Extremität. Anfangs sitzt diese Anlage, wie diejenige der vorderen Extremität der übrigen Leibeswand mit breiter Basis auf, sie geht nach vorn ohne scharfe Gränze in den Bauchtheil der Wolff'schen Leiste über, nach hinten legt sie sich unter rascher Verjüngung seitlich an die Wurzel des Schwanzes an. Mit zunehmender Abschnürung des Hinterleibes entwickelt sich an ihr der Gegensatz einer dorsalen und einer ventralen Fläche, oder einer Beuge- und einer Streckseite, welche beide durch eine scharfe Kante von einander sich scheiden (taf. XI, II, 11 und IV, 10 und 11). Die dorsale Fläche ist sowohl im longitudinalen als transversalen Sinne convex gebogen, die ventrale Fläche erhält bald eine in beiden Richtungen concave Biegung. Vom 10. Stadium ab verkleinert sich die Basis der Extremitäten, diese werden zu zwei schmälern lappenförmigen Stummeln, die dann bald in bekannter Weise sich gliedern.

Unter der Anlage der hinteren Extremitäten bilden sich im äusseren Parietaltheil des Keimes zwei niedrige Längsfalten, welche nach vorn allmählig sich verlieren, am Scheitel der hinteren Keimfalte aber wulstig vorspringen und an ihrem hinteren Ende sich umbiegen. Dies sind die Anlagen der Gebilde des Dammes und wir können sie als Perinealfalten bezeichnen. (Man vergl. taf. X, III 2 und 3, wo die ersten Spuren der Falten sichtbar sind. Bei der Serie II von taf. XI. sind die bezüglichen Schnitte nicht mitgetheilt worden). — Der wulstig vorspringende Mitteltheil der Perinealfalten entspricht den sogenannten Genitalfalten der Säugethiere, er liefert die Wand des Cloakenzuges.

Auf verhältnissmässig kurzer Strecke ist in den Perinealfalten der äussere Parietaltheil eines längeren Leibesabschnittes zusammengedrängt, ein Verhältniss, das in der Innervation der, aus ihnen entstehenden Theile seinen bleibenden Ausdruck findet. Für den Vogel stehen mir die bezüglichen Detailkenntnisse nicht zu Gebote, dagegen erlaube ich mir an die Ergebnisse der menschlichen Anatomie zu erinnern. Beim Menschen erhalten bekanntlich das Scrotum, resp. die grossen Labien und der Damm ihre Nerven beinahe aus der ganzen Länge des Lumbosacralgeflechtes (Nn. scrotales des Ileoinguinalis, Rami perineales des Cutaneus femoris posterior, Nn. scrotales des pudendus communis), ein Verhalten, das mit der eben erwähnten Zusammendrängung der ersten Anlage jener Theile völlig in Uebereinstimmung steht.

Die Anlage des Schwanzes fällt hinter den Scheitel der sich umlegenden hinteren Keimfalte. Sofort nach Umlegung dieser Falte springt am Umlegungsrand der Stammtheil weiter nach hinten vor, als die parietalen Abschnitte. Er bildet Anfangs einen stumpfen Höcker, an dessen Seitenflächen die verschmälerten Enden der Wolff'schen Leisten in der vorhin erwähnten Weise sich anlegen. Das hintere Ende der Schwanzanlage fällt aber keineswegs auf das hintere Ende des fraglichen Höckers, sondern

viel tiefer. Die Keimzone verlängert sich nämlich zur Zeit der Faltenumlegung durch die Gränzrinne hindurch bis in den aufsteigenden Schenkel der hinteren Aussenfalte (taf. X, fig. VIII). Es besitzt hier somit die Axe eine S-förmige Biegung und wir können an der Schwanzanlage zu der Zeit einen oberen, einen mittleren, und einen hinteren Schenkel unterscheiden. Dies Verhältniss vereinfacht sich durch eine Rückwärtsschiebung der zwei Umbiegungsstellen bald dahin, dass der Schwanz statt zweier Biegungen nur noch eine einzige beschreibt. Die Gränzrinne rückt bis an die äusserste Gränze der Keimzone, der untere Schenkel des Schwanzes nimmt hiermit die Richtung des mittleren an, und vom letzteren geht durch eine ähnliche Faltenverschiebung ein Theil in den oberen Schenkel über. Wir können die zwei nunmehr vorhandenen Schenkel einfach als oberen und als unteren bezeichnen. Im Verlauf des 9. Stadiums streckt sich der untere Schenkel sehr beträchtlich, und stellt sich beinahe senkrecht zum oberen, sein hinteres Ende geht unter spitzem Winkel in die Aussenfalte über, an der ein verdickter, links von der Schwanzspitze emporsteigender Streif die unmittelbare Fortsetzung der Schwanzaxe bezeichnet (Anlage der Bürzeldrüse?). Mit dem 10. Stadium rückt der untere Schenkel des Schwanzes unter den oberen Schenkel, und zum Theil unter den hinteren Abschnitt des Rumpfes (taf. XI, IV, 10 und 11). Seine Spitze löst sich vom Amnion und ragt frei nach vorn vor. — Bei Säugethieren und beim Menschen scheint sich die Gränzrinne nicht bis zur Schwanzspitze vorzuschieben. Der Schwanz derselben zeigt nämlich auch nach der Lösung vom Amnion eine S-förmige Biegung, die erst später sich ausgleicht. (Für den Menschen vergleiche man z. B. die Abbildung eines 45tägigen Embryo bei Coste l. c. *Espèce humaine* taf. V, a). — Die starken und allmählig sich verschiebenden Biegungen des Schwanzes bestimmen die in diesem Theil auftretende Abgliederung der Urvirbel.

Die charakteristische Eigenthümlichkeit, wodurch der ausgebildete Wirbelthierschwanz vom Rumpf sich unterscheidet, liegt im Fehlen der vegetativen Röhre. Dies Fehlen der vegetativen Röhre führt sich darauf zurück, dass in der Caudalgegend des Keimes die axiale Verbindung zwischen animale und vegetativem Blatt sehr frühzeitig sich löst (pg. 125). Während im Kopf- und im Rumpftheil die durch den Axenstrang und später durch das Gekröse vermittelte Verbindung zur Folge hat, dass die vegetative Röhre nur unerheblich von der animalen sich entfernt, und dass sie von letzterer bei ihrem Schluss umfasst wird, so gestaltet sich die Sache im Caudalthelle anders. Animales und vegetatives Blatt entfernen sich von einander. Ersteres treibt mit zunehmender Abschnürung das letztere vor sich her, und sein Abschluss zu einer Röhre, oder richtiger zu einem Strange erfolgt im Zwischenraume zwischen beiden Blättern. Die von vorn nach hinten an Breite rasch abnehmende Parietalzone des animalen Blattes bildet hierbei die Bauchhälfte des Schwanzes.

Die Ablösung der Parietaltheile des Schwanzes und des hinteren Rumpfes vom Amnion geschieht während des 10. Stadiums von hinten nach vorn fortschreitend. Nach stattgehabter Lösung bleiben die Bauchflächen des Schwanzes und des Beckentheiles vom Rumpf einander noch zugekehrt (taf. XI, IV, 10 und 11). An der Bauchfläche des Beckens bleibt zwischen beiden Perinealfalten eine Spalte, die den Zugang zur Cloake darstellt, und in welche diese letztere bald sich öffnet.

Der Umstand, dass der Schwanz nachweisbar nur aus dem animalen Blatte sich entwickelt, liefert ein Kriterium für die Abstammung gewisser Primitivorgane des Embryo. So wird man kaum zweifeln können, dass die Chorda dorsalis nach ihrem ersten Ursprung auf das obere Keimblatt zurückzuführen ist, da sie im Schwanz der ganzen Länge nach vorkommt und auch in ihm Anfangs durchweg dem Medullarrohr anhaftet. Selbstverständlich sind auch die Anlagen der sensibeln Ganglien und diejenigen der quergestreiften Muskulatur als durchaus animale Gebilde im Schwanz bis zu dessen Spitze entwickelt.

Dagegen fehlen in ihm ausser der Darmröhre die Anlagen für die Ganglien des Sympathiens und für die Urnieren. Es sind dies Theile, die aus dem Axenstrang hervorgehen, wie die Chorda, und man könnte sonach annehmen, dass sie aus solchen Zellen des Axenstranges sich bilden, welche vom vegetativen Blatt abstammen. Die Sachlage ist indess nicht einfach genug, um diesen Entscheid zu erlauben. Es ist nämlich früher gezeigt worden (pg. 94), dass der Boden der Primitivrinne im Rumpftheil des Embryo der Länge nach aufschlitzt, und dem Axenstrange Zellen an verschiedenen Stellen in verschieden reichlicher Menge abgibt. Am beträchtlichsten ist die Menge der in den Axenstrang übergehenden Zellen im Bereich der Dorsalschwelle, nach hinten nimmt ihre Menge ab, und im Caudaltheil des Keimes ist von einer Schlitzung der Medullarrinne ebensowenig wahrzunehmen, als im Kopftheil. — Da nun die Entwicklung der aus dem Axenstrange hervorgehenden Organe mit der eben erwähnten Einwanderung von Elementen der Medullarplatte gleichen Schritt hält, und da trotz der Verbindung von animalen und von vegetativem Blatte auch im Kopftheil des Embryo keine Urnieren sich entwickeln, so scheint es das Richtige zu sein, diese Theile nicht vom vegetativen, sondern vom animalen Blatte abzuleiten, um so mehr, als gar keine Beobachtungen für eine massenhaftere Betheiligung des vegetativen Blattes an der Bildung des Axenstranges sprechen. — Selbst für den N. sympathicus, der physiologisch so ganz und gar als Nerv des vegetativen Blattes sich darstellt, ist die Abkunft aus diesem Blatte zweifelhaft, da manche Gründe mehr dafür sprechen, dass auch er aus dem axialen Theile des animalen Blattes sich entwickelt. — Die neueren Arbeiten über die sympathischen Ganglien haben Eigenschaften ihrer Zellen kennen gelehrt, welche an den Zellen des cerebrospinalen Systemes fehlen, und so wird man vielleicht bald dahin kommen, die zur Entscheidung der Abstammung nöthige Vorfrage zu entscheiden, was überhaupt zum sympathischen Systeme zu zählen sei. Würde sich z. B. herausstellen, dass das Rückenmark in gewissen Regionen ächte sympathische Zellen enthält, wie dies schon von früheren Beobachtern behauptet worden ist, so wäre damit auch der Ursprung der sympathischen Ganglien aus der Medullarplatte entschieden.

Beiläufig ist hervorzuheben, dass durch das Auseinanderweichen der beiden Keimblätter vor der Wurzel des Schwanzes am Axenstrange eine ausgezeichnete Stelle entsteht, die als hinteres Homologon des Endknopfes kann angesehen werden. Es würde sich verlohnen, mit Rücksicht auf diesen Punkt die Geschichte der Luschka'schen Steissdrüse einer erneuten Bearbeitung zu unterziehen, da dieses Organ ja bereits von seinem Entdecker mit der Hypophysis in Parallele gestellt worden ist.

Der Hinterdarm, der Mitteldarm und die Allantois. Die Faltungen des vegetativen Blattes im hinteren Theil der Keimzone sind gegen Ende des 7. Stadiums nur sehr unerheblich, und sie gehören im Allgemeinen in die Kategorie der Eigenfalten. — Im 8. Stadium entwickeln sich mit zunehmender Abschnürung des hinteren Leibesendes auch die Totalfalten des vegetativen Blattes. Die hinteren Fortsetzungen der beiden Parietalfalten beginnen hervorzutreten, und allmählig stärker nach unten vorzuspringen; dessgleichen erscheint eine Querfalte, welche der hinteren Gränzrinne entspricht, und die wir kurzweg als hintere Gränzfalte bezeichnen können. — Trotz des Auftretens dieser Totalfalten verwischen sich die Eigenfalten des vegetativen Blattes nicht vollständig. Ihr Vorhandensein neben den ersteren

erkennt man daran, dass je in der inneren Parietalzone die beiden Blätter weit auseinander weichen, und eine auf dem Durchschnitt winklig umgränzte Lücke, die Fortsetzung der Peritonealhöhle, zwischen sich lassen. Aehnliches zeigt sich auch hinter der hinteren Gränzfalte (taf. X, VII, 1 und VI, 1 und 2).

Durch die beiden Parietalfalten, und durch die sie kreuzende Gränzfalte wird während des 8. Stadiums unter dem Lumbosacraltheil des Rumpfes eine breite flache Bucht umgränzt, welche Anfangs gegen den Dotter ihrer ganzen Länge nach offen ist. Wenn dann im Beginn des 9. Stadiums die hintere Keimfalte sich umlegt, so rückt die ihr entsprechende Kuppe der Bucht nach rückwärts, die Gränzfalte nach vorn, und der Endtheil der Bucht wandelt sich zu einem kurzen, trichterförmig sich verjüngenden Blindsack um, welcher blos noch von vorn her zugänglich ist. Es ist dies die Beckendarmbucht neuerer Autoren oder der primäre Hinterdarm. — Wolff, der den fraglichen Raum als *foveola inferior* bezeichnete, hat die Form desselben zur Zeit der ersten Entstehung treffend beschrieben¹⁾. Der Zugang zu demselben, die hintere Darmpforte hat nämlich, wie er dies darstellt, zu gegebener Zeit die Gestalt eines mit der Spitze nach oben, mit der Basis nach abwärts gekehrten und mit einspringend gewölbten Seiten versehenen Dreiecks (man vergl. den Durchschnitt taf. X, VII, 1, der etwas vor die hintere Darmpforte fällt). Weiter hinten erscheint der Querschnitt des Hinterdarmes allerdings etwas minder einfach, als an der Darmpforte, und seine Form wechselt in kurz aufeinander folgenden Zeiten sehr erheblich.

Wenn die Beckendarmbucht sich gebildet hat, so beschreibt in deren Bereich die Axe des vegetativen Blattes eine S-förmige Krümmung. Der obere und der mittlere Schenkel der Krümmung gehören der Bucht selbst an, der untere Schenkel sieht nach abwärts gegen den Dotter (taf. X, fig. VIII, 2). — Würde die Umlegung der hinteren Keimfalte in der ganzen Breite der Keimzone in gleichmässiger Weise vor sich gehen, so würde die Beckendarmbucht nicht nur nach vorn hin offen sein, sondern auch seitlich, der ganzen Länge nach in zwei spaltförmige Räume sich fortsetzen müssen. So gestaltet sich indess die Sache nicht. Im animalen, wie im vegetativen Blatt ist es der Stammtheil, der die ausgiebigste Umlegung erfährt, während die parietalen Abschnitte um so unvollständiger sich umlegen, je weiter aussen sie liegen. Statt frontal verlaufender Fortsetzungen der Beckendarmbucht erscheinen zwei Rinnen, welche an der Seitenwand der Bucht beginnen, und von da schräg nach vorn und unten verlaufen. Sie werden an ihrem vorderen Ende allmählig breiter und spalten sich an der Darmpforte je in einen vorderen und in einen unteren Schenkel, von welchen letzterer unterhalb der Darmpforte jederseits in den umgelegten Rand der Gränzfalte einschneidet. Die Wandungen der geschilderten Rinnen bestehen aus den zusammengedrängten äusseren Parietaltheilen des gesammten Beckendarmes, und sie verhalten sich somit für das vegetative Blatt ähnlich, wie die früher besprochenen Perinealfalten für das animale. Das hintere Ende der Rinnen liegt zwischen den beiden, unter spitzem Winkel zusammenstossenden Schenkeln der inneren Nathfalte, und bis zu einer gegebenen Zeit vertieft es sich um so mehr, je mehr diese Falten sich erheben. Später verschwinden beide Rinnen, dadurch, dass der Längsschluss des Darmes in der gesammten Ausdehnung des primären Hinterdarmes sich vollendet.

Der Längsschluss der vegetativen Röhre rückt bekanntlich vom vorderen Leibesende nicht stätig bis zum hinteren fort. Wenn während des 9. Stadiums der vordere Schluss bis zur Höhe der Leberanlagen fortgeschritten ist, so beginnt am hinteren Leibesende das Rohr sich in selbstständiger Weise zu schliessen, und zwischen beiden geschlossen bleibt ein offener Abschnitt, dessen Schluss von vorn

¹⁾ Bildung des Darmkanals, Uebersetzung v. Meckel p. 135; Nova Acta Acad. Petropol. Tom. XII, p. 463.

sowohl als von hinten her fortschreitet. Man pflegt den am spätesten sich abschliessenden Abschnitt des Darmes als Mitteldarm zu bezeichnen. Will man diesen Begriff schärfer fassen, so kann man darunter die Anlage des eigentlichen Dünndarmes begreifen, welche Anlage vom hinteren Ende der Leberanlagen bis zu der Stelle reicht, wo im 10. Stadium die Blinddärme sich entwickeln. In dieser ganzen Strecke besitzt der Darm schon frühzeitig, und ehe der untere Schluss beginnt ein selbstständiges, durch das Zusammentreffen der beiderseitigen Mittelplatten entstandenes Gekröse. In der Seitenansicht zeigt es die Gestalt eines langgezogenen Dreiecks, indem es von vorn nach hinten an Höhe erst zu, und dann wiederum abnimmt.

Im ganzen Mitteldarm theilte sich das Darmdrüsenblatt blos mit seinem Stammtheil am Aufbau der vegetativen Röhre. Dagegen liefert der Stammtheil der vegetativen Muskelplatte die Umhüllung der Aorten, während das Gekröse und die Darmwand aus deren Parietaltheil hervorgehen. — Im Bereiche des Hinterdarmes geht der Epithelialbeleg des eigentlichen Darmrohres gleichfalls aus dem Stammtheil des vegetativen Blattes hervor, wogegen die zwei, dem Hinterdarm anhaftenden Blinddärme ihre innere Bekleidung aus dem Parietaltheil des Darmdrüsenblattes empfangen. — Wenn der Mitteldarm sich schliesst, so löst sich rasch seine Verbindung mit den peripherischen Theilen der Keimhaut, und seine untere Nathlinie hebt sich durch keinerlei auffallende Eigenthümlichkeiten von ihrer Umgebung ab.

Auf das Ende des 9. und den Beginn des 10. Stadiums fällt die Gliederung der Beckenorgane. Sie führt sich ihrem Wesen nach auf einen Längsschluss der vegetativen Röhre innerhalb des primären Hinterdarmes zurück. Dieser Schluss geht in ganz ähnlicher Weise vor sich, wie der Darmschluss in den vorderen Leibesabschnitten, und er führt blos wegen der vorhandenen Biegungen der Längsaxe zu etwas abweichenden Gestaltungen. — Denken wir uns, um zunächst die Uebersicht zu gewinnen, den Schluss über das gesammte vegetative Blatt bis zum hinteren Ende der Keimzone fortschreitend, so erhalten wir ein S-förmig gebogenes Rohr, dessen obere beiden Schenkel in die Beckenbucht zu liegen kommen, und ihre untere Nathlinie einander zukehren, während der untere Schenkel, an der Gränzfalte nach rückwärts umbiegend, dem Dotter aufliegt. — Von den 3 Schenkeln der angenommenen S-förmigen Röhre bilden sich in Wirklichkeit der obere und der mittlere vollständig aus, der untere dagegen schliesst sich beim Hühnchen, soweit ich sehe, nicht ab, obwohl die Bildung einer axialen Rinne an der nach hinten sich umbiegenden Strecke des vegetativen Blattes wenigstens die den Schluss einleitenden Veränderungen bezeugt. Sofern der röhrenförmige Schluss noch eine Strecke weit auf diesen unteren Abschnitt des vegetativen Blattes fortschreitet, so muss sich der entstehende Hohlraum demjenigen des mittleren Schenkels anschliessen. — Die weiter nach rückwärts liegenden Strecken des vegetativen Blattes fallen jedenfalls bei der Anlage von Körpertheilen ganz ausser Betracht, indem sie bei zunehmender Schliessung der äusseren Leibeswand vom geschlossenen Theil sich ablösen.

Von den beiden aus dem primären Hinterdarm entstandenen Röhrenschenkeln wird der obere zum eigentlichen Hinterdarm (Dickdarm und Mastdarm), der untere zur Allantois. Die Umbiegungsstelle beider in einander bezeichnet die Höhlung der Cloake. Querschnitte durch den Beckentheil des Rumpfes ergeben im hintersten Abschnitt eine hohe schmale Spalte, die sich an ihren beiden Enden etwas erweitert. Etwas weiter vorn zeigen die Querschnitte zwei innere Röhren, deren angeheftete Ränder von einander abgekehrt, deren freie einander zugekehrt sind; noch weiter vorn schwindet die untere Röhre, es persistirt blos die obere, das eigentliche Darmrohr (taf. XI, II, 11 und IV, 9–11).

Es ist a priori zu erschliessen, dass ein Abschnitt der vegetativen Röhre dessen Axe schon vor

der Zeit der Schliessung S-förmig gebogen ist, während, und nach der Schliessung nicht allenthalben dasselbe regelmässig-cylindrische Lumen darbieten kann. In Folge der Axenkrümmung wird sich an gewissen Stellen, und zwar zunächst an den Scheitelpunkten der Biegung das Rohr knicken, und seitlich ausbuchten. Von den beiden Umbiegungsstellen der vegetativen Beckenröhre erlaubt die hintere keine starke seitliche Ausbuchtung, einestheils weil die enge Leibeshöhle an dieser Stelle wenig Raum zum Ausweichen frei lässt, dann aber vor Allem wegen des Verhaltens der Nathfalten an der Umbiegungsstelle, ein Verhalten, von welchem unten die Rede sein wird. Eine ausgiebigere seitliche Ausbuchtung findet dagegen am vorderen Ende des unteren Röhrenschenkels statt, es erhält dadurch der vordere Abschnitt der ersten Allantoisanlage jenes zweizipflige Ansehen, welches von allen Embryologen als charakteristisch hervorgehoben wird.

Die Schliessung des vegetativen Rohres erfolgt in dessen Beckenabschnitt in derselben Weise, wie im vorderen Theil des Rumpfes. Sie leitet sich ein durch das Erscheinen zweier winklig vorspringendeuder Falten, der inneren Nathfalten (taf. X, III, 2 und 3), die zuerst im oberen, dann aber auch im unteren Abschnitte des Hinterdarmes hervortreten. Während einer gegebenen Uebergangsperiode können die Querschnitte des primären Hinterdarmes ein Bild gewähren, wie es beiliegender Holzschnitt zeigt (gezeichnet mit System II und Camera lucida). Es erscheinen nämlich der obere und der untere

Röhrenschenkel durch die einspringende Nathfalte grossentheils umgränzt, aber doch noch nicht vollständig abgeschlossen. Zwischen den oberen und den unteren Nathfalten aber liegt eine tiefe Rinne, deren Wand blos von parietalen Theilen gebildet wird, und deren Bedeutung bereits vorhin erörtert worden ist. Es steht der Schnitt, wie man sieht, in seiner Entwicklung zwischen denen von taf. X, III, 2 und 3 und dem von taf. XI, II, 11. — Bei Beurtheilung von

Querschnitten durch die Beckengegend ist übrigens ein Punkt wohl zu beachten. Schnitte, welche senkrecht zur Längsaxe des hinteren Körperabschnittes geführt werden, können die gebogen verlaufende vegetative Röhre des Beckens nur an ganz bestimmten Stellen der Quere nach treffen. Wir dürfen also im Allgemeinen nicht erwarten, die zusammengehörigen axialen und marginalen Stücke beisammen zu finden. Schnitte, welche vor die vordere Axenbiegung fallen, treffen den unteren Röhrenschenkel blos an marginalen Stellen, das Rohr kann daher unten offen erscheinen. Schnitte dagegen, welche die Biegungsstelle der Axe streifen, werden eine unverhältnissmässig dicke Wandung des unteren Röhrenabschnittes zeigen.

Die vegetative Röhre des Beckens erhält die innere Auskleidung durch das Darmdrüsenblatt, während die äussere Bekleidung durch die vegetative Muskelplatte gebildet wird, welche dem Darmdrüsenblatt im Allgemeinen innig anliegt. Zwischen der Aussenfläche der vegetativen Röhre und der Innenfläche der Leibeswand liegt jederseits ein spaltförmiger Zwischenraum, der um so flacher wird und um so mehr sagittale Richtung annimmt, je mehr die seitliche Abplattung des Körpers nach hinten fortschreitet (taf. XI, II, 11 und IV, 9—11). Es ist dies der Beckentheil der Peritonealhöhle. Der obere Theil dieser Höhle erscheint auf dem Querschnitt dreiseitig und läuft in 2 enge Rinnen aus, welche die Wolff'schen Körper zwischen sich fassen. An den dreiseitigen oberen Theil schliesst sich eine Spalte an, die neben dem oberen Röhrenschenkel ihre grösste Enge erreicht, unterhalb desselben rasch sich erweitert und nach vollendetem Schluss des Rohres mit dem entsprechenden Schenkel der anderen Seite sich verbindet, endlich entsendet die Höhle noch jederseits eine schmale Spalte, welche neben die Allanto-

toisanlage sich eindrängt. — Nach hinten nimmt der Querdurchmesser der peritonealen Beckenhöhle etwas ab.

Die Trennung der animalen und der vegetativen Muskelplatte ist im Bereich des Beckens keine allseitige. In einer gewissen Ausdehnung treten beide Platten dicht an einander, und verwachsen mit einander. Die Verwachsungslinie beginnt unter der Wurzel des Schwanzes, und läuft beiderseits nach vorn gegen den Innenrand der Perinealfalten und eine Strecke weit längs dieser letzteren. Es erhält in Folge dieser Verwachsung der Zugang zur Cloake eine innere, vegetative und eine äussere, animale Wandschicht. Aus der ersteren stammen die, am Cloakeneingang sich entwickelnden Schwellgebilde.

In das hintere Endstück des Beckendarmes münden die Gänge der Wolffschen Körper. Diese Theile liegen im Bauchtheil des Rumpfes innerhalb einer, in die Peritonealhöhle vorspringenden Leiste, welche neben der Wurzel des Gekrüses gelegen ist. Von der Bauchhöhle sind sie durch einen Streifen der Mittelplatten geschieden. Beim Uebergang in die Beckenhöhle rückt jeder Urnierengang etwas näher an die Medianebene und, indem er längs der Mittelplatten sich verschiebt, kommt er schliesslich neben den Endabschnitt des Darmes selbst zu liegen, und wird von dessen Muskelschicht umhüllt (taf. XI, IV, 10 und 11). Weiterhin öffnet sich sein Lumen in das des letzteren.

Der untere Abschnitt des Urnierenganges erhält seine Muskelbekleidung von den Mittelplatten. Mit seinem untersten Ende tritt der Gang unmittelbar in die Wand des Beckendarmes ein. Was den bei Säugethieren beobachteten Thiersch'schen Genitalstrang betrifft, so führt sich derselbe, wie mir kaum zweifelhaft erscheint, auf den ungeknickten Abschnitt der inneren Nathfalte des Beckendarmes zurück. Der geknickte Faltenabschnitt bildet eine gegen die Cloakenlichtung vorspringende Leiste, durch welche bei zunehmender Entwicklung eine Scheidung der Cloake in zwei übereinander liegende Räume, den eigentlichen Mastdarmraum und den Sinus urogenitalis, herbeigeführt wird.

An die Darstellung der Entwicklung des hinteren Leibesendes lässt sich passender Weise eine kurze Parallele mit der Entwicklung des Kopfes anknüpfen. Beide Entwicklungen bieten viel Gemeinsames neben gleichzeitigen grossen Verschiedenheiten. — Als gemeinsames gestaltendes Moment erscheint bei beiden eine sich umlegende, und dadurch alle weitere Formung mächtig beeinflussende Querfalte (die vordere Keimfalte vorn, die hintere hinten). Die Grundlage aber zu den Verschiedenheiten bei der hinteren und vorderen Entwicklung liegt in der mehrfach besprochenen Ungleichheit, mit der das Wachsthum nach vorn und nach hinten sich ausbreitet.

Sowohl am vorderen, als am hinteren Leibesende tritt bei der Umlegung der queren Keimfalte der Stammtheil am meisten über den Faltenrand vor. An beiden Orten hängt dies zusammen mit dem intensiveren Wachsthum der Stammzone gegenüber der Parietal- und Aussenzone. Der nach vorn vortretende Theil ist das freie Kopfende (Stirn- und Gesichtstheil des Kopfes), der nach hinten vortretende Theil der Schwanz. Die beiden Theile werden von je zwei, allmählig sich verjüngenden parietalen Leisten begleitet, welche später unter dem vorspringenden Stammtheil zusammentreffen, und mehr oder weniger vollständig mit einander verwachsen. Diese Leisten gehören nur der inneren, nicht der äusseren Parietalzone an. Das Vortreten der Stammzone ist am Kopfende viel beträchtlicher als am Schwanzende, auch ist daselbst die absolute und relative Breite der Stammzone weit erheblicher, daher dort das Gehirn

gegenüber den Muskelanlagen ein ungemeines Uebergewicht zeigt. Während nun aber am Schwanzende das Rückenmark, und die aus der animalen Muskelplatte entstandenen Wirbel in den unteren Schenkel der umgelegten Keimfalte übergehen, so hört am Kopfende das Medullarrohr an der Umbiegungsstelle der Keimfalte plötzlich auf, und ebenso die Muskelanlagen. Im unteren Schenkel der Falte bildet sich keine axiale Röhre, sein hinterer Abschnitt persistirt als eine dünne Membran, die Rachenhaut, welche später der Länge nach durchreißt.

Das einzige Organ, das allenfalls noch als Gegenstück des Schwanzes könnte angesprochen werden, ist der mittlere Stirnfortsatz. Seine Bildungsstätte fällt nämlich zum Theil in das Niveau der vorderen Schlussstelle des Medullarrohres, zum Theil unter und hinter diese. Für den mittleren Stirnfortsatz der Säugethiere und des Menschen würden demnach die vorhandenen Muskelanlagen aus dem vordersten, hackenförmig sich umbiegenden Ende der Parietalleisten abzuleiten sein, während bei den Vögeln, bei welchen eine Schnabelmuskulatur gar nicht zur Entwicklung kommt, die Augenmuskeln als vorderstes Produkt der parietalen Muskelanlagen sich ergeben.

Der Gegensatz, wie er zwischen dem vorderen und hinteren Leibesende im animalen Blatt zu Tage tritt, wiederholt sich in ähnlicher Weise für das vegetative Blatt. Im Bereich der hinteren Keimfalte bildet sich aus dem Stammtheil dieses Blattes eine zweischenklige, gebogene Röhre, deren unterer Schenkel später sogar als Allantois in sehr erheblichem Maasse sich entwickelt. Vorn dagegen schliesst das vegetative Rohr mit der Rachenhöhle ab, welche, ihrer Stellung nach, der Cloakenhöhle entspricht. Von einem der Allantois vergleichbaren Röhrenschenkel erscheint dagegen keine Spur. Der umgelegte Schenkel des vegetativen Blattes legt sich hier der Rückfläche der Rachenhaut an, und wird gleichzeitig mit dieser durchrissen.

An der vorderen sowohl, als an der hinteren Keimfalte besteht an der Umbiegungsstelle eine besonders innige Verbindung zwischen der Axe des animalen und derjenigen des vegetativen Blattes. Die Wichtigkeit der vorderen Verbindung für die Gliederung des Gehirnes und des Gesichtes, sowie zum Theil für die Gestaltung des Vorderdarmes ist in früheren Abschnitten dieser Darstellung einlässlich besprochen worden. Von weit minderem Einfluss ist die Verbindung beider Blätter an der hinteren Keimfalte theilweise desshalb, weil hier der Unterschied im Wachsthum der vegetativen und der animalen Gebilde unerheblicher ist, als vorn, dann aber wohl auch, weil mit zunehmender Entwicklung des Ge-krüses das vegetative Rohr eine gewisse Verschiebbarkeit erhält. Immerhin scheint es, dass hier die bursa Fabricii, ähnlich dem Rathke'schen Gang, ein Produkt des Zuges ist, der von der animalen auf die vegetative Röhre während früherer Zeit ausgeübt wird, und vielleicht hängt auch die Bildung des Sinus rhomboidalis mit dem Vorhandensein der fraglichen Verbindung zusammen¹⁾.

Jenseits der eben besprochenen Verbindungsstellen des animalen und des vegetativen Blattes liegen vorn beide Blätter auch im Bereich der Rachenhaut noch innig aneinander, während sie hinten weit auseinander klaffen. Die vollständige Trennung beider Blätter im absteigenden Schenkel der hinteren Keimfalte macht es, wie wir gesehen haben, möglich, dass hier der Schwanz an seiner ventralen Fläche sich schliessen kann, ohne die vegetative Röhre zu umfassen.

An der unteren Fläche der vorderen und der hinteren Keimfalte entsteht je eine Oeffnung als

¹⁾ Huschke verfolgte die Geschichte der bursa Fabricii bis zum 5. Bebrütungstag zurück, und schildert sie im Beginn ihrer Abgliederung als einen weiten Trichter, der von der Umbiegungsstelle der Cloake abgeht (de bursae Fabricii origine. Programm. Jena 1838). In derselben Schrift zieht Huschke eine Parallele zwischen dem Sinus rhomboidalis und der Cloake.

Zugang zum vegetativen Rohr, dort die Rachenöffnung (Isthmus faucium), hier die Cloakenöffnung. Beide Öffnungen zeigen das Uebereinstimmende, dass der Zugang zu denselben je von wulstigen Falten des animalen Blattes, den Ober- und Unterkieferfortsätzen vorn, den Perinealfalten hinten, eingefasst wird, und dass am Grund der also entstehenden Bucht (der Mundhöhle vorn, des Cloakenzuganges hinten), animale und vegetative Theile aufeinanderstossen, und mit einander verwachsen. Nichts desto weniger ist die Parallele beider Oeffnungen keine völlig durchgreifende, indem sich ein Unterschied findet in der Art des Zustandekommens. Die Rachenöffnung entsteht als ein Schlitz in der axialen Strecke beider Blätter des umgeschlagenen vorderen Keimfaltenschenkels. Hinten kann die Oeffnung nicht in derselben Weise entstehen, Stammtheil und Parietaltheil des umgeschlagenen Keimfaltenschenkels werden hier zur Schwanzbildung verwendet, und nur das vegetative Blatt erfährt eine axiale Spaltung. Die Oeffnung im animalen Blatt entsteht nicht als Durchbruch einer zusammenhängenden Platte, sondern sie stellt sich als eine unvereinigte Spalte in der unteren Leibesnath dar. Unterhalb der Schwanzwurzel kommen die sich entgegen wachsenden parietalen Zonen der äusseren Leibeswand eine Strecke weit nicht zur vollständigen Vereinigung, und zwischen dem mittleren Abschnitte der beiden Perinealfalten erhält sich eine Lücke als Zugang zur Cloake. — Vor und hinter dieser Lücke aber stossen beide Falten in der Medianebene auf einander und verwachsen mit einander. — Der Vereinigungswinkel beider Perinealfalten vor dem Cloakenzugang entspricht dem Vereinigungswinkel der Unterkieferfortsätze am Eingang zur Mundhöhle. Von letzteren Fortsätzen nämlich kann nur der obere Abschnitt der inneren Parietalzone zugezählt werden, der untere Theil dagegen gehört, wie die Perinealfalten, der äusseren Parietalzone an. Wie dann in späterer Zeit über dem medianen Vereinigungswinkel des Unterkiefers der Boden der Mundhöhle zu einem wulstigen Vorsprunge, der Zunge, sich erhebt, so entsteht am vorderen Vereinigungswinkel der Perinealfalten nachträglich ein medianer Höcker als Anlage des (bei Hühnern allerdings rudimentär bleibenden) Zeugungsgliedes.

Ich begnüge mich mit der Hervorhebung der besprochenen Vergleichspunkte, mehrere sonstige Uebereinstimmungen, oder Unterschiede im Verhalten des vorderen und des hinteren Leibesendes haben entweder in der früheren Darstellung bereits ihre Erledigung gefunden, oder sie sind ohne besondere Erörterung leicht zu übersehen. Dahin gehört z. B. der Gegensatz in der relativen Vertretung animaler und vegetativer Muskulatur am vorderen und am hinteren Leibesende, das Zurücktreten der vegetativen Muskulatur am Kopf, das starke Hervortreten derselben im Beckentheile des Körpers. Dahin gehört ferner der Gegensatz in der Stellung der beiden Extremitätenpaare, welche zwar beide aus einer der queren Keimfalten hervorgegangen sind, von welchen aber das vordere Paar aus seiner ursprünglichen Anlagestelle sich weit nach rückwärts verschoben hat.

Innere Gliederung der Leibeswand. Das Medullarrohr, welches am Ende des 7. Stadiums bis in den Anfang des Dorsaltheiles reicht, verlängert sich während des 8. Stadiums bis zur Sacralschwelle, im Beginn des 9. Stadiums bildet es sich im oberen, und gleich darauf auch im unteren Schenkel des Schwanzes aus, so dass am Ende des genannten Stadiums das Rohr seiner ganzen Länge nach geschlossen ist. — Ausgenommen an der Schwanzspitze, wo es cylindrische Gestalt annimmt, ist dasselbe allenthalben abgeplattet, und besitzt auf dem Querschnitt die Gestalt eines mit leicht abgerundeten Seiten und Ecken versehenen Rechteckes, das etwa anderthalbmal so hoch als breit ist.

Der Canal des Medullarrohres erscheint, der Abplattung dieses Theiles entsprechend, als eine sagittal gestellte Spalte. Anfangs ist er in der Mitte am weitesten, dann aber kehrt sich, in Folge einer Einwärtsbiegung der Seitenwandungen, dies Verhältniss um, die Spalte wird in der Mitte am engsten und zeigt sich am vorderen und am hinteren Ende etwas aufgetrieben. Von den Wandungen des Canales sind die beiden seitlichen erheblich dicker, als die vordere und als die hintere. Ihre Dicke variirt in den verschiedenen Abschnitten nur wenig, sie beträgt während des 8. und des 9. Stadiums etwa 35—40 μ , das Caliber des Gesamtröhres nimmt von vorn nach rückwärts in der obersten Dorsalgegend rasch ab, von da an aber nur sehr langsam, eine rasche Verjüngung zeigt sich erst im unteren Caudaltheil.¹⁾

Bis zum Ende des 9. Stadiums besteht die Wand des Rückenmarks noch ganz aus einer mehrfach geschichteten Lage langgestreckter Zellen, deren Längsdurchmesser senkrecht zur Oberfläche des Rohres stehen. Vom 10. Stadium ab erscheint dann die Anlage der weissen Substanz in Form einer dünnen Belegschicht, welche die Seitenfläche des Marks überzieht, und welche unten etwas reichlicher sich anhäuft, als oben.

Wie am Gehirn, so erhält sich auch am Rückenmark sehr lange die Verbindung mit dem Hornblatte. Diese Verbindung beginnt in dem vorderen Rumpfabschnitte im Verlauf des 8. Stadiums sich zu lockern, während sie in den hinteren Rumpfbzonen noch während des 9. Stadiums persistirt. Erst vom 10. Stadium ab schiebt sich eine trennende Schicht parablatischen Gewebes zwischen das Hornblatt und das Mark ein. — Aehnlich wie mit dem Hornblatt verhält sich's mit der Chorda dorsalis, deren Lösung vom Medullarrohr während des 8. Stadiums am Hinterkopf ihren Anfang nimmt, von da langsam nach rückwärts fortschreitet, so dass die Scheidung erst im 10. Stadium bis auf die hinteren Leibesabschnitte sich erstreckt. — Auch hier tritt eine dünne Lage parablatischen Gewebes zwischen die getrennten Theile. Fortsetzungen derselben Gewebsschicht umgeben das Mark seitlich, dieses liegt somit von nun ab in einem geschlossenen Canal, den es mit Ausnahme zweier schmalen Seitenspalten und einer unteren Spalte ziemlich genau ausfüllt. — Die Sonderung der Rückenmarkshäute beginnt zwar im 10. Stadium, vollendet sich aber erst in einer viel späteren Entwicklungsperiode; einige Beobachtungen über den Sonderungsvorgang habe ich in dem Programm über die Häute mitgetheilt.²⁾

Die Bildung neuer Urwirbel hält gleichen Schritt mit dem Schluss des Medullarrohres. Allenthalben geht der Wirbelgliederung die Scheidung eines, neben der Medullarplatte herlaufenden Substanzstreifens, einer Urwirbelpalte, voraus, aus welcher sodann durch eine Quertheilung die Wirbel entstehen. Bis an den ungeschlagenen Theil des Schwanzes zeigen die frisch abgegliederten Wirbel in der Flächenansicht quadratische Umgränzung, während sie auf dem Querschnitte mehr dreieckig erscheinen; sie besitzen nämlich je eine, dem Medullarrohr zugekehrte, schmale Innenseite, eine obere, convexe und

¹⁾ Die zum Theil beträchtlichen Unterschiede des Höhendurchmessers, welche an verschiedenen Schnitten derselben Serie hervortreten, dürfen natürlich nur mit Vorsicht auf Beurtheilung des Calibers angewendet werden, weil sie jeweilen von der Richtung der Schnitte abhängen. Es ist nicht möglich, dass alle Schnitte einer gegebenen Serie das Rückenmark senkrecht zu seiner Axe treffen

²⁾ Häute und Höhlen, p. 15.

eine untere, etwas concave Gränzfläche.¹⁾ Ihre äussere, den Seitenplatten zugekehrte Kante ist abgestumpft. Auch an den Wirbeln des hinteren Leibesabschnittes ist von Anfang an die Rinde etwas dichter, als der Kern und sie nimmt frühzeitig einen radiärstreifigen Charakter an.

Im Bereich der Dorsal- und Lumbalgegend findet sich je in der oberen Hälfte eines jeden Urwirbels eine flache Höhle (taf. X, VII, 2). Sie ist von der streifigen Rindenschicht unmittelbar überwölbt, und wird bald von glatten Wandungen eingefasst. Die Anlage dieser Höhlen ist in jenem Lückensystem zu suchen, das schon in den Urwirbelplatten dieser Gegend vorhanden war (pag. 123). Im hintersten Abschnitte der Urwirbelsäule fehlen die Höhlen der Urwirbel. Der Binnenraum der dichteren Rinde wird hier von rundlichen Zellen völlig ausgefüllt.

Die weiteren Metamorphosen der Urwirbel gestalten sich für die hinteren Leibesabschnitte im Wesentlichen, wie für den Hals. Der animale Theil der Rindenschicht, die obere und die innere, sowie einen Theil der vorderen und der hinteren Wand umfassend, löst sich als Rückentafel vom übrigen Urwirbelkörper ab. Die Ränder der Tafel rollen sich ein, und drängen die Masse des Urwirbelkernes allmählig in die Tiefe. Während des Uebergangsstadiums besitzt die Rückentafel auf Querschnitten die Gestalt eines etwas sebrüg gedrückten Kartenherzens, dessen Spitze nach innen und oben sieht. Später rückt der umgekrempte Theil der Rückentafeln dicht unter den oberen Theil. Jede Rückentafel stellt nunmehr eine zweischichtige flache Platte dar, welche den übrigen Producten des Urwirbels, sowie den Anlagen der Spinalganglien äusserlich aufliegt.

Der von der Rückentafel sich scheidende Rest des Urwirbels besteht aus dem vegetativen Theil der Rindenschicht und aus dem Kern. Ersterer stammt, wie wir früher für den Hals zeigten, aus der vegetativen Muskelplatte, letzterer ist aus dem Axenstrang abzuleiten, und zwar wahrscheinlicher Weise grossentheils von den Zellen, die aus den axialen Abschnitten des animalen Blattes in jenen Strang übergehen. Die vegetative Rindenschicht verliert nach der Ablösung von der Rückentafel grossentheils ihren streifigen Charakter, sie kommt zunächst an die Aorten zu liegen und liefert, indem sie dieselben umwächst, den archiblastischen Theil ihrer Wandung. Im oberen Halsstheil und im unteren Rumpfstheil wird jede Aorta selbstständig umhüllt, die beiden Röhren kommen nicht zur Vereinigung; in den mittleren Abschnitten des Rumpfes dagegen verschmelzen beide parablastischen Aortenröhren in der Medianfläche, bevor sie von den vegetativen Muskelanlagen umwachsen sind, es bildet sich also nur ein gemeinsames parablastisches Rohr für den vereinigten Gesamtstamm.

Wir haben wiederholt auf die Abplattung hingewiesen, welche der Körper des Embryo vom 8. Stadium ab erfährt, und die, am Kopf und am Hals beginnend, allmählig auch auf die hinteren Leibesabschnitte fortschreitet. Diese Abplattung bewirkt wesentliche Verschiebungen der aus den Urwirbeln hervorgehenden Gebilde. Die Rückentafeln flachen sich ab, und stellen sich mehr und mehr parallel der Medianfläche; zwischen ihre oberen Enden und das Medullarrohr drängen sich die Anlagen der Spinalganglien ein. Die aus den Wirbelkernen hervorgehenden Theile rücken nach abwärts, theils treten sie zwischen die Aorta descendens und die Chorda dorsalis, jene vor sich her treibend, theils schieben sie

¹⁾ Hensen giebt in seiner neuesten Mittheilung (M. Schultze's Archiv III, 502) an, dass das Medullarrohr durch die Membrana prima von den Urwirbeln geschieden werde. Ich habe dieser von Hensen aufgestellten Membran bis jetzt nicht gedacht, weil ich ihr nie begegnet war. Wie ich vermuthet, sind die in Canadabalsam eingekitteten Präparate, deren ich mich vorzugsweise bediente, zu deren Sichtbarmachung wenig geeignet. Um so lieber ist es mir, dass ich wenigstens an den hier in Frage stehenden Localitäten Hensen's Angabe bestätigen kann. Das Medullarrohr sowohl, als die Chorda dorsalis finde auch ich vom 7. Stadium ab von einer dünnen structurlosen Membran umkleidet.

sich neben der Aorta vorbei gegen die Wurzel des Gekröses hin. Die Flächendimensionen der Rückentafeln ändern sich gleichfalls, die Tafeln erscheinen, von aussen her gesehen, nicht mehr als quadratische, sondern als langgezogene rechteckige Platten, deren längster Durchmesser senkrecht zur Axe des Medullarrohres steht. Ihre parietale Gränze liegt anfangs etwas über der Seitenrinne, dann aber verlängert sie sich bis unter diese Rinne, und zugleich verliert sich vollständig jener Zwischenraum, der ursprünglich zwischen ihr und der oberen Seitenplatte bestanden hatte.

Mit der Verschiebung der Urwirbel hängt diejenige der Urnieren und der Cardinalvenen zusammen. Diese Gebilde entstehen an der Aussenseite der Urwirbel, zwischen letzteren und den Seitenplatten, und nachdem die Mittelplatten sich abgegliedert haben, stossen sie an deren oberen äusseren Abschnitt an. — Während die Aorten der Medianfläche sich nähern, bildet sich die einspringende Falte, welche die Leibeswand an der Gränze von Stamm- und von Parietalzone zeigt, stärker aus. Die Seitenrinne vertieft sich, und der obere Theil der Mittelplatte wölbt sich nach abwärts gegen die primitive Leibeshöhle vor (taf. XI, I, 16 u. 17 und II, 9 bis 11). Die Urnierenanlagen nebst den Cardinalvenen kommen in die herabtretende Falte der Mittelplatte zu liegen, und über ihnen stellt sich eine brückenartige Verbindung zwischen den Rückentafeln und der oberen Seitenplatte her. — Von der primitiven Leibeshöhle aus aufgesucht, findet sich sonach die Urniere nebst der Cardinalvene in eine Leiste eingeschlossen, welche je neben der Wurzel des Gekröses liegt. An diesem Orte findet man die genannten Organe auch in späterer Zeit, und sie machen daselbst ihre hauptsächlichen Metamorphosen durch.

Als erstes Glied des Urogenitalapparates haben wir früher einen Zellenstrang kennen gelernt, welcher bald nach Abgliederung der Urwirbel an deren Aussenseite erscheint, und, soweit constatarbar, aus deren Kernmasse abstammt. Der Strang gestaltet sich noch während des 7. Stadiums in einem Theil seiner Länge zu einem cylindrischen Rohr, eine Metamorphose, welche, wie die Abgliederung des Ganges selbst, von vorn nach rückwärts voranschreitet. Das also entstehende Rohr, Remak's Urnierengang, besitzt am Schluss des 7. Stadiums einen Durchmesser von 15–20 μ und eine sehr geringe, nur wenig Mikromillimeter betragende Lichtung. Während der nächstfolgenden Stadien nimmt der Gesamtdurchmesser desselben etwas zu, und desgleichen derjenige des Lumens, der während des 8. Stadiums auf etwa 7 μ ansteigt. Das Rohr gränzt sich ringsherum scharf ab. Dicht über ihm entsteht die Cardinalvene, deren Durchmesser demjenigen des Urnierenganges ungefähr gleichkommt.

Der zuerst entstandene Gang behält seinen ursprünglich gestreckten Verlauf auch in der Folge bei, dagegen treten während des 8. Stadiums an seiner medialen Seite eine Reihe von Zellenhaufen auf, welche gleichfalls bald zu Schläuchen sich gestalten, und nun als leicht gewundene, anfangs sehr kurze Querecanäle in den gestreckten Gang einmünden. Die Anlagen der Querecanäle sprossen nicht aus dem Hauptanal hervor, sondern sie entstehen selbstständig wie dieser aus den Urwirbelkernen. Ursprünglich berühren die Anlagen der Querecanäle unmittelbar die Aorten, dann aber entsteht zwischen beiden Bildungen ein Zwischenraum, welcher sich mit einem, von der Aortenwand ausgehenden parabolischen Zellengerüste erfüllt. In dieser dazwischen geschobenen Gewebsmasse entwickeln sich im Verlauf des 10. Stadiums die Gefässknäuel, welche in bekannter Weise von den Querecanälen nuzuwachsen werden.

Nach aussen von den Urnieren, in derselben vorspringenden Leiste liegend, trifft man bei etwas vorgerückteren Embryonen den Müller'schen Gang als einen, von einer starken Muscularis umgebenen, und von einer einfachen Schicht radiär gestellter Zellen ausgekleideten Kanal. Ueber die erste Geschichte dieses Gebildes liegen Angaben von Remak, von mir selbst und von Hensen vor.¹⁾ Meine eigene Vermuthung, dass der Müller'sche Gang durch Abschnürung aus dem Hornblatte sich bilde, muss ich wie die entsprechende Ansicht von der Bildung des Urnierenganges fallen lassen, obwohl auch sie neuerdings von Hensen wieder aufgenommen worden ist. Allein auch der älteren Darstellung Remak's kann ich mich nicht anschliessen. Die kurze Angabe dieses Forschers lautet also: „Um dieselbe Zeit (am Ende des 2. Tages) erscheint nach aussen vom Urnierengang ein zweiter dicht anliegender, platter Strang von gleicher Länge und von hellerem Gefüge, wahrscheinlich die Anlage des ausführenden Geschlechtsganges.“ Remak legt also das Auftreten eines selbstständigen Geschlechtsganges in eine sehr frühe Zeit, allein, was bemerkenswerth ist, er spricht nicht von einem beobachteten Canal, sondern von einem Strang. — Ich bin nun bei einem sehr reichen Vorrath von Querschnitten nicht im Stande, ein einziges Präparat zu finden, das einen zweiten Canal nach aussen von dem gestreckten Urnierengang zeigte. — Da Remak im weiteren Verlauf seiner Arbeit auf das von ihm beschriebene Gebilde nicht wieder zurückkommt, und da auch seine Abbildungen keine Auskunft geben, so ist schwer zu sagen, welchen Theil er im Auge gehabt hat, um so mehr, da wir nicht wissen, ob der von ihm beobachtete Theil im Querschnitte oder in der Flächenansicht gesehen wurde. Es sind verschiedene Möglichkeiten der Verwechslung gegeben, welche indess zu discutiren überflüssig erscheint. Ich will blos auf ein Bild aufmerksam machen, das mich, so lange ich unter dem Einfluss der Remak'schen Darstellung stand, während längerer Zeit irre führte. An Querschnitten des Halstheiles sieht man nämlich während des 7. Stadiums nach aussen und oben vom Urnierengang kleine abgelöste Zellenhaufen, die für die Anlage des Sexualganges können gehalten werden. Allein ich habe mich in der Folge auf das Bestimmteste überzeugt, dass diese Zellenhaufen aus dem Winkel stammen, den die oberen Seitenplatten mit den Mittelplatten bilden. Es sind Muskelanlagen und Vorläufer jener Brücke, welche secundär die Rückentafeln mit den oberen Seitenplatten verbindet. Am sichersten geht dies daraus hervor, dass sie über der Cardinalvene liegen.

Ich weiss zur Zeit für den Müller'schen Gang keinen anderen Ursprung anzugeben, als den gestreckten Urnierengang selbst, sei es, dass dieser Gang später seine Verbindung mit den Querecanälen aufgibt, während letztere durch Anastomosen einen zweiten Gang bilden, sei es, dass er der Länge nach sich theilt. Jedenfalls fällt die Emancipation des Ganges erst in die Zeit nach dem 4. Bebrütungstage.

Die erste Anlage des Urnierensystemes erfährt eine ähnliche Rückwärtsschiebung, wie diejenige der Eingeweide. Man findet nämlich während des 7. Stadiums den Urnierengang soweit nach vorn angelegt, als die Urwirbel, d. h. bis in den vordersten Halstheil. Gleich nach der Krümmung und Umlegung von Hals und von Kopf sucht man aber im Halstheil des Embryo vergebens nach einem Urnierengange, er erscheint ebenso, wie die ihn begleitenden Anlagen der Querecanäle erst vom Niveau der Leberanlagen ab, d. h. im Dorsaltheil des Rumpfes. Es erfolgt somit die Rückschiebung des Canales ziemlich rasch, und da sie mit der Krümmung und Seitwärtslegung des Kopfes und Halses zusammenfällt, so wird man vielleicht nicht weit irre gehen, wenn man sie als eine Folge dieser grösseren Umgestaltung auffasst.

¹⁾ Remak, l. c. p. 24, His in M. Schultze's Archiv I, 161, Hensen ibid. Bd. III, 502.

Die Entstehung der Ganglien- und Nervenanlagen des Kopfes ist in einem früheren Abschnitt (p. 106 u. f.) behandelt worden, ich kann mich hier darauf beschränken, einige Worte über deren Verhalten nach eingetretener Kopfkrümmung mitzutheilen. Ihr Verhalten zu der Zeit hat übrigens bereits Remak beschrieben¹⁾, und dem von diesem Forscher Mitgetheilten vermag ich kaum etwas Bemerkenswerthes beizufügen.

Das Ganglion Gasseri scheidet sich zunächst schärfer von seiner Umgebung, und es erscheint während des 9. Stadiums als ein Körper, der nach oben kuglig abgerundet ist, während er nach unten in zwei dicke Schenkel auseinanderweicht. Das Ganglion liegt mit seinem gewölbten Rande neben der Brückenkrümmung des Medullarrohres, es hat also dieser Theil seine ursprüngliche Stellung neben dem hinteren Ende des Hinterhirns beibehalten. Von den beiden Schenkeln tritt der vordere, ohne der Krümmung der Hirnaxe zu folgen, direct zum Auge, das er nach kurzem Verlauf erreicht; er tritt sodann in das über dem Auge befindliche langgezogene Ganglion ciliare ein. Der untere Schenkel des Ganglion Gasseri tritt als kurzer Stamm gegen den einspringenden Winkel von Ober- und Unterkieferfortsatz. Da die Verlaufsrichtung dieses Schenkels dem ersten Fortsatz zugewendet ist, und da derselbe wohl noch einmal so dick ist, als der vordere Schenkel, so lässt sich schliessen, er sei die Anlage des vereinigten zweiten und dritten Astes. Remak giebt indess an, dass der zweite Ast vom vorderen Schenkel des Ganglion sich abspalte, eine Angabe, von deren Richtigkeit ich mich bis jetzt nicht habe überzeugen können.

Die zweite sichtbare Ganglienanlage war, wie wir sahen, diejenige des Gehörnerven, oder das G. acusticum. Dieselbe erscheint am Ende des 9. Stadiums als ein rundlicher Körper, der mit seinem hinteren Rande unter die Gehörblase tritt. — Der Facialisstamm ist zu der Zeit schon vorhanden als ein dünner Strang, welcher am vorderen Rande des G. acusticum vorbei bis zur ersten Schlundspalte sich verfolgen lässt. Er erreicht den hinteren Rand dieser Spalte an dem der Ohrblase zugekehrten Ende. In der Mitte seines Weges ist er in einem stumpfen, nach vorn offenen Winkel gebogen.

Die Anlage des N. glossopharyngeus und diejenige des N. vagus liegen mit ihrem, hinter der Ohrblase gelegenen Anfangstheil ziemlich nahe beisammen, dann aber weichen beide unter einem Winkel von etwa 45° auseinander. Die Glossopharyngeusanlage tritt nach abwärts, und geht in eine spindelförmige Anschwellung über, welche am hinteren Rande der 2. Schlundspalte gelegen ist, die Vagusanlage dagegen wendet sich schräg nach rückwärts über der dritten und vierten Schlundspalte vorbei. Ueber diesen beiden Spalten zeigt der anfangs verjüngte Stamm eine langgezogene spindelförmige Anschwellung, welche wohl nicht als G. cervicale inferius zu deuten ist, wie Remak will, sondern als Plexus ganglioformis. Vom oberen Theil dieser Anschwellung tritt ein Zweig in den Zwischenraum zwischen 3. und 4. Schlundspalte als N. laryngeus superior. Die Hauptfortsetzung des Stammes läuft aber weiter nach rückwärts, und wendet sich, der Wand des Vorderdarmes folgend, dem Vorhofstheil des Herzens zu, in dessen Nähe sie unsichtbar wird.

Im Ganzen zeigt sich, dass am Ende des 9. Stadiums die Entwicklung der eigentlichen Nerven eben erst ihren Anfang genommen hat, während die Ganglien, deren Anlage schon in früheste Zeit heraufreicht, in bestimmter Weise sich von einander geschieden, und die ihnen zukommenden Plätze eingenommen haben. — Von reinen, nicht aus Ganglien entstehenden Nerven ist vor Allem der facialis

¹⁾ Remak, l. c. 37. — Zur Beobachtung der Ganglien- und Nervenanlagen eignen sich unter Anderen solche Embryonen, welche man mit Ueberosmiumsäure kräftig färbt, und dann nach stattgehabter Erhärtung in sagittaler Richtung gespalten lat.

deutlich, allein auch die Anlage des Accessorius findet sich vom 9. Stadium ab als ein gekrümmter faseriger Streif, welcher von hinten her an den Anfangstheil der Vagusanlage herantritt. Ein kurzer dunkler Streif hinter dem Anfangstheil des Vagus muss wohl als Hypoglossusanlage gedeutet werden. Von den Anlagen der Augenmuskelnerven vermag ich dagegen Nichts zu sehen, obwohl sie, wie ich vermuthete, gleichfalls zu dieser Zeit schon vorhanden sind.

Die Spinalganglien des Rumpfes erscheinen nach ihrer Abgliederung vom oberen Gränzblatt als kleine, prismatische Zellenhaufen, welche je in den oberen Zwischenraum zwischen Medullarrohr und Urwirbeln sich eindringen (pg. 117). Eine scharfe äussere Umgränzung kommt ihnen Anfangs ebensowenig zu, als den Ganglien des Kopfes. — Während der Zeit, da die Rückentafeln von der übrigen Urwirbelmasse sich trennen, abgeplattet werden, und sich aufrichten, gelangen die Ganglienanlagen an deren Innenseite, und hier findet man sie vom 8. Stadium ab. Da dieselben an Stellen rücken, die früher von den Urwirbelkernen eingenommen waren, so erscheint es verständlich, wie sie Remak als Produkte dieser letzteren auffassen konnte. Die Ganglienanlagen heben sich durch ihre etwas grössere Undurchsichtigkeit und durch ihre feine Faserung von dem umgebenden Gewebe ab, von dem sie indess noch keine scharfe Contourlinie trennt (taf. XI, 1. 12—16). Entsprechend ihrer ursprünglich prismatischen Gestalt erscheinen sie auch jetzt nach unten verbreitert, während ihr oberes Ende mit zugeschärftem Rand der Dorsalfäche des Rückenmarkes sich anlegt. Dies obere Ende enthält ausser kernhaltigen Zellen auch einzelne feine Fasern, die sich als Wurzelfäden deuten lassen. Von einem Vorhandensein aller sensibeln Wurzelfäden ist in der Zeit durchaus keine Rede. Auch von motorischen Wurzelfäden kann ich jetzt noch keine Spur entdecken. — Im Ganzen ist das Gefüge der Ganglienmasse weit lockerer als später. Die Zellen, die im Allgemeinen langgezogene Spindelform besitzen, sind zu einem netzförmigen Gerüste verbunden. — Ueber die feinere Organisation des Gerüstes und seiner Zellen besitze ich dormalen keine Beobachtungen.

Während des 9. Stadiums nimmt die Menge der Fasern in den Ganglienanlagen etwas zu, indess kann man erst vom 10. Stadium ab von eigentlichen hintern Wurzeln reden, die jetzt nur noch aus Fasern bestehen. Zu der Zeit scheidet sich auch das Ganglion als länglich ovaler Körper von den umgebenden Massen, und zeigt sich fortan von einer glatt begränzten parabolischen Kapsel umhüllt. Nunmehr sieht man auch die vorderen Wurzeln aus dem vorderen Abschnitt der seitlichen Rückenmarkswand hervortreten, und unter dem Ganglion vorbeigehen. Ein beträchtlicher Theil der Fasern wendet sich als Ramus posterior in einem Bogen unter dem Ganglion durch nach auswärts zur Innenfläche der Rückentafel, während ein anderer Theil die Richtung gegen die parietale Leibeswand einschlägt. — Auch vom Ganglion aus sieht man einen selbstständigen, nur aus Fasern bestehenden Stamm nach abwärts gegen die Gränze von Stamm- und von Parietalzone verlaufen, wo er sich vorläufig noch ohne scharfe Gränze im übrigen Gewebe verliert. An Sagittalschnitten der Leibeswand sieht man bald, wie die dicken Rami anteriores gabelig sich theilen, und unter einander anastomosiren (taf. XI, V, 2).

Es erscheint bemerkenswerth, dass das Auftreten eigentlicher Nervenwurzeln der Zeit nach zusammenfällt mit dem Erscheinen der weissen Substanz des Rückenmarkes, nachdem früher wohl nur einzelne Verbindungen zwischen den Ganglien und dem Rückenmark sich entwickelt hatten. — Die motorischen Wurzeln wachsen, wie kaum zu bezweifeln ist, aus dem Mark hervor in die Muskeln, dagegen ist es schwer, die Frage zu entscheiden, ob die hinteren Wurzeln aus den Ganglienanlagen in das Rückenmark, oder ob sie aus dem Rückenmark in die Ganglien herein sich entwickeln. Ausser der bekannten physiologischen Thatsache der trophischen Abhängigkeit der hintern Wurzeln von den Ganglien

könnte man für die erstere Annahme anführen, dass die Faserung der Ganglien zu einer Zeit ausgesprochen ist, wo davon im Rückenmark noch keine Spur wahrgenommen wird. — Eine soeben erschienene, unter den Auspicien von Max Schultze durchgeführte Arbeit von Schwalbe stellt im Anschluss an die früheren Angaben Kölliker's die Verbindung der Ganglienzellen mit dem Rückenmark völlig in Frage¹⁾. Hierdurch würde nun allerdings jedes Hereinwachsen von Fasern aus den Ganglien in das Rückenmark undenkbar. Indess will mir scheinen, als ob die Physiologie dies Resultat noch kaum als letztes Wort Seitens der anatomischen Forschung entgegennehmen könne.

Die Zellenplatte jeder der beiden seitlichen Rückenmarkshälften erscheint vom 10. (zum Theil schon vom 9.) Stadium ab medianwärts gewölbt, es springen somit die Enden, an denen die Wurzelfasern mit der Platte zusammenhängen, etwas nach aussen vor. Dies beruht indess kaum, wie Hensen angiebt, auf einem von den Nervenwurzeln ausgeübten Zug, sondern auf einer durch das Wachsthum bedingten Faltung. Als solche hat auch Kupffer schon vor einer Reihe von Jahren das Verhältniss aufgefasst und beschrieben²⁾.

Die sympathischen Ganglien gliedern sich etwas später ab, als die spinalen. An Querschnitten von Embryonen des 5. Bebrütungstages findet man unter dem vereinigten Spinalnervenzweig jederseits einen ovalen Zellenhaufen, welcher sich in der Folge schärfer umgränzt, und als Anlage eines Gränzstrangganglion's sich ausweist. Es liegen diese Anlagen seitlich von den, mittlerweile entstandenen Wirbelkörpern. Sie unterscheiden sich von den Anlagen der Spinalganglien, abgesehen von der Lage, durch den etwas geringeren Durchmesser ihrer Zellen. Sofort erscheinen auch die Rami communicantes als Stränge feiner Fäden, welche, vom Spinalganglion ausgehend, den vereinigten Nervenstamm quer durchsetzen, und in das sympathische Ganglion eintreten. Den aus dem Spinalganglion kommenden Faserzügen legen sich im Vorbeigehen noch einzelne Fäden der motorischen Wurzel an, und diese vereinigten Faserzüge treten nun durch das Gränzstrangganglion hindurch gegen die Aorta, und gegen die Wurzel des Gekröses hin. Am schönsten sind diese Verhältnisse bei etwas älteren Embryonen (etwa vom 8—10. Tage) zu übersehen. — Zu der Zeit, da die spinalen Ganglien schon scharf umgränzt sind (während des 10. Stadiums), befinden sich zwar die Zellenmassen, aus denen die Gränzstrangganglien hervorgehen, bereits an den bleibenden Stätten ihrer Entwicklung, allein noch heben sie sich nicht als selbstständige Gruppen von ihrer Umgebung ab.

Die Zellen, aus welchen die Ganglien des Gränzstranges entstehen, stammen aus den Urwirbelkernen, deren Masse, wie wir sahen, bei Aufrichtung der Muskeltafeln nach abwärts gedrängt wird. Indessen zeigt schon eine oberflächliche Betrachtung des Volumens, dass die fraglichen Ganglien nicht die einzigen aus den Urwirbelkernen hervorgegangenen Theile sein können, weil sie im Verhältniss zu deren Gesamtmasse ziemlich klein sind. — Es sind nun bei Würdigung dieses Verhältnisses verschiedene Punkte in's Auge zu fassen. Einmal erfährt vom 5. Stadium ab die Wirbelkernmasse eine nicht unbeträchtliche Zunahme durch parablatische Zellen, welche von der Wand der Aorta und von den Intervertebralgefässen herkommen. Allein, auch wenn man diese Quelle der Volumsvermehrung in Rechnung zieht, so erscheinen die Gränzstrangganglien doch zu klein, um, wenigstens in der hinteren Leibeshälfte, die gesammte archiblastische Wirbelkernmasse zu repräsentiren. Ausser den Gränzstrangganglien sind nun aber unzweifelhaft auch diejenigen sympathischen Ganglien Abkömmlinge der Urwirbel-

¹⁾ Schwalbe in M. Schultze's Archiv: Bd. IV. pag. 51.

²⁾ Kupffer in Bidder u. Kupffer: Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. Leipzig 1857. pag. 102.

kerne, welche an der Wurzel des Gekröses, und in diesem selbst auftreten, und von deren frühzeitiger und mächtiger Entwicklung uns die Arbeiten von Remak Kenntniss gegeben haben¹⁾.

Ausser den sympathischen Ganglien stammen, wie wir früher sahen, die Urnieren unmittelbar aus den Kernen der Urvirbel, und vielleicht gilt dasselbe auch von den bleibenden Nieren. Wenn wir wahrnehmen, dass alle unförmlichen Organe des Embryo da sich bilden, wo der zu ihrer Bildung bestimmte Blastenvorrath als, Anfangs ungegliederte Masse angelegt ist, so muss es in hohem Grade unwahrscheinlich erscheinen, dass zwei verhältnissmässig so mächtige Körper, wie die Nieren von entlegenen Punkten aus in einen Abschnitt der Leibeswand herein wachsen sollen, welcher obendrein gar keinen, zu deren Aufnahme geeigneten Raum ausgespart enthält. Sehr viel näher liegt die Annahme, dass das Blastem, aus welchem die Nieren hervorgehen, schon ursprünglich an der diesen Organen bestimmten Stätte sich befunden habe, und dass nur die successive Anordnung der vorhandenen Zellen zu einem zusammenhängenden Röhrensysteme allmählig von hinten nach vorn fortschreite.

Es würde den, für mich dringenden Abschluss meiner Arbeit noch auf unbestimmte Zeit hinaus verzögern, wollte ich es unternehmen, die Geschichte der Nieren durch Beobachtung vollständig zu ermitteln. Was ich bis jetzt an Querschnitten etwas älterer Embryonen gesehen habe, scheint mir mehr für, als gegen meine Vermuthung zu sprechen. Schon geraume Zeit, ehe die unzweifelhaften Nierenanälchen vorhanden sind, sieht man im Gewebe hinter den Urnieren zerstreut liegende Zellen, die durch ihre dunkle, körnige Beschaffenheit von der umgebenden parablastischen Substanz sich abheben. — Uebrigens ist die Annahme einer selbstständigen Anlage des Nierenblastemes durchaus nicht neu. Vor geraumer Zeit hat sie bereits Rathke nach Beobachtungen an Wiederkäuerembryonen ausgesprochen²⁾. Neuerdings hat Kupffer in seiner Arbeit über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystemes³⁾ gleichfalls die Frage disutirt, ob die Anlage des eigentlichen Nierenparenchyms unabhängig von derjenigen des ausführenden Canalsystemes an Ort und Stelle geschehe. Obwohl er nicht im Stande gewesen ist, die Frage endgültig zu entscheiden, hält doch auch er die selbstständige Entstehung des Nierenblastemes für die bedeutend wahrscheinlichere Annahme. Neben anderen, im Original nachzulesenden Beobachtungen spricht für diese Annahme vor Allem auch die Raschheit, mit welcher laut Kupffer's Beobachtung die Nierenanlage sichtbar wird, nachdem sie kurz vorher nicht hatte erkannt werden können.

Der parietale Theil der Leibeswand besteht ursprünglich im grösseren Theil seiner Breite aus einer, vom oberen Gränzblatt und aus einer, von der animalen Muskelplatte gelieferten Schicht. Letztere kann man als obere Seitenplatte bezeichnen, beide zusammen als Bauchplatte. Beide Schichten nehmen gegen die Peripherie hin an Dicke ab, und zwar findet die Dickenabnahme in der äusseren Parietalzone viel rascher statt, als in der inneren. Die animale Muskelplatte legt sich mit ihrem verjüngten Rand an das Gränzblatt an, und verschmilzt mit ihm. Die Verbindungslinie beider Blätter kann man als die jeweilige Gränze der Keimzone ansehen. Allem Anschein nach verschiebt sie sich nicht allein

¹⁾ Remak. Ueber ein selbstständiges Darmnervensystem. Berlin 1847, ders. in den Untersuchungen über Entwicklung etc. pag. 111.

²⁾ Rathke. Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte. Leipzig 1833, II, 98.

³⁾ M. Schultze, Archiv. I. 242 u. f.

durch das zunehmende Wachsthum der umschlossenen Zone, sondern auch durch eine allmählig fortschreitende Spaltung, d. h. es rückt, ähnlich wie am Schwanzende des Keimes, die Gränze der Keimzone allmählig weiter in die Aussenzone vor.

In den Zwischenraum zwischen dem Gränzblatt und der animalen Muskelschicht treten während des 6. und 7. Stadiums Fortsätze des Gefässblattes ein, aus welchen u. A. die Cardinalvenen hervorgehen (pag. 121). — Die beiden Schichten der Bauchplatten rücken nach stattgehabter Erhebung wieder näher an einander, und dabei verliert die Muskelplatte grossentheils die bisherige radiäre Streifung. Von den eingeschlossenen Gefässsprossen treten zahlreiche parabolastische Zellen ab, welche zum Theil die Lücken zwischen Muskelplatte und Gränzblatt einnehmen, zum Theil die Muskelplatte selbst durchwachsen. Es entsteht ein gemischtes Gewebe, in welchem die Sonderung archiblastischer und parabolastischer Elemente während einiger Zeit sehr schwer fällt. Dann aber wird mit der weiteren Ausbildung der Muskelanlagen (etwa vom 10. Stadium ab) wieder eine bestimmtere Scheidung der Schichten erkennbar, indem die Muskelplatte als etwas dunklere Lage zwischen zwei helleren bindegewebigen Schichten, den Anlagen der Haut und derjenigen der serösen Leibesauskleidung, hervortritt.

Remak hat bekanntlich versucht, die parietale Muskulatur der Leibeswand aus den Rückentafeln der Urwirbel abzuleiten, allein diese Ableitung ist nicht berechtigt. Allerdings verlängern sich die Rückentafeln nach ihrer Aufrichtung eine Strecke weit über die Seitenrinne hinaus, sie stossen dabei mit den parietalen Muskelplatten zusammen, in deren medialen Rand sie sich sogar eindringen. Allein die letzteren verhalten sich hierbei als durchaus selbstständige Bildung, und lassen sich in keiner Weise als Auswüchse von jenen ansehen. — Es muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, die Muskeln der Leibeswand mit Bezug auf ihren Ursprung genauer zu ordnen. Einen wichtigen Fingerzeig geben schon jetzt die Nerven. Da nämlich die Rami posteriores der Spinalnerven in die Rückentafeln, die Rami anteriores in die parietale Leibeswand eintreten, so wird sich, wie ich nicht bezweifle, das Endresultat so gestalten, dass die Muskeln, welche man von den ersteren Zweigen innervirt findet, abgeleitete Stammuskeln sind, die übrigen aber parietalen Ursprungs. Die Extremitätenmuskeln, an deren Ursprung aus den Rückentafeln schon Remak zweifelhaft geworden ist, werden darnach durchweg parietaler Bildung sein.

Wenn der Leib sich schliesst, so werden in die vordere Bauchwand solche Strecken mit hereingezogen, welche bereits jenseits des sichtbaren Endes der Muskelplatten liegen. Die Bauchplatten bilden sonach Anfangs nur den oberen Theil der Bauchwand, der untere Theil besteht aus einer durchsichtigen, sehr dünnen Membran, welche v. Baer und nach ihm Remak die Bauchhaut, Rathke die untere Vereinigungshaut genannt haben. Ihre grösste Breite erreicht diese Membran unterhalb des Herzens. Wie Rathke mittheilt, so besitzt sie ein reiches, mit den Dottervenen zusammenhängendes, und von dem Gefässnetz der Bauchplatten unabhängiges Venennetz¹⁾. Aus seinen Beobachtungen erschliesst derselbe Forscher, dass die Membrana reuniens inferior eine provisorische Bildung sei, welche später schwindet, indem die Bauchplatten mit ihren unteren Rändern unmittelbar zur Vereinigung gelangen. Remak dagegen lässt sie dadurch zur bleibenden Leibeswand werden, dass zwischen ihre beiden, ursprünglich vorhandenen Blätter die Produkte der Urwirbel, Nerven, Muskeln und Knochen hereinwachsen. Der Darstellung Remak's liegt die Annahme zu Grunde, dass die sog. Bauchhaut aus denselben beiden Schichten bestehe, welche auch im Bereich der Bauchplatten von früh an unterscheidbar sind. Dies ist aber nicht

¹⁾ Rathke, Müller's Archiv 1838 p. 363 u. Entwicklung der Natter p. 61.

der Fall. Die Bauchhaut unterscheidet sich von den Bauchplatten gerade durch das Nichtvorhandensein der fraglichen Trennung. Der archiblastische Theil ihrer Wand besteht aus dem ungeschiedenen Aussentheile des oberen Keimblattes, welcher archiblastische Wandtheil dann allerdings an seiner Innenfläche noch von einer parablastischen Gewebsschicht bekleidet wird. Meine Erfahrungen genügen nicht, um mir ein Urtheil über die weiteren Schicksale der Bauchhaut zu erlauben. Es ist möglich, dass *Mutatis mutandis* die Remak'sche Darstellung des Hereinwachsens der Muskelanlagen beibehalten werden muss, in dem Sinne, dass die Muskelanlagen von den Bauchplatten aus in die parablastische Belegschicht der Bauchhaut sich eindringen. Eine zweite Möglichkeit ist die Bildung neuer Muskelanlagen durch fortschreitende Scheidung der archiblastischen Wandschicht.

Das obere Gränzblatt zeichnet sich innerhalb der Bauchplatten von früh an durch eine beträchtliche Dicke aus (p. 117). Seine Zellen liegen in zwei Schichten übereinander, zwischen welchen durchsichtige Interstitien frei bleiben. Es ist ein ähnliches Bild, wie man es anderweitig der Scheidung einer Zellschicht in zwei Blätter vorausgehen sieht. An denselben Stellen, an welchen während des 7. und, zum Theil noch während des 8. Stadiums ein oberes Gränzblatt von 20—30 μ Dicke vorhanden ist, findet man während der folgenden Stadien eine einschichtige Epitheliallage von nur 7—10 μ , welche scharf vom gemischten Gewebe der unterliegenden Bauchplatte sich abgränzt. Es muss sonach das obere Gränzblatt noch eine nachträgliche Spaltung erfahren haben, in das Hornblatt und in eine darunter befindliche Schicht. Was indess aus der unteren, sofort vom parablastischen Gewebe umhüllten Schicht wird, weiss ich nicht zu sagen. Möglicherweise tritt sie in nähere Beziehung zu den sensibeln Nerven, und stellt ein Nervenblatt im Sinne von Stricker dar, indess ist auch denkbar, dass sie zur Anlage von Hantmuskeln wird.

Die Mittelplatten oder Gekrösplatten bilden das Verbindungsstück der oberen und der unteren Seitenplatte (p. 120). Die Schärfe ihrer Abgliederung nimmt in dem Maasse zu, als Darm und Leibeswand von einander sich trennen. Jede Mittelplatte geht, so lange die beiden Seitenplatten noch annähernd horizontal liegen, in die obere Seitenplatte unter einem stumpfen, in die untere unter einem spitzen Winkel über, es convergiren also die zwei Mittelplatten nach abwärts (taf. XI, I, 16 u. 17). Mit zunehmender Verticalstellung der parietalen Leibes- und Darmwand kehrt sich das Verhältniss um, die obere Verbindungskante wird je länger je schärfer, die untere je länger je stumpfer. Gleichzeitig tritt mit dem Herabtreten der Urnieren eine Scheidung der Mittelplatten in einen inneren und in einen äusseren Abschnitt ein. Der äussere Abschnitt bildet eine nach abwärts gewölbte Falte, welche die Urnieren von der Leibeshöhle trennt, der innere dagegen tritt mit dem gleichnamigen Schenkel der anderen Seite in der Mittelebene des Körpers zur Bildung des Gekrüses zusammen. Hierbei entsteht zunächst die Wolff'sche Nath des falschen Amnion durch Vereinigung der untersten Enden beider Mittelplatten unterhalb der Aorten. Dann aber rücken sich successive auch die höher gelegenen Strecken der Mittelplatten entgegen, und in eben dem Maasse als dies geschieht, vergrössert sich der Abstand zwischen den Aorten und der Darminne. — Die Breite des äusseren Abschnittes der Mittelplatte variirt an verschiedenen Stellen der Leibeshöhle nur wenig, wogegen diejenige des inneren Abschnittes, entsprechend der ungleichen Entwicklung des Gekrüses, an verschiedenen Stellen sehr ungleich ist. Da nun der innere

Abchnitt der Mittelplatten nur auf Kosten der unteren Seitenplatten zunehmen kann, so ergibt sich, dass die Muscularis der Darmwand nicht allenthalben derselben Längszone der vegetativen Muskelplatte entnommen ist. Da, wo das Gekröse breit ist, reicht die Darmmuskelanlage weiter in den Parietaltheil hinaus, als da, wo das Gekröse schmal ist.

Die Mittelplatten sind als reine Muskelanlagen aufzufassen, und zwar liefert wohl blos ihr oberster Theil noch animale Muskeln, der Rest dagegen vegetative. Wir sehen nämlich, dass der Theil der Platte, welcher die Urnierenleisten umhüllt, später grossentheils zur Bildung der Muscularis des Müller'schen Ganges verwendet wird, welcher Gang nahe an der oberen Uebergangskante der Mittelplatte entsteht. Die übrigen Abschnitte der Mittelplatten liefern den Gefässen des Wolff'schen Körpers und denjenigen des Gekröses ihre Musculares. Uebrigens behalten die Mittelplatten ziemlich lange ihren radiärstreifigen Bau bei.

Die Bildung der Darmwand bedarf nur weniger Auseinandersetzungen. Zwischen das Darmdrüsenblatt und die vegetative Muskelplatte treten vor der Zeit des unteren Darmschlusses Fortsätze des Gefässblattes ein. Von diesen geht die Bildung einer parablastischen Gewebsschicht aus, welche die Grundlage der Schleimhaut und der Submucosa darstellt. Während indess in der vorderen Rumpfhälfte starke Gefässröhren bis zur Aorta vordringen, können wegen der langsam fortschreitenden Blätter-spaltung in der hinteren Rumpfhälfte die Fortsätze des Gefässblattes nicht so ausgiebig sich ausbreiten; grössere Gefässe findet man hier zur Zeit des Darmschlusses nur in der Aussenzone. Demgemäss scheinen in den hinteren Abschnitten des Rumpfes auch die Aorten von vorn nach hinten, und nicht von den Seiten sich anzulegen. — In der ganzen Länge des Darmes tritt eine ähnliche Durchwachsung parblastischer und archiblastischer Gewebe ein, wie wir sie bereits an der Leibeswand kennen gelernt haben. Auch an der Darmwand ist es daher zu gegebener Zeit fast unmöglich, Bindegewebs- und Muskelanlagen von einander zu unterscheiden. Auf diese Weise rückt durch die Muscularis hindurch parblastisches Gewebe zur Oberfläche des Darmes und bildet die Serosa, während anderseits Muskelzellen nach einwärts treten, und der Mucosa sich beinengen. Für die gemischten, aus Muskelanlagen und parblastischem Gewebe bestehenden Schichten kann man füglich die Bezeichnung von Faserblättern beibehalten, welche Remak eingeführt hat.

Das Blutgefässsystem von Hals und Kopf ist bereits besprochen worden. Die Hauptgefässstämme der hinteren Leibeshälfte sind dieselben, die wir bereits an der vorderen kennen gelernt haben, die Aorten und die Cardinalvenen, beide je an der Gränze von Stamm- und Parietalzone entstehend, und nachträglich ihre Stellung verändernd. Auch die Vasa intervertebralia bilden sich hinten in derselben Weise, wie vorn. — Zu der directen Verbindung, welche durch diese Gefässstämmchen zwischen den Systemen der Aorten und der Cardinalvenen entsteht, kommt, vom 10. Stadium ab noch die indirecte Verbindung durch die Gefässe der Wolff'schen Körper. Die Knäuel dieser letzteren, ursprünglich dicht neben den absteigenden Aorten liegend, beziehen ihr Blut durch kleinere Zweige unmittelbar aus den-

selben. — Als selbstständiges System von Venen tritt sodann ziemlich früh das System der Rathke'schen *Venae epigastricae*¹⁾ auf, welches der parablastischen Gewebsschicht der unteren Vereinigungshaut angehört, und dessen beide Hauptstämmchen in die *Vena omphalomesenterica* einmünden.

Die Fortentwicklung des Nebenkeims und die Bildung der Wirbelsäule.

Es ist uns bis dahin möglich gewesen, Schritt für Schritt dem Vordringen parablastischer Elemente in den Keim zu folgen. Aus Elementen des weissen Dotters bildet sich an der Peripherie der Keimscheibe eine netzförmige Gewebsschicht. Dieselbe sendet Sprossen nach dem Centrum der Scheibe aus, und diese Sprossen treten in die Zwischenräume, welche in der Keimscheibe durch successive Spaltung und Faltenbildung entstanden sind. Anfangs wandeln sich die neu auftretenden Gewebsanlagen fast durchweg zu Gefässröhren um, und während mehrerer Stadien sind somit die Gefässe fast die einzigen Repräsentanten parablastischen Gewebes. Später ändert sich das Verhältniss: die von den Gefässwandungen weiter sprossenden Zellen ordnen sich nicht mehr alle zu Röhren zusammen, sie häufen sich stellenweise in gegebenen Räumen zu kleineren oder grösseren Gruppen an, und es tritt zwischen ihnen eine weiche und durchsichtige Zwischensubstanz auf, d. h. es bildet sich eine embryonale Binde substanz, ein embryonales Bindegewebe, oder ein embryonaler Knorpel.

Das Fortschreiten der parablastischen Gewebe wird in seiner Reihenfolge bestimmt durch die ursprünglich excentrische Lage des Nebenkeimes, und durch die, dem wachsenden Gewebe jeweilen offen stehenden Bahnen. In breiten Schaaren ergiessen sich die Ausläufer des Gefässblattes zunächst in die Aussenzone, und erfüllen diese rasch mit einem Systeme weiter Canäle. Von da aus dringen feinere Sprossen in den eigentlichen Keim, zum grösseren Theil dem unteren, zum kleineren dem oberen Keimblatte folgend. Allein nicht allenthalben steht ihnen der Weg in den Keim in gleicher Weise offen. In den hinteren Strecken des letzteren öffnen sich die Durchtrittsbahnen erst sehr spät, um bald darauf sich wieder zu schliessen, während am Kopftheil die Bahnen zwar früh sich öffnen, aber ihre Verbindung mit der Aussenzone unterbrechen, wenn die Gefässsprossen eben nur angefangen haben, den Keim zu erreichen. So ist es der mittlere Theil der Rumpfzone, in dessen Bereich die Verbindung zwischen den Bahnen des Keimes und denen der Aussenzone am freiesten sich gestaltet, und am längsten sich erhält. Hier sehen wir daher auch die Verbindungsstämme auftreten, welche schliesslich als einzige Vermittler zwischen innerem und äusserem Gefässsysteme persistiren.

Die von verschiedenen Richtungen her in den Keim eindringenden Gefässsprossen treffen in ihm an bestimmten Stellen zusammen, und vereinigen sich zu gemeinsamer Leistung. Eine solche Sammelstation haben wir früher am hinteren Ende des muskulösen Herzschlauches kennen gelernt, wo verschiedene, ursprünglich getrennte Röhren zu einer einzigen verschmelzen. Als andere wichtige Sammelstationen ergeben sich die Lücken zwischen dem Stamm- und dem Parietaltheil der Muskelplatten. Hier bilden sich durch den Zusammenfluss der in querrer Richtung eingedrungenen Gefässsprossen im Bereich des vegetativen Blattes die Aorten, in dem des animalen die Cardinalvenen, und die Wandungen dieser

¹⁾ Rathke, *Entwicklung der Natter* p. 105.

Längsgefässe werden wiederum zum Ausgangspunkte neuer parablastischer Vegetationen, welche hauptsächlich dem axialen Abschnitte des Körpers zu Gute kommen. Ueberall, wo zwei parablastische Gefässröhren zusammenstossen, vereinigen sie sich bald zu einem einzigen Rohr. So vereinigen sich jeweilen die einzeln aus den Stämmen ausgehenden Sprossen mit anderen Sprossen zu gemeinsamer Schlinge, so vereinigen sich am Herzeingang die getrennt an ihn herantretenden Gefässröhren der Aussenzone, so vereinigen sich später dem grössten Theil ihrer Länge nach die beiden primitiven Aorten.

So lange nicht äussere Verhältnisse, wie z. B. der Druck der wachsenden archiblastischen Gewebe in Betracht kommen, ist die Weite der sich bildenden Gefässröhren vor Allem von der Menge des disponiblen Zellenmaterials abhängig. Aeltere Gefässe sind unter übrigens gleichen Bedingungen weiter, als jüngere; Gefässe, die durch die Verbindung mehrerer Sprossen entstanden sind, weiter als solche, die nur von einem einzigen Spross ihren Ursprung ableiten. Naturgemässer Weise ergibt sich sonach die Regel, dass das ältere Gefäss gegenüber dem jüngeren, aus ihm hervorgegangenen die Rolle des Stammes spielt, eine Regel, welche Anfangs nur da nicht eintrifft, wo das neue Gefäss durch den Zusammenfluss mehrerer älteren entsteht, wie z. B. beim Herzeingang und bei den Aorten. Das zunehmende Wachstum und die Faltungen der archiblastischen Körperanlage bringen es indess nothwendig mit sich, dass viele ursprünglich vorhandenen Gefässe später eng werden, oder sich schliessen, und dass neue Lücken den hervorsprossenden Anlagen auch neue Bahnen eröffnen. So sehen wir besonders, dass die colossalen Gefässe der primären Darmwand mit zunehmender Abschnürung des Darmes eine sehr beträchtliche Reduction erfahren. So sehen wir ferner die zuerst vorhandenen Aortenbogen sich schliessen, während gleichzeitig neue sich bilden. Im Lauf der Zeit kann auch der Druck des strömenden Blutes modificirend auf die Gefässweite wirken. Es ist dies indess ein Einfluss, der in den früheren Perioden des embryonalen Lebens nur in sehr beschränktem Maasse sich geltend macht.

Am Schluss des 4. und im Verlauf des 5. Stadiums findet der erste Eintritt der Gefässanlagen in den Körper statt, im 6. Stadium treffen wir bereits die Aorten, und im 7. auch die Cardinalvenen zu verhältnissmässig weiten Röhren entwickelt, jene mit Gefässen zusammenhängend, welche zwischen dem Darmdrüsenblatt und der vegetativen Muskelplatte verlaufen, diese mit solchen, die über der animalen Muskelplatte sich befinden. Die Wandungen aller dieser Gefässe des Keimes werden zum Ausgangspunkt neuer Vegetationen. Die Gefässe über der oberen Muskelplatte liefern dem parietalen Theil der animalen Leibeswand, diejenigen unter der unteren Muskelplatte der Darmwand ihre parablastischen Gewebe; von den grossen Längsgefässen aber, welche an der Gränze vom Stamm- und Parietalzone verlaufen, gehen diejenigen Gefäss- und Gewebsschichten aus, welche allmählig die verschiedenen Axialgebilde umhüllen. Allenthalben, wo wir den Ausbreitungsvorgang in seinem ersten Beginn verfolgen können, erkennen wir mit Sicherheit, dass die feinen Sprossen parablastischen Gewebes, die von den Gefässwänden ausgehen, völlig frei in den Interstitien zwischen den archiblastischen Organanlagen liegen, dann aber tritt stellenweise jene Durchwachsung ein, auf die wir schon oben hingewiesen haben. Das vorübergehende Resultat derselben ist die Herstellung eines Zellengemenges, welches optisch nur schwer entwirrbar ist. Als bleibendes Resultat der Durchwachsung ergeben sich die Gefässgerüste und Bindegewebsscheiden der Muskeln, Nerven und Ganglien, die bindegewebigen Grundlagen der Haut und der Schleimbäute und die serösen Membranen. Die allgemeinere Invasion parablastischer Zellen beginnt für die Wandungen des Kopfes schon im 6. und 7., für diejenigen des Halses im 8. Stadium, und sie schreitet während des 9. Stadiums auch auf die hinteren Abschnitte des Rumpfes fort. Als ein Product derselben erscheint, ausser den Gefässröhren, ein zusammenhängendes Gerüst fein verzweigter Zellen

in deren Interstitien später eine Zwischensubstanz auftritt. — Auch in der Periode der innigsten Durchdringung lassen feine, mit starken Vergrößerungen betrachtete Schnitte noch die Verbindung erkennen, welche das parablastische Zellengerüst mit den endothelialen Gefässröhren unterhält.

Unter den parablastischen Productionen innerhalb des Keimes bieten diejenigen ein ganz besonderes Interesse dar, welche zur Umhüllung der Axialgebilde führen. Es entwickelt sich bei der Gliederung der archiblastischen Primitivorgane gerade im Stammtheil der animalen Leibeswand ein ausgedehntes System zusammenhängender Zwischenräume, welches allmählig von parablastischen Gewebsmassen grösstentheils ausgefüllt wird. Zu diesem System von Hohlräumen gehören die, an der parietalen Seite der Urwirbel befindlichen Lücken, in welche die primitiven Aorten und die Cardinalvenen sich einbetten, sodann die Zwischenräume zwischen den Urwirbeln selbst, und der lange Spaltraum, welcher jederseits zwischen den Urwirbeln und dem Medullarrohr vorhanden ist. Ferner gehört dahin der, unter dem Medullarrohr befindliche Raum, dessen Weite und Form im Laufe der Entwicklung verschiedentlich modificirt wird. So lange die Chorda dorsalis dem Medullarrohr sowohl, als dem Darmdrüsenblatt anhaftet, ist nämlich dieser untere Raum unerheblich, er wird Anfangs von den Fortsätzen der Urwirbel zum Axenstrang grösstentheils ausgefüllt; dann aber, mit Entwicklung der Darmrinne, und vollends mit Lösung des Darmdrüsenblattes von der Chorda vertieft sich der Mittelraum, und, wenn auch allerdings in der Folge die Aorten in ihn vordringen, und sich in ihm begegnen, so bleibt doch ein Theil desselben unter und neben der Chorda frei, und wird zu gegebener Zeit blos von flüssigem Inhalt erfüllt. — Später, wenn die Chorda auch vom Medullarrohr sich löst, rückt sie in den freien Raum herab, so jedoch, dass sie Anfangs noch etwas näher am Medullarrohr, als an der Aorta liegt. — Zum Systeme der axialen Interstitien gehören endlich noch die Zwischenräume zwischen den Urwirbeln und dem Hornblatt, sowie der Raum zwischen letzterem Blatt und dem Medullarrohre. Der letztgenannte Raum beginnt nach Lösung dieser beiden Theile im 8. Stadium sich zu entwickeln, und unmittelbar nach seiner Entstehung ist auch er völlig frei von irgend welcher geweblichen Einlagerung.

Der Eintritt parablastischer Gewebssprossen in das eben betrachtete Lückensystem beginnt, wie wir dies bereits früher auseinander gesetzt haben, im 7. Stadium von den Aorten und, zum Theil von den Cardinalvenen aus (p. 121). Rasch wachsen die einmal eingedrungenen Anlagen weiter, und bis zum 10. Stadium ist das gesammte System von einer zusammenhängenden Masse parablastischen Gewebes erfüllt, welches nur einem Theil des Medullarrohres, nämlich dem oberen Theil der Seitenwand und dem unteren der unteren Wand nicht unmittelbar anliegt. Von dieser Masse erfährt ein Theil die Umbildung zu Gefässen. Der Rest wird zu dichtem Gewebe; vor Allem gilt diess von der Masse, welche die Chorda umgiebt, dieselbe vascularisirt sich zu keiner Zeit.

Die Gewebsmasse, welche wir eben kennen gelernt haben, umfasst, wie man leicht einsieht, die Anlage der Wirbelsäule, sowie diejenige der Rückenmarkshäute und des Stammtheiles der bindegewebigen Haut des Rückens. Zur Säule der Wirbelkörper und Zwischenwirbelscheiben wird der Theil der Masse, welcher den Raum unterhalb des Medullarrohres um die Chorda herum einnimmt. Den Anlagen der Wirbelbogen entsprechen die Schichten, die je zwischen zwei Urwirbel eindringen, der Anlage der Rückenmarkshäute der röhrenförmige Abschnitt, der nach innen von den Urwirbeln sich befindet, der Anlage der Rückenhaut endlich der Theil, welcher über den Rückentafeln, und über dem Medullarrohr sich entwickelt.

Sowie die oben besprochene Gewebsmasse Anfangs noch keine andere Gliederung besitzt, als die, durch die Einlagerung archiblastischer Organe, und durch das Vorhandensein der Gefässräume bedingte,

so hängt sie auch allenthalben continuirlich mit den angränzenden Schichten parablastischen Gewebes, mit denjenigen der parietalen Leibeswand sowohl, als denen des Gekröses zusammen. — Ein erster Anfang histologischer Gliederung lässt übrigens nicht lange auf sich warten. Die Gliederung beginnt während des 10. Stadiums in dem Stücke, welches die Chorda umgiebt. Hier ordnen sich die Zellen concentrisch um die Chorda herum, sie geben ihre durch Ausläufer vermittelten Verbindungen auf, und indem die Zwischensubstanz an Festigkeit zunimmt, entsteht ein knorpelartiges Gewebe, welches von der Binde substanz der Umgebung allmählig immer schärfer sich abgränzt. Alsdann erstreckt sich die knorpelige Metamorphose auch auf die Gewebsabschnitte, welche zu den Bogen der Wirbel werden, während gleichzeitig die Masse in der Umgebung der knorpeligen Wirbel, und diejenige um das Medullarrohr den Character einer fibrösen Haut annimmt.

Das Verhältniss des parablastischen Axialskelettes zu den archiblastischen Primitivorganen bedingt weiterhin einen Vorgang, welchen Remak unter der Bezeichnung Neugliederung der Wirbelsäule zuerst geschildert hat¹⁾, und der in einfacherer und richtigerer Weise die Wirbelsäulengliederung genannt werden kann. — Remak's Darstellung ist folgende: Die Kerne der Urwirbel scheiden sich je in einen vorderen, zum Ganglion, und in einen hinteren, zum Wirbelbogen werdenden Theil, ausserdem entsendet ihre innere untere Kante einen gespaltenen Fortsatz, welcher die Chorda umwächst, und den primitiven Wirbelkörper liefert. Die primitiven Wirbelkörper, in ihrer Gliederung den Urwirbeln entsprechend, vereinigen sich unter einander zu einem ungegliederten Stab, der dann neuerdings so sich abtheilt, dass je die Gränzen zweier neuen Wirbel zwischen die früheren Gränzen zweier alten fallen, und die Bogen nunmehr, statt am hinteren Ende des primären, am vorderen des secundären Wirbels anhaften. — In dieser Fassung hat der Vorgang etwas auffallendes, denn man sieht weder Bedingung, noch Zweck der plötzlichen Umgliederung ein. Das Verhältniss der Urwirbel zu den bleibenden Wirbeln ergibt sich jedoch sofort, sowie wir uns gegenwärtig halten, dass das parablastische Gewebe, aus welchem die Wirbelbogen hervorgehen, je zwischen den Ganglien und Urwirbeln auftritt. Es wird also naturgemäss jedes Ganglion zwischen zwei Bogen zu liegen kommen, und jede Rückentafel wird mit ihren Rändern zwei Bogen berühren (taf. XI, V, 1). In ihrer ersten Anlage ist also die Rückenmuskulatur eine intervertebrale; allein im Allgemeinen sind es blos die tieferen Schichten der Muskelanlagen, welche zwei benachbarte Bogen verbinden, die höheren Schichten können unter einander sich verbinden, ohne die zugehörigen Bogen unmittelbar zu berühren, sie können sich zu einem System vereinigen, das entweder eine Anzahl von Bogen überspringt, oder das successive Bündel abgibt, und wiederum neue empfängt.

Während die Wirbelbogen von vornherein zwischen den Ganglien und den Rückentafeln liegen, so entwickeln sich die Wirbelkörper so, dass ihre Gränzen je in die Mitte eines früheren Urwirbels fallen. Die Erklärung, die sich dafür geben lässt, ist folgende: An den Strecken zwischen je zwei ursprünglichen Urwirbeln tritt das parablastische Gewebe früher an die Chorda, als im Bereich der Urwirbel, und an den Stellen häuft es sich auch in der Folge am reichlichsten an. Noch während die Chorda cylindrisch geformt ist, zeigt die parablastische Scheide derselben abwechselnd dickere und dünnere Zonen. Weiterhin erfährt dieselbe an den Stellen, wo die parablastische Scheide verdickt ist, eine Einschnürung, die allmählig zunimmt, indem der umschliessende Gewebsring immer mehr sich verengt. Diese Stellen sind es auch, an welchen die knorpelige Metamorphose ihren Anfang nimmt (taf. XI, VI).

Trotz der rosenkranzförmigen Einschnürung der Chorda könnte die gesamte parablastische

¹⁾ Remak, l. c. 43.

Scheide in gleichmässiger Weise verknorpeln, wenn nicht eben die Muskeln selbst in der Folge, durch die jeweilige Verschiebung der Segmente gegen einander, eine solche allgemeine Verknorpelung unnöglich machten. Es ist also die Gliederung der eigentlichen Wirbelsäule allerdings auf die Gliederung der Urwirbelsäule zurückzubeziehen, allein sie wird mittelbar von dieser nur beherrscht durch die, von derselben eingeleitete Gliederung der Muskeln. Die Abhängigkeit der Gelenkbildung von der Gliederung der Muskelanlagen beschränkt sich nicht auf die Wirbelsäule, sie ist eine allgemeine, und erstreckt sich über das gesamte Skelett.

Die Bildung des parablastischen Kopfskelettes erfolgt im Allgemeinen nach denselben Principien, wie diejenige des Rumpfskelettes. Auch hier sind es nachweisbar die grossen Gefässstämme, die vorderen Aortenbogen und die Cerebralvenen, welche zum Ausgangspunkt der nachfolgenden Vegetationen werden. Ferner ist auch hier das gesamte Gerüste mit Inbegriff von Haut und Schleimhautunterlagen Anfangs ungegliedert, und erfährt erst secundär eine histologische Scheidung. Die zusammenhängende Geschichte der Schädelgliederung zu geben, würde mich weit über die gesteckte Gränze dieser Arbeit hinaus führen; ich hoffe die, nach so verschiedenen Richtungen interessante Aufgabe bei einem späteren Anlass behandeln zu können.

III. Methoden der Untersuchung.

Die Behandlung sehr junger Keime gehört zu den Dingen, bei deren Erlernung wohl Jeder einiges Lehrgeld wird zu bezahlen haben. Wie weit man aber bei geschickter Hand und bei der nöthigen Ausdauer schon mit den allereinfachsten Hilfsmitteln gelangen kann, das zeigen jene bewundernswürdigen Arbeiten der Begründer der Embryologie, C. Fr. Wolff's, Döllinger's und Pander's, v. Baer's, Rathke's u. A., Arbeiten, deren Ergebnissen Neues beizufügen, auch einer weit complicirteren Technik nur mühsam gelingt.

Einige Notizen über die Präparationsweise der Würzburger Schule finden sich in der lateinischen Dissertation Pander's. Aus ihnen geht hervor, dass er, und seine Mitarbeiter die Eier stets unter Wasser eröffnet haben, ein Verfahren, das, der Döllinger'schen Tradition folgend, späterhin auch Erdl empfohlen hat, und das in neuester Zeit wiederum von Moleschott und von Dursy angenommen worden ist. Etwas Maceration in Wasser und Auseinanderziehen mit Nadeln sind die einzigen weiteren Kunstgriffe, welche von den älteren Beobachtern scheinen angewendet worden zu sein.

Mehr als früher wird jetzt von Demjenigen, welcher eine Untersuchung mittheilt, verlangt, dass er auch die angewendeten Untersuchungsmethoden einlässlich darlege. Dieser Forderung will ich in den nachfolgenden Zeilen zu genügen suchen, und ich bemerke dabei, dass mir im Allgemeinen die von mir befolgten Methoden der Ei-Manipulation gute Dienste geleistet haben, dass aber sicherlich auch andere Wege ebenso gut, und für specielle Zwecke selbst besser zum Ziel führen können.

Das Ei habe ich jeweilen nach dem, erst kürzlich durch v. Baer mitgetheilten Würzburger Kunstgriff am stumpfen Pol eingeschlagen, die Schale aufgebrochen, und nun den Inhalt in ein flaches Glasgefäss ausgegossen¹⁾. Schon vor dem Ausgiessen, oder gleich nachher werden die Chalazen dicht am Dotter durchschnitten, was zur Folge hat, dass nun die innerste zähe Eiweisslage als zusammenhängende Hülse von der Dotterhaut sich abziehen lässt. Der Keim wird durch geeignete Drehung des Dotters zu oberst gebracht, kreisförmig umschnitten, und durch ein angelegtes grosses Deckglas vom übrigen Dotter abgehoben. Diese Abhebung misslingt nur dann, wenn zuvor das Eiweiss von der Dotterhaut nicht gehörig entfernt war. Bei Embryonen vom 2. Tage erfolgt die Abhebung bei gehöriger Vorsicht so reinlich, dass der Embryo ohne Weiteres unter das Mikroskop gebracht werden kann. Bei jüngeren Keimen aber pflegt dem abgehobenen Präparat eine kleinere oder grössere Dottermenge zu folgen. Bei unbrüteten Keimscheiben löst sich meist der ganze Boden der Keinhöhle nebst etwas gelbem Dotter mit aus.

¹⁾ Obige Methode, das Ei zu eröffnen, ist weit einfacher und sicherer als das Aufbrechen des Eies von oben her, wie es neuerdings wiederum Moleschott und Dursy empfehlen.

Die Reinigung des abgelösten Keimes von anhängendem Dotter und die Entfernung der Dotterhaut wird durch Jodserum vorgenommen, das ich mittelst einer Pipette in sehr sanftem Strahl über das Präparat leite. Bei dieser und den folgenden Operationen bis zur Durchschneidung wird das Deckglas stets als Unterlage und geeignetes Transportmittel des Präparates beibehalten, das unter diesen Umständen möglichst wenig Verzerrungen und Faltungen erleidet¹⁾.

Den gereinigten, seinem Deckglas anhaftenden Keim pflege ich nun unmittelbar unter das Mikroskop zu bringen. Man kann ihn bei schwächeren und mittleren Vergrößerungen leicht von der Rücken- sowohl, als von der Bauchseite beobachten, wenn man sich jener einfachen, von Kühne angegebenen feuchten Kammer bedient, die in einem durchbohrten, unten mit einer Platte verschlossenen Objectträger besteht. Natürlich muss die Oeffnung gross genug sein, damit bei abwärts gerichtetem Keim ihre Ränder nirgends den letzteren berühren.

Nach Beendigung der Vorstudien am frischen Keim, setze ich demselben einige Tropfen von Ueberosminsäurelösung (0,5 %) zu, bis zum Eintritte leicht bräunlicher Färbung. Hierauf wird die Säure mit schwachem Weingeist abgespült, der Keim erst in schwächeren, dann in stärkeren und endlich in absoluten Alkohol gelegt, und nach genügender Entwässerung in ätherisches Oel (Lavendelöl)²⁾.

Also vorbereitet kann der Keim zwischen zwei Deckgläser in Canadabalsam eingeschlossen, und auf durchbohrtem Objectträger festgekittet werden. Diese Befestigung hat den Vortheil, dass das Präparat beiderseits die Beobachtung mit starken Vergrößerungen zulässt. — Soll der Keim zu Schnitten verwendet werden, so pflege ich ihn erst nochmals unter das Mikroskop zu bringen, und mit der Camera lucida bei schwächerer Vergrößerung (Hartnack, System I oder II) zu zeichnen, dann schliesse ich ihn in Paraffin ein, das einem Guttaperchaplättchen aufgetropft wird. Die Verwendung dieses vorzüglichen Stoffes zu mikroskopischen Zwecken habe ich durch Klebs zuerst kennen gelernt. Das Zerlegen des Keimes geschieht mittelst eines besonderen, an einem anderen Ort ausführlich zu schildernden Apparates. — Das Princip des Schneidapparates beruht darauf, dass das Object mittelst einer Mikrometerschraube unter einer vertical stehenden Stahlplatte durchgeführt wird, längs deren das, auf einer Seite flach geschliffene Rasirmesser gleitet. Die erste Veranlassung zur Herstellung des Apparates gab mir der Hensen'sche Querschnitt. Noch leichter, wie mir scheint, als dieser erlaubt er die successive Zerlegung des ganzen Keimes in beliebig gerichtete, und beliebig feine Schnitte, ohne irgend welchen Verlust. Die Schnitte werden einzeln auf den Objectträger gebracht, mit Chloroform, oder Benzin vom anhängenden Paraffin gereinigt, und in Canadabalsam eingekittet. Die eingekitteten Schnitte, nach ihrer Reihenfolge nummerirt, können nun natürlich nicht nur unter einander, sondern auch mit der Zeichnung des unverletzten Embryo auf das Genaueste verglichen werden. Die ganze Operation von Eröffnung des Eies bis zur Zerlegung in Schnitte lässt sich in 12—24 Stunden durchführen. In der Regel zerschneide ich an einem Tage die, am

¹⁾ Remak, der die Methode der Keimabhebung mittelst einer Glasplatte meines Wissens zuerst angewendet hat, benutzte zur Reinigung frisches Krebsblut, das, wie ich selbst bei ihm sah, den Zweck vortrefflich erfüllt. Erdl empfiehlt warmes Salzwasser, auch Moleschott und Dursy in ihren neueren Aufsätzen scheinen kein besseres Untersuchungsmedium als circa 1% Salzwasser zu kennen. Das vortreffliche Schultze'sche Medium vereinigt die Zweckmässigkeit der ersteren mit der Bequemlichkeit der letzteren Methode.

²⁾ Ich habe im Ganzen die obige Erhärtungsmethode wenig variirt, weil sie mir für die, zunächst vorgesteckten Ziele vortreffliche Dienste leistete. Für specielle Fragen, hauptsächlich für genauere histologische Studien werden sicherlich andere Erhärtungsmethoden wie z. B. die Chromsäurepräparate, und die Goldpräparate sich noch geeigneter erweisen; so habe ich mit Goldchlorid Präparate gewonnen, die vor den Osmiumpräparaten durch schärferes Hervortreten der Zellengrenzen sich auszeichneten, die im Uebrigen aber lange nicht dieselbe Zierlichkeit besaßen wie diese.

Tage zuvor aus dem Ei genommenen Embryonen, und ich habe mich stets weniger gut dabei befunden, wenn die Sache sich mehr in die Länge zog. Bei längerem Aufenthalt in Alkohol, oder in ätherischen Oelen tritt nämlich eine Schrumpfung der Theile ein, welche bei abgekürztem Verfahren nicht in merklichem Maasse sich einstellt. Auf die Herstellung möglichst vollständiger Schnittserien lege ich nicht minder, als auf die vorangehende Entwerfung einer exacten Zeichnung des unzerschnittenen Embryo grosses Gewicht. Schon bei jüngeren Keimen, von denen kaum einer dem anderen gleicht, ist ein sicheres Verständniss nur durch möglichst allseitige Vergleichung aller Verhältnisse eines und desselben Objectes erreichbar, allein vollends bei älteren vom 2., 3. und 4. Tage lässt die Betrachtung mancher Durchschnitte in vielen Fällen völlig rathlos, wenn wir nicht auf das Genaueste die Lage des Schnittes und seine Beziehungen zu den vorhergehenden und nachfolgenden kennen.

Das Ideal der Untersuchung wäre das, dass wir denselben Embryo erst von der Fläche betrachten, und dann in Längs- und in Querschnitten untersuchen könnten, so dass wir, ähnlich den Architekten, zum gegebenen Grundriss die verschiedenen Aufrisse erhielten. Dies Ideal kann man zwar nicht direct erreichen, wohl aber auf einem Umweg, und dieser ist, wenigstens für die Beurtheilung etwas älterer Embryonen (vom 2. bis 4. Tage), werthvoll genug. — Hat man eine Flächenansicht und die zugehörige Serie von Querschnitten mit der Camera lucida gezeichnet, und man kennt genau die Stellung jedes Querschnittes zur Axe, so kann man sich die Längsaxe des Rückens in annähernd richtiger Krümmung auf ein Papier zeichnen, mit dem Zirkel je die verschiedenen Tiefenabstände des Medullarrohres, der Aorta u. s. w. an den Querschnitten abmessen, und am richtigen Ort eintragen. Man erhält so einen Sagittalschnitt, der für ältere Embryonen von dem wirklich fuhrbaren Schnitt dadurch sich unterscheidet, dass alle Punkte, die der gekrümmten Medianfläche angehören, in eine Ebene zu liegen kommen, als ob der Embryo zurückgekrümmt, und seine Medianfläche in eine Ebene ausgebreitet worden wäre. In ähnlicher Weise kann man natürlich auch Frontalschnitte, oder beliebig anders gerichtete Schnitte construiren.

Mit Hilfe der verschiedenen Durchschnitte eines und desselben Präparates lassen sich nun auch körperliche Modelle desselben anfertigen. — Ich habe mir in einem früheren Stadium meiner Untersuchung aus biegsamem Material, aus Bleiblech und Leder, eine Anzahl von Modellen gemacht, und bei deren Herstellung Mancherlei gelernt. Die Consequenzen des Faltungsprincipes drängen sich bei derartigen Arbeiten mit einer viel unwiderstehlicheren Gewalt auf, als bei der blosen Betrachtung von Schnitten. — Immerhin sind die fraglichen Materialien etwas unfügsam, sobald es sich um complicirtere Formungen handelt, und ich bin auch bald auf dem Punkte angelangt, wo sie mich im Stiche gelassen haben. Hier würde ich vielleicht stehen geblieben sein, hätte ich nicht in dem bewährten Freiburger Künstler Herrn Dr. A. Ziegler eine kräftige Hilfe gefunden. Durch ihn wurde ich mit der Handhabung von Modellirthon und von Wachs vertraut gemacht, und in gemeinschaftlicher Arbeit haben wir nach Präparaten und Durchschnitten eine Serie von Modellen hergestellt, bei deren Anfertigung möglichste Genauigkeit und Naturtreue angestrebt wurde. Wer eine derartige plastische Arbeit nicht versucht, macht sich kaum einen Begriff von der scharfen Controlle, die dieselbe gewährt. Jede Einzelheit, jede scheinbare Unregelmässigkeit eines Schnittes erhält dabei ihre eigenthümliche Bedeutung, jede Unschärfe rücht sich durch einen Fehler im plastischen Objecte, und die detaillirte Durcharbeitung solcher Modelle mit Zirkel und Maasstab giebt schliesslich eine Sicherheit der Anschauung, wie sie wohl auf anderem Wege kaum erreichbar ist.

IV. Theoretische Ableitungen.

Das Gesetz des Wachsthum.

Die Bildung des Körpers führt sich, wie der beschreibende Theil dieser Arbeit gezeigt hat, auf die combinirte Entwicklung zweier verschiedener Keime zurück. — Nur der eine der beiden Keime, der Hauptkeim, formt und gliedert sich in selbstständiger Weise, der andere dagegen, der Nebenkeim, in die Zwischenräume des Hauptkeimes eindringend, erweist sich in seiner Gestaltung, sowohl als im Maasse seiner Entwicklung durchaus abhängig vom Hauptkeime.

Das Studium der Formentwicklung des Körpers wird durch das eigenthümliche Verhalten seiner Keime zu einander in hohem Grade vereinfacht. Wenn wir den Gang kennen, nach welchem die Nervenanlagen, die Muskeln und die epithelialen Theile sich gliedern und gestalten, so ist uns damit sofort auch die Form des parablastischen Körpergerüstes gegeben, das als ein innerer Ausguss des archiblastischen Gerüstes entsteht. Um die Anordnung des knöchernen und des knorpeligen Skelettes, die Vertheilung der Gefässe, die Lage der Membranen, der Sehnen und der Bänder zu verstehen, bleibt uns alsdann nur noch übrig, die Bedingungen zu ermitteln, welche der histologischen Sonderung der parablastischen Theile zu Grunde liegen, und, auch bei Erforschung dieser Bedingungen stossen wir sofort auf das Verhalten der archiblastischen Theile als hauptsächlich entscheidendes Moment. Die Abhängigkeit der parablastischen Entwicklung von der archiblastischen giebt dann weiterhin die Erklärung, weshalb die Producte des einen Keimes mit denen des anderen sich in so harmonischer Weise zusammen fügen. Der Schädel z. B. muss nothwendig zum Gehirn passen, weil er in der That um dieses herum geformt wird, die Muskeln müssen über bewegliche Theile sich wegspannen, weil ihr frühzeitiger Einfluss eine feste Verbindung der ihnen anhaftenden Theile nicht zu Stande kommen lässt u. s. w.

Die ersten, in der Scheibe des Hauptkeimes vor sich gehenden Veränderungen sind von der allergrössten Einfachheit, eine jede derselben bezeichnet jedoch einen fundamentalen Schritt in der Ausführung der Körperanlage. Es verfährt die Natur als ein Baumeister, welcher erst den Grundriss seines Gebäudes absteckt, dann die Eintheilung in ihren Hauptzügen bezeichnet, hierauf das Fachwerk errichtet und ausfüllt, und, jeweilen vom Allgemeinen zum Einzelnen fortschreitend, schliesslich dazu übergeht, jeden inneren und äusseren Raum seiner besonderen Bestimmung gemäss zu schmücken und auszurüsten. — Zwei Zellenschichten, die zuvor an einander haften, treten auseinander, die eine wird zum System der animalen Organe, die andere zu dem der vegetativen. Zwischen beiden auseinander weichenden Schichten erhält sich ein Verbindungsstreifen, und dieser bestimmt die Richtung der Körperaxe, und die Lage aller Verbindungsglieder zwischen animalen und vegetativem Systeme. Es entwickeln sich ferner einige Reihen von Längs- und von Querfalten, und durch sie vollzieht sich binnen Kurzem die Scheidung von Keim und von Nichtkeim, von Kopf und von Rumpf, von Rechts und von Links, von Stamm und

von Peripherie. — Hiermit ist nun die Grundeintheilung des Körpers gegeben, denn alle spätere Gestaltung führt sich auf die ersten paar Falten und auf die, durch sie bedingte Zonenscheidung zurück. Indem nämlich die Falten weiter sich ausbilden, und theilweise noch unterabtheilen, indem sie nach bestimmten Gesetzen sich verschieben, und vor Allem, indem sie, nach verschiedenen Richtungen laufend, sich durchkreuzen, bahnen sie die Entwicklung der complicirten Formen an, welche der Körper des Embryo schon nach wenigen Tagen darbietet.

Ebenso einfach als der Gang der ersten und entscheidenden Gliederung des Keimes verhalten sich deren mechanische Bedingungen. Eine ebene (oder regelmässig gewölbte) Platte dehnt sich an verschiedenen Punkten in ungleichem Maasse aus, sie wirft in Folge dessen Falten, und, da die Ausdehnung der Platte fort und fort zunimmt, so nimmt auch die Entwicklung der Falten zu. Diese verschieben sich und legen sich um, oder sie stossen von verschiedenen Richtungen her auf einander und verschmelzen, oder endlich sie führen wegen der wachsenden Spannung zu Zerklüftungen der Platte. Die Platte ändert somit binnen Kurzem ihre ursprüngliche Form sehr erheblich. Je complicirter die bereits angenommene Form des Gebildes ist, um so verwickeltere Folgen müsste jede neue Volumenzunahme nach sich ziehen, wenn nicht schliesslich durch die eintretenden Spaltungen und Abschnürungen die Theile des Ganzen in eine gewisse Unabhängigkeit von einander gelangten.

Die Ordnung der zuerst auftretenden Falten der Keimscheibe ist, wie man sieht, abhängig von der Vertheilung des Wachsthum in der Scheibe, allein in derselben Weise beherrscht das Gesetz der Wachsthumvertheilung auch alle nachfolgende Gestaltbildung. Eine erste Aufgabe für jede Ableitung der Leibesform muss sonach die Aufsuchung jenes Grundgesetzes des Wachsthum sein. — Wir haben in einem der einleitenden Capitel bereits den Versuch gemacht, einige Eigenschaften des Wachsthumsgesetzes festzustellen. Wir müssen nunmehr den damals begonnenen Versuch wieder aufnehmen und womöglich etwas weiter führen. Zuvor ist es indess nöthig, auf eine Discussion des mehrdeutigen Wachsthumsbegriffes einzugehen, und den Sinn einiger nothwendiger Ausdrücke zu fixiren.

Unter dem Wachsthum eines Werthes verstehen wir die Zunahme, die der Werth in Abhängigkeit von irgend einem anderen, veränderlichen Werth (etwa in Abhängigkeit von der Zeit) erfährt. Wenn wir von irgend einem Wachsthum sprechen, so wird also jeweilen der Werth zu bezeichnen sein, von dessen Zunahme die Rede ist. Das Wachsthum z. B. eines Körpers kann eine Zunahme der Masse, eine Zunahme des Volumens, eine Zunahme der Oberfläche, eine Zunahme irgend welcher Durchmesser sein. Alle diese Werthe können zwar gleichzeitig und in gleichem Sinne sich ändern, aber nothwendig ist dies durchaus nicht, es können sich die einen ändern, die anderen nicht, oder sie können je in entgegengesetztem Sinne sich ändern. — Wenn nun vom Wachsthum organischer Körper die Rede ist, so wird darunter im Allgemeinen die Massenzunahme verstanden, und diese fällt in der Regel zusammen mit einer Zunahme des Volumens, und mit einer Zunahme der Oberfläche; dagegen fällt sie nicht unter allen Umständen mit einer Zunahme der Durchmesser zusammen. In der wachsenden Keimscheibe z. B. werden Anfangs, in Folge der eintretenden Faltungen gewisse Durchmesser kürzer, während andere sich verlängern. Um hier das stätige Fortschreiten des Längen- oder Querwachsthum zu erkennen, müssen wir, anstatt des geraden Abstandes zweier angenommenen Punkte, die Länge des Weges messen, welchen die Projectionen dieser Punkte auf einer Sagittal- oder Transversalebene in gegebener Zeit durchlaufen, d. h. wir haben anstatt einer geraden eine gekrümmte Linie zu messen.

Die auf Zeit- und Masseneinheit bezogene Massenzunahme ist für verschiedene Punkte der Keim-

scheibe eine verschiedene, d. h. es besitzen die verschiedenen Punkte eine verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit. Dessgleichen wechselt die Wachstumsgeschwindigkeit für denselben Punkt zu verschiedenen Zeiten, und sie wechselt unter verschiedenen äusseren Bedingungen, so vor Allem bei verschiedenen Temperaturen. Das Wachstumsgesetz bestimmt nun die Wachstumsgeschwindigkeit aller einzelnen Punkte der Keimscheibe als eine Function der Lage, der Zeit und der äusseren Einflüsse (Temperatur u. s. w.). Wir können das Gesetz ein totales nennen, wenn es alle diese Abhängigkeiten zugleich ausdrückt, ein partielles, wenn es nur einen Theil derselben umfasst. Es ist z. B. ein partielles, wenn es die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit eines räumlich bestimmten Punktes von der Zeit, oder wenn es, bei bestimmter Zeit die Abhängigkeit der Geschwindigkeit eines beliebigen Punktes von seiner Lage angiebt. — Würden wir das totale Wachstumsgesetz genau kennen, so würde es sich als eine Gleichung mit wenigstens 5 veränderlichen Grössen aufschreiben lassen, oder wenn wir die äusseren Einflüsse, (die selbst wieder eine verwickelte Function der Zeit sein können), constant annehmen, so würde der Ausdruck des Gesetzes durch eine Gleichung mit 4 Veränderlichen, (den 3 Variablen des Raumes und der Variablen der Zeit) gegeben sein.

Die Massenzunahme, welche die ganze Keimscheibe, oder bestimmte Abschnitte derselben in gegebener Zeit erfahren, ist die Summen der Zunahmen aller kleinsten Theile in der gegebenen Zeit. Ebenso ist der Weg, um welchen zwei, in endlicher Entfernung befindliche Punkte in gegebener Zeit auseinander rücken, gleich der Summe aller der Längenzunahmen, welche die dazwischen befindlichen kleinsten Theile in der gegebenen Zeit erfahren haben. Wir können sonach den Werth einer endlichen Zunahme als Wachsthumssumme, oder als Integralwerth des Wachsthum bezeichnen. Die Massenzunahme z. B. der Keimscheibe in gegebener Zeit ist von den Wachstumsgeschwindigkeiten aller einzelnen Theile, d. h. also vom Wachstumsgesetz abhängig. Mit Hülfe des Gesetzes kann man für beliebige Bedingungen die Summe bestimmen; dagegen ist es nicht möglich, aus einer gegebenen Summe auf das Gesetz zurückzuschliessen. Dieselbe Summe kann in derselben Zeit erreicht werden bei unendlich verschiedenen Vertheilungen der Wachstumsgeschwindigkeiten über die Scheibe.

Da die Wachstumsgeschwindigkeiten über die Keimscheibe nicht gleichmässig vertheilt sind, so werden wir, von einem gegebenen Punkt ausgehend, zu Punkten grösserer, oder geringerer Wachstumsgeschwindigkeit fortschreiten. Die Aenderung des Geschwindigkeitswerthes von einem Punkte zum nächstfolgenden können wir als Wachsthumsgefäll bezeichnen. — Denken wir uns z. B. auf der Oberfläche der Keimscheibe, oder eines durch sie gelegten Schnittes ein System von Ordinaten errichtet, deren Längen je den entsprechenden Wachstumsgeschwindigkeiten der Fusspunkte proportional sind, so erhalten wir durch die Verbindung der Ordinaten eine gekrümmte Fläche, oder beim Durchschnitte eine gekrümmte Linie, welche für den gewählten Zeitmoment als (partialer) geometrischer Ausdruck des Wachstumsgesetzes angesehen werden kann. Diese Fläche oder Linie wird an verschiedenen Stellen verschieden stark gegen die Grundebene, oder die Abscissenaxe geneigt sein, wir werden an ihr Strecken grösseren, und solche geringeren Gefälles beobachten, sowie Punkte, wo das Gefälle aus einem abnehmenden ein zunehmendes wird, oder umgekehrt.

In der wachsenden Keimscheibe zieht uns die Natur selbst eine gekrümmte Fläche, welche, wenigstens annähernd als Ausdruck des Wachstumsgesetzes angesehen werden kann. Es erscheint nämlich die Scheibe an verschiedenen Stellen verschieden dick, dicker an den Punkten grösserer Wachstumsgeschwindigkeit, dünner an denjenigen geringerer Wachstumsgeschwindigkeit. Es ist bereits früher gezeigt worden (pag. 53), dass wir die Keimscheibendicke der Wachstumsgeschwindigkeit der

entsprechenden Abschnitte nicht genau proportional setzen dürfen, dass aber immerhin, während der ersten Zeit der Entwicklung eine Abhängigkeit zwischen beiden besteht, in der Weise, dass je beide Werthe in gleichem Sinne sich ändern. Wir werden also in dieser ersten Zeit da, wo die Dicke der Keimscheibe rasch sich ändert, ein grösseres, da, wo sie langsam sich ändert, ein geringeres Wachstumsgefäll annehmen berechtigt sein.

Das Gefäll, von welchem oben die Rede gewesen ist, bezieht sich auf die räumliche Vertheilung der Wachsthumsgeschwindigkeit bei fest bestimmter Zeit, wir können es sonach als räumliches Wachstumsgefäll bezeichnen, und nun wieder das Gefäll des Längen-, des Breiten- und des Tiefenwachstums gesondert betrachten. Wir können aber auch die zeitliche Ab- und Zunahme der Wachsthumsgeschwindigkeit eines räumlich bestimmten Punktes messen, und erhalten alsdann dessen zeitliches Wachstumsgefäll. Unter zeitlichem Wachsthumgefäll eines Punktes ist also die Aenderung seiner Wachsthumsgeschwindigkeit von einem Zeitmoment zum nächstfolgenden zu verstehen. — Die Betrachtung des zeitlichen Wachstumsgefälles wird für spätere Untersuchung eine wichtige Aufgabe bilden, in der gegenwärtigen Arbeit habe ich mich auf wenige, später mitzutheilende Bemerkungen beschränken müssen.

Mit den bisher bestimmten Begriffen und Bezeichnungen kommen wir aus, so lange wir das Wachstum des Keimes nur von der mechanischen Seite betrachten. Für die physiologische Beurtheilung des Vorganges aber ergibt sich eine Reihe weiterer Complicationen, welche wir wenigstens aufzählen wollen, wenn es auch noch nicht möglich ist, eine eingehende Würdigung derselben zu liefern.

Der lebende organisirte Körper, und so auch der Keim baut sich auf aus einer Anzahl von elementaren Bestandtheilen, den Zellen, deren Grösse und Zahl bei gleicher Masse des Gebildes sehr beträchtlich variiren kann. — Von physiologischer Seite haben wir also für den wachsenden Keim die Zunahme der Zahl der Zellen, und ihrer Grösse auseinander zu halten. Kommt dann beim Wachstum noch der Nebenkeim in Betracht, so ist zu den Veränderungen in der Zahl und Grösse der Zellen auch die Ausscheidung intercellulärer Massen in Rechnung zu bringen. — Dem Sprachgebrauch folgend, welchen Virchow in der pathologischen Anatomie eingeführt hat, bezeichnen wir als numerisches Wachstum die Zunahme der Zahl der Elemente, als trophisches Wachstum die Massenzunahme, welche durch die Vergrösserung der Elemente, und durch die Abscheidung von Zwischensubstanz erfolgt. Gesamtwachsthum, oder Wachsthum kurzweg können wir die Zunahme der Masse, ohne Rücksicht auf die histologischen Verhältnisse nennen.

Eine Feststellung der Gesetze des numerischen Wachstums würde für das physiologische Verständniss der Entwicklungsvorgänge von allergrösster Bedeutung sein. Dieselbe stösst indess auf ausserordentliche Schwierigkeiten, und es liegt uns von dem festzustellenden Gesetz blos in dem Vorgang Einiges zu Tage, welcher unmittelbar auf die Befruchtung folgt, im Vorgang der Dotterfurchung oder Dottertheilung. Die Beobachtung dieses Vorganges bei den Eiern verschiedener Thierclassen zeigt, dass die Theilung ziemlich früh aufhört gleichmässig fortzuschreiten. Wo der Hauptdotter eine kugelige Masse ist, da bildet sich ein Gegensatz von Oben und Unten aus, wo der Dotter eine Scheibe ist, ein Gegensatz von Centrum und Peripherie. So ergeben auch die wichtigen Beobachtungen von Coste über die Furchung des Hühnereies, dass die Intensität des Theilungsvorganges vom Centrum nach der Peripherie stätig abnimmt. Ja noch mehr, es ist aus jenen Zeichnungen, die, wie sämmtliche

Tafeln des Coste'schen Prachtwerkes den Eindruck grosser Treue machen, erkennbar, dass schon vom Stadium der Sechstheilung an, der Gegensatz einer Längs- und einer Querrichtung in der Scheibe erkennbar wird, ein Gegensatz, der später in der excentrischen Lagerung des dunkleren Mittelschildes seinen Ausdruck findet. Somit würde schon in den ersten Stadien der Entwicklung das numerische Wachstum Eigentümlichkeiten zeigen, welchen wir später auch im Gesetz des Gesamtwachstums wiederum begegnen. In dem bereits gelegten Ei lässt sich wenigstens soviel noch wiedererkennen, dass die, im Centrum der Hauptscheibe befindlichen Zellen kleiner sind, als diejenigen der Peripherie.

Während es in der allerersten Zeit der Keimentwicklung möglich ist, die Vorgänge des numerischen Wachstums direct zu beobachten, so hört die Möglichkeit dieser unmittelbaren Beobachtung bald auf. Würden die Zellen jeweilen rund bleiben, so wäre vielleicht noch während einiger Zeit eine Berechnung ihrer Menge denkbar, allein bald ändert sich in Folge des zunehmenden trophischen Wachstums ihre Gestalt, und zwar für die verschiedenen Zellen in verschiedener Weise, so dass jetzt jede Möglichkeit einer Zahlenbestimmung schwindet.

Von kaum geringerem Interesse als die Bestimmung des numerischen Wachstums selbst ist das Verhältniss, in welchem dasselbe zum trophischen Wachstum steht. Innerhalb gewisser Gränzen schreiten beide Formen des Wachstums parallel mit einander voran, jenseits dieser Gränze hört das numerische Wachstum auf, und das trophische bleibt allein übrig. Dem entsprechend sehen wir, dass auch bei der lebhaftesten Zellenvermehrung die Zellen nicht unter ein gewisses Grössenmaass herabgehen, und dass die Vermehrung der Zahl der Zellen von einer Volumensvermehrung des wachsenden Theiles begleitet wird. Wenn dann in der Folge die Intensität des numerischen Wachstums geringer wird, so tritt das trophische um so auffallender in den Vordergrund. Bei den verschiedenen Formen archiblastischer Gewebe tritt die längere Dauer des trophischen, gegenüber dem numerischen Wachstum in ungleichem Maasse hervor. Am frühesten wird sie beim Nervengewebe erkennbar. Wenn die Bildung neuer Nervenzellen nachlässt, so nehmen die vorhandenen noch während geraumer Zeit an Volumen zu, sie treiben ausserordentlich lange Ausläufer, von welchen die einen als centrale Nervenfasern die Zellen unter einander verbinden, die anderen dagegen als peripherische Fasern die Verbindung der Zellen mit den Muskeln, Drüsen und Sinnesorganen herstellen.

In etwas anderer Weise, als bei den Nervenzellen, gestaltet sich das secundäre trophische Wachstum bei den Muskelzellen, allein auch hier sehen wir die Ausbildung der Zellen zu grösseren faserigen Elementen erst von der Zeit ab eintreten, wo die Intensität des numerischen Wachstums nachlässt. Am wenigsten lässt sich ein secundäres trophisches Wachstum bei den Epithelien und Drüsenzellen constatiren. Bei diesen Bildungen dauert das numerische Wachstum im Allgemeinen zeitlebens fort, und dem entsprechend erreichen auch die einzelnen Zellen niemals die beträchtlichen Dimensionen, wie die Nerven- oder die Muskelzellen. — Ein ähnliches Bildungsgesetz, wie für die archiblastischen Gewebe wiederholt sich für die Gewebe des Nebenkeimes, und es lässt sich hier am Knorpel am leichtesten constatiren. So lange reichliche Zellenbildung andauert, tritt die Bildung der Zwischensubstanz zurück, diese häuft sich dagegen massenhafter an, wenn die Zellenneubildung eine Beschränkung erfahren hat.

Das numerische sowohl, als das trophische Wachstum sind die sichtbaren Glieder einer grösseren, zusammenhängenden Reihe von Processen, welche in ihrer Gesamtheit das Leben darstellen. Eine vollständige Einsicht in das Wesen des Wachstums wird erst dann erreicht sein, wenn das Verhältniss desselben zu den übrigen Gliedern des Lebensprocesses bekannt sein wird. — Bezeichnen wir die Summe der Intensitäten aller Theilvorgänge des Lebensprocesses als dessen Gesamtenergie, so

ist klar, dass die Zunahme, oder Abnahme der Gesamtenergie durchaus nicht der Zu- oder Abnahme der Theilprocesse, also auch nicht der Zu- oder Abnahme des Wachsthum proportional zu sein braucht. Indem nämlich Antagonismen in der Entwicklung verschiedener Einzelprocesse (wie z. B. in der Entwicklung von Wachstum und functioneller Leistung) bestehen können, ist es möglich, dass der Entwicklungsgang der Gesamtenergie durchaus anderen Gesetzen folgt, als derjenige des Wachsthum.

Das Wachstum der Zellen selbst ist jedenfalls ein verwickelter Vorgang, und seine wissenschaftliche Analyse wird wohl noch eine Zeit lang auf sich warten lassen. Allzu vorwiegend vielleicht hat man bis jetzt die chemische und physikalische Attraction gelöster Stoffe bei der Auffassung des Zellenwachsthum in den Vordergrund gestellt, denn nachweisbar spielen beim Stoffeintritt sowohl äussere Kräfte, als active Bewegungen der Zellen selbst eine nicht zu unterschätzende Rolle. Wie wir bereits bei der Eibildung gesehen haben, so treten von früh an zahlreiche feste Körper, seien es zerfallene Kerne von weissen Dotterzellen, seien es ganze Zellen, in den Hauptdotter, und in dessen Abkömmlinge ein. Dieselben können theils hereingepresst, theils activ eingewandert, theils endlich durch die selbstständige Bewegung der Keimscheibenzellen aufgenommen worden sein. Sind sie aber einmal in den Zellen, so machen sie einen Bestandtheil ihres Körpers aus, und dienen zu dessen Vergrösserung. Besonders enthalten die Zellen des, dem Nahrungsdotter zugewendeten Darmdrüsenblattes äusserst zahlreiche feste Körper. Es sind dies die sogenannten Fetttröpfchen der Antoren, die aber in Wirklichkeit als zerfallene Kerne weisser Dotterzellen sich herausstellen, und die mit denjenigen identisch sind, welche man in der milchigen Flüssigkeit der sich vergrössernden Keimhöhle auf das reichlichste umherschwimmend findet. Auch die Körner aus zerfallenden gelben Dotterkugeln gehen später in die Zellen des Darmdrüsenblattes über, und verleihen denselben die bekannte gelbliche Färbung. Indem alsdann im Bereich des Gefässhofes die stärkeren Gefässstämme das Darmdrüsenblatt vor sich hertreiben, bildet dieses Falten, welche jenen Stämmen folgen, und deren Seitenränder von oben gesehen eine gesättigtere Färbung darbieten müssen. Es entstehen so die Vasa lutea der älteren Embryologen.

Für die Ableitung der Form des entstehenden Körpers ist die Unterscheidung zwischen trophischem und numerischem Wachstum, sowie die sonstige Kenntniss vom Wesen des Wachsthum ziemlich gleichgültig. Was bei jener Ableitung in Betracht kommt, das ist das Gesetz des Gesamtwachsthum, und auf dieses wollen wir nunmehr zurückkommen.¹⁾

Die durch die Beobachtung constatirbaren Eigenschaften des Wachstumsgesetzes sind folgende:

1) Die Wachstumsgeschwindigkeit ist in einem gegebenen Punkte der Keimscheibe, dem Wachstumsmittelpunkte, am grössten, und nimmt in der Fläche der Scheibe nach allen Richtungen stätig ab.

Wir bezeichnen als Meridianebenen die Ebenen, welche senkrecht zur Fläche der Keimscheibe durch deren Mittelpunkt gelegt werden, und es ergibt sich:

2) das Gesetz, nach welchem die Wachstumsgeschwindigkeiten mit zunehmen-

¹⁾ Mit der oben folgenden Darstellung vergleiche man das 3. und den Beginn des 4. v. Baer'schen Scholion's.

der Entfernung vom Mittelpunkt abnehmen, ist ein verschiedenes für die verschiedenen Meridianebenen.

3) Die Aenderung der Wachstumsgeschwindigkeit von einem Punkt zu einem anderen ist innerhalb derselben Meridianebene an verschiedenen Stellen eine verschiedene. Es ist also das Wachstumsgefäll innerhalb einer solchen Ebene kein gleichmässiges.

4) Der Wachstumsmittelpunkt liegt in dem Theil der Keimscheibe, aus welchem der Embryo hervorgeht, oder in der sogenannten Keimzone. Die Punkte der Keimzone besitzen also die grössten Wachstumsgeschwindigkeiten.

5) An der Gränze der Keimzone findet ringsumher eine rasche Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit statt. Jenseits der Keimzone dagegen ist das Wachstumsgefäll ein unmerklich kleines.

6) Von den höher gelegenen zu den tieferen Schichten nehmen in der Keimscheibe die Wachstumsgeschwindigkeiten ab. Das Gefäll dieser Abnahme ist am beträchtlichsten im Centrum der Keimscheibe, und mindert sich gegen die Peripherie hin.

7) Die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeiten geschieht symmetrisch mit Bezug auf eine durch den Mittelpunkt gelegte Meridianebene, die Medianebene.

8) Die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeiten geschieht unsymmetrisch mit Bezug auf eine durch den Mittelpunkt gelegte Transversalebene, und unsymmetrisch mit Bezug auf eine durch ihn hindurch gehende Frontalebene.

9) Im vorderen Abschnitte der Keimzone ist das Wachstumsgefäll sowohl in longitudinaler, als in transversaler Richtung gering bis in die Nähe des Randes, dann nimmt es rasch zu und wird sehr beträchtlich beim Uebergang auf die Aussenzone. Somit ist im vorderen Theil der Keimzone die Wachstumsgeschwindigkeit der meisten oberflächlich gelegenen Punkte vom Maximalwerth wenig verschieden.

10) Im hinteren Abschnitte der Keimzone nehmen längs der Medianebene mit wachsender Entfernung vom Mittelpunkt die Wachstumsgeschwindigkeiten Anfangs merklich, dann aber sehr allmählig ab. — Mit wachsender Entfernung von der Medianebene verändern sie sich erst nur langsam und dann etwas rascher, um am Rand der Keimzone sehr rasch abzufallen.

Beistehender, nach willkürlichen Maassen ausgeführter Holzsehnitt soll die, in den Sätzen 5, 9 und 10 ausgesprochenen Verhältnisse des Wachstumsgefälles in der Medianebene veranschaulichen. Die Verticallinie bezeichnet den Ort des Wachstumsmittelpunktes.

Die eben aufgestellten Sätze verlangen noch einige erläuternde und begründende Zusätze. — Zunächst ist hervorzuheben, dass sie die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeiten vom Ort, und zwar blos für die erste Zeit der Entwicklung ausdrücken, und auch hierfür liefern sie noch einen sehr

unvollständigen Ausdruck, den zu erweitern, und genauer zu präcisiren eine Aufgabe fernerer Forschung sein muss. Auf die Abhängigkeit des Wachsthumms von der Zeit werden wir nachher zurückkommen, und es wird sich alsdann herausstellen, dass im Laufe der Zeit der ursprüngliche Wachsthumsmittelpunkt aufhört, der Punkt grösster Wachsthumsgeschwindigkeit zu sein.

Die Lage des Wachsthumsmittelpunktes mit Bezug auf die ganze Keimscheibe ist schwer genau zu präcisiren, weil das Wachsthummsgefäll in der nächsten Umgebung dieses Punktes ein geringes ist. Es scheint im Hühnerei der Punkt Anfangs ziemlich genau in das geometrische Centrum der Scheibe zu fallen, später aber verschiebt er sich nach vorn. Bei anderen Thierclassen können in der Hinsicht beträchtliche Abweichungen vorkommen. Bei den Knochenfischen z. B. entwickelt sich nach den Angaben von Kupffer die Embryonalanlage stets an der Peripherie der Keimhaut.¹⁾

Der Wachsthumsmittelpunkt liegt ferner in der Medianebene, und er liegt nahe an der oberen Fläche der Keimscheibe. Letzteres können wir daraus schliessen, dass nach eingetretener Flächenspaltung der Keimscheibe der mittlere Theil des obersten Blattes (die Medullarplatte) an Masse mehr zunimmt, als die darunter liegenden Lagen. Ob indess der Wachsthumsmittelpunkt in die eigentliche Oberfläche der Keimscheibe fällt, vermag ich nicht anzugeben. Gewisse Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen, dass dies nicht der Fall ist, und dass auch nach oben eine Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit stattfindet. — Was hinsichtlich der Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit nach der Tiefe vom Centrum der Keimscheibe gilt, das gilt auch von deren übrigen Abschnitten. Dies ist daraus ersichtlich, dass in den tieferen Schichten der Keimscheibe nicht allein das Dickenwachsthum, sondern auch das Flächenwachsthum geringer bleibt, als in den höheren Schichten. Innerhalb der Keimzone erfährt das Darmdrüsenblatt die mindest ausgiebigen, das obere Gränzblatt die ausgiebigsten Faltungen, und auch in der Aussenzone bleibt das vegetative Blatt, welches Anfangs als falsches Amnion an der Bildung der Scheiden sich beteiligt, bald hinter dem animalen Blatt zurück, so dass schliesslich das Amnion aus diesem allein hervorgeht.

Die Sätze 2, 3 und 4 bedürfen keiner näheren Erläuterung, da sie der unmittelbare Ausdruck der Beobachtung sind. Dessgleichen ist Satz 5 leicht zu constatiren, er leitet sich aus der Erfahrung ab, dass an der Gränze der Keimzone die Schichten der Keimscheibe sehr rasch an Dicke abnehmen, und dass in der Aussenzone die Dicke des animalen und des vegetativen Blattes (soweit der Keimwall nicht ins Spiel kommt) eine ziemlich gleichmässige ist. Die Sätze 7 und 8 sind selbstverständlich. Der Satz 9 ergibt sich aus der beträchtlichen Entwicklung, welche der Stammtheil, und aus der geringen, welche die Parietaltheile des Kopfes darbieten; besonders kommt, wie wir sahen, ein vorderer Parietaltheil beinahe gar nicht zur Ausbildung. — Für den ersten Theil von Satz 10 giebt das Verhalten der Medullarplatte einen Anhaltspunkt, deren Dicke im oberen Halstheil noch merklich abnimmt, dann aber bis gegen den Schwanztheil nur sehr unbedeutend sich verändert, und erst im Schwanztheil selbst bedeutend sich mindert. Die zweite Hälfte des 10. Satzes ergibt sich aus der Betrachtung von Querschnitten, welche zeigen, dass die Gesamtdicke der Schichten im Stammtheil keine merkliche Aenderung erfährt, während sie im inneren Parietaltheil langsam, im äusseren rasch sich mindert.

Ueber das Verhältniss der Wachsthumssummen verschiedener Keimscheibenabschnitte zu einander, habe ich im Obigen Nichts mitgetheilt. Um dasselbe genügend zu beurtheilen, würden Gewichts- oder doch wenigstens Volumensbestimmungen erforderlich sein, welche das Object kaum zulässt.

¹⁾ Kupffer, Nachrichten von der k. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, 17. Juli 1867.

Die, über das räumliche Wachsthumsgesetz ermittelten Daten zeigen, dass dasselbe verhältnissmässig einfach ist, insofern als das Gesetz nur ein einziges Geschwindigkeitsmaximum erkennen lässt, und eine mit wachsender Entfernung vom Punkte des raschesten Wachsthums stätig in gleichem Sinne erfolgende Verminderung der Geschwindigkeiten. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass, wenn das Gesetz der Geschwindigkeitsänderung numerisch bestimmbar wäre, dasselbe ziemlich einfach sich würde ausdrücken lassen. — So einfach aber auch das Gesetz sein mag, so genügt es doch vollständig, um die Aenderungen der Form herbeizuführen, welche die Keimscheibe successive erfährt, und die u. A. die Abschnürung des Embryo in ihrem Gefolge führen. — Es war die Aufgabe des speciellen Theiles dieser Arbeit zu zeigen, dass in der That die entstehenden Formen aus dem Gang, den das Keimscheibenwachsthum befolgt, verständlich werden.

Ich musste wünschen, die aus dem Gesetz des Wachsthums gezogenen Folgerungen in ihren Grundzügen von competenten Fachmännern geprüft zu sehen. Es ist mir nun das Vergnügen zu Theil geworden, meine beiden Freunde und Collegen, die Herren Prof. Hermann Kinkelin und Eduard Hagenbach für die Frage zu interessiren und ihrer freundlichen Theilnahme verdanke ich vielfältige Förderung. Schliesslich hat es Herr E. Hagenbach übernommen, das Problem von der Gestaltung einer sich ungleich dehnenden Platte in allgemeiner Form zu behandeln, und an einem concreten Beispiel zu zeigen, wie auch ein sehr einfaches Gesetz zur Ableitung sehr verwickelter Formen vollständig ausreicht. Ich glaube im Interesse mancher physiologischen Leser zu handeln, wenn ich den von Herrn Hagenbach mir gütigst zur Verfügung gestellten Aufsatz nachfolgend mittheile.

Gestaltsveränderung einer unvollkommen-elastischen dünnen Platte, deren verschiedene Theile ein ungleiches Wachsthum haben.

Von Prof. Eduard Hagenbach.

Wir haben eine dünne ebene Platte, die begrenzt ist durch einen Rand, der in Bezug auf zwei auf einander senkrecht stehende Axen symmetrisch ist. Die beiden Symmetriexen wählen wir als Axen eines rechtwinkligen Coordinatensystemes. Die Gestalt des Randes sei gegeben durch die Gleichung:

$$1. \quad \varphi(x, y) = 0.$$

Wir denken uns unsere Platte durch Gerade, die parallel mit der x - und der y -Axe gezogen werden, in rechtwinklige Elemente zerlegt, die Seiten eines solchen Elementes sind dx und dy . Jedes dieser Elemente wächst nun fortwährend. Mit dem Namen Wachsthumsgeschwindigkeit bezeichnen wir die, in Folge des Wachsthums entstandene Längenzunahme der Einheit der Länge, in der Einheit der Zeit. Diese Wachsthumsgeschwindigkeit sei für die verschiedenen Elemente ungleich, mit der Beschränkung jedoch, dass die symmetrisch gelegenen Punkte gleiches Wachsthum haben; es wird somit die Wachsthumsgeschwindigkeit eine in Bezug auf unsere Axen symmetrische Funktion von x und y sein. Wir nennen diese Funktion die Wachsthumfunktion und bezeichnen sie mit W ; sie wird ausserdem noch von der Zeit t und vielleicht auch noch von anderen Grössen, wie z. B. der Temperatur, abhängen; wir haben also:

$$II. \quad W = f(x, y, t).$$

Wir nehmen nun ferner an, dass die Funktion W im Anfangspunkte der Coordinaten einen Maximalwerth habe und Minimalwerthe am Rande; wobei das letztere so zu verstehen ist, dass, wenn wir von irgend einem Punkte am Rande aus in der Richtung der x - oder y -Axe nach Innen gehen, wir zu Punkten einer grösseren Wachsthumsgeschwindigkeit gelangen. Die Bedingung, dass das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit sich im Anfangspunkte der Coordinaten befindet, gilt nur für die verhältnissmässig kurze Zeit, in welcher wir gerade den Process der Gestaltsveränderung verfolgen; da nämlich W auch eine Funktion von t ist, so kann mit der Zeit der Ort des Maximums sich verändern.

Wir betrachten nun vor der Hand die Gestaltsveränderung des Randes; wobei wir einstweilen annehmen,

dass der Zusammenhang der Substanz keine Streckungen und Verschiebungen eintreten lasse, dass somit jedes Element in der Richtung der x - und der y -Axe der ihm angehörenden Wachstumsgeschwindigkeit entsprechend zunehme. Zu diesem Zweck entwickeln wir den Werth von y aus der Gleichung I und führen ihn in die Gleichung II ein. Wir erhalten dadurch das Wachstum des Randes; es gehe dadurch die Funktion W über in W_{mx} (d. h. Wachstumsgeschwindigkeit am Rande, margo, als Funktion von x). Auf ähnliche Weise führen wir den Werth von x aus I in II ein und erhalten so W_{my} . Betrachten wir nun ein Element $dx dy$, so nimmt in der Zeit dt die Seite dx um die Grösse $W_{mx} dx dt$ zu, und somit von der Zeit 0 bis zu der Zeit t um die Grösse $\int_0^t W_{mx} dx dt$; ebenso nimmt die Seite dy zu um $\int_0^t W_{my} dy dt$. Befindet sich das Element am Rande, so müssen an die Stelle von W die Werthe W_{mx} und W_{my} eingeführt werden. Hieraus folgt, dass in Folge des durch die Funktion ausgedrückten Wachstums die Abscisse x eines Randlelementes in der Zeit dt zunimmt um die Grösse:

$$\text{III. } \int_0^t \int_0^x W_{mx} dx dt = \mathcal{A}x$$

und ebenso die Ordinate y um die Grösse:

$$\text{IV. } \int_0^t \int_0^y W_{my} dy dt = \mathcal{A}y.$$

Nennen wir die neuen Coordinaten des Randes X und Y , so haben wir somit:

$$\text{V. } X = x + \int_0^t \int_0^x W_{mx} dx dt$$

$$\text{und VI. } Y = y + \int_0^t \int_0^y W_{my} dy dt.$$

Wenn wir nun aus V und VI die Werthe von x und y entwickeln, und in die Gleichung I einführen, so erhalten wir eine Funktion von X , Y und t , welche die Gestalt des Randes nach Verfluss der Zeit t ausdrückt.

Wir gehen nun vom Rande zu den Theilen im Inneren der Platte über. Hier werden die Elemente nicht die, dem Gesetze des Wachstums entsprechende Vergrösserung annehmen, und zugleich, stätig an einander anschliessend in der Ebene bleiben können, und zwar aus folgenden zwei, leicht einzusehenden Gründen: erstens wird das geringere Wachstum des Randes der Ausdehnung der inneren Theile eine Hemmung entgegensetzen, und zweitens wird ausserdem das ungleiche Wachstum zweier an einander liegender Elemente Störungen hervorbringen. Diese Umstände führen es mit sich, dass Druckspannungen entstehen, wodurch die einzelnen Elemente zusammengepresst werden, sich gegenseitig, und schliesslich auch auf den Rand drücken. Dadurch kann die Gestalt des letzteren etwas verändert werden, und im Innern der Platte werden Verdichtungen, Verdickungen und Verschiebungen eintreten. Da nun aber die Platte nicht als vollkommen elastisch betrachtet wird, so kann an den Stellen starker Verschiebungen und Compressionen die Gränze der vollkommenen Elasticität und sogar die Gränze der Festigkeit überschritten werden, was bleibende Veränderungen oder Reissen einzelner Theile zur Folge hat. Die Abweichung der Ausdehnung, welche die einzelnen Theile einer Platte in der Ebene annehmen können, von der, welche sie in Folge der Wachstumsfunktion annehmen sollten, wird jedoch im Allgemeinen so gross sein, dass die den verschiedenen Elementen zukommenden Verschiebungen und Verdichtungen sehr bedeutend sein müssten. Da wir nun die Platte so dünn annehmen können, dass es zur Biegung derselben keiner sehr grossen Kräfte bedarf, so werden mannigfache Ausbiegungen und Werfungen eintreten, wodurch dieselbe nicht in der Ebene bleibt, sondern die Gestalt einer gekrümmten Fläche annimmt. Je grösser der Unterschied ist zwischen dem Wachstum, welches der, durch das geringere Wachstum des Randes beschränkte Raum zulässt, um so bedeutender wird offenbar an der betreffenden Stelle die Platte sich werfen müssen.

Bis dahin haben wir nur das Wachstum nach der Richtung der x - und y -Axe, d. h. in der Ebene der Platte, betrachtet. Es ist nun aber selbstverständlich, dass das Wachstum ebenso gut nach der dritten Dimension, d. h. in die Dicke, stattfinden wird. Dadurch wird die Platte an jeder Stelle eine der Wachstumsfunktion entsprechende Verdickung erhalten, zu welcher sich noch die oben erwähnte, durch Elasticitätsdruck hervorbrachte Verdickung addiren wird. Dass bei der Beurtheilung der entstehenden Verdichtungen, Verschiebungen, Ausbiegungen u. s. w. auch die Dicke der Platte an den verschiedenen Stellen von dem grössten Einfluss sein muss, ist leicht zu erkennen.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die hauptsächlichsten Veränderungen, die während der Zeit t in der Platte Platz greifen, sich wesentlich in folgende Punkte zusammenfassen lassen:

1. Der Rand, d. h. die äussere Begrenzung der Platte wird der Grösse, und der Gestalt nach verändert sein.
2. Sowohl im Innern der Platte, als am Rande werden in Folge der Verdichtungen, Verschiebungen und

Biegungen Elastizitätskräfte entwickelt sein, welche, wenn keine äusseren Kräfte auf die Platte einwirken, sich gegenseitig im Gleichgewichte halten müssen.

3. An einzelnen Stellen wird die Gränze der vollkommenen Elasticität und unter Umständen auch die Festigkeit überschritten sein; die Folge davon sind bleibende Veränderungen in der gegenseitigen Lage der Elemente und zuweilen auch Risse.
4. Die Platte wird nicht mehr eine Ebene darstellen, sondern eine gekrümmte Fläche mit verschiedenen geformten Hebungen und Faltungen, wobei die Form sowohl eine Folge des Wachsthumsgesetzes, als auch der den einzelnen Theilen innewohnenden Elasticitätskräfte sein muss.
5. Die Dicke der Platte wird an den verschiedenen Stellen auf eine der Wachsthumfunktion entsprechende Weise zugenommen haben.

Um den ausgesprochenen Sätzen etwas mehr Anschaulichkeit zu geben, wollen wir beispielshalber den Functionen W und $q(x, y)$ bestimmte einfache Formen geben, damit die angedeuteten Rechnungsoperationen ausgeführt werden können. Wir nehmen an es sei:

$$W = \left(\frac{99}{y^2 + 100} + \frac{1}{x^2 + 100} \right);$$

es ist dies eine Function, welche den oben ausgesprochenen Bedingungen genügt, und bei welcher die Form und die Constanten so gewählt wurden, dass die Ausführung der Rechnung wenig Mühe verlangt. Ferner sei $q(x, y)$ die Gleichung eines Kreises vom Radius 100; also

$$x^2 + y^2 = 10000.$$

Wir erhalten nun durch Ausführung der oben angedeuteten Operationen

$$W_{mx} = \frac{99}{10100 - x^2} + \frac{1}{x^2 + 100}$$

$$W_{my} = \frac{99}{y^2 + 100} + \frac{1}{10100 - y^2}$$

und ferner:

$$\Delta x = t \cdot \left(\frac{1}{10} \cdot \arctan \frac{x}{10} + \frac{99}{2 \cdot \sqrt{10100}} \cdot \lg \frac{\sqrt{10100} + x}{\sqrt{10100} - x} \right)$$

$$\Delta y = t \cdot \left(9,9 \cdot \arctan \frac{y}{10} + \frac{1}{2 \cdot \sqrt{10100}} \cdot \lg \frac{\sqrt{10100} + y}{\sqrt{10100} - y} \right).$$

Für t nehmen wir 10 und berechnen für angenommene Werthe von x und y die entsprechenden Werthe der neuen Randcoordinaten X und Y . Die beistehende Figur giebt das Resultat der Rechnung. Wir sehen daraus, wie die ursprüngliche kreisförmige Gestalt des Randes $ABCD$ in eine, mehr einer Ellipse ähnliche Gestalt $EFGH$ übergegangen ist. Dass es nicht eine mathematisch richtige Ellipse ist, ergibt sich sowohl aus der Gleichung, als aus der Zeichnung.

Um nun ferner über die Verformungen der Platte im Inneren uns einige Rechenschaft zu geben, machen wir folgende Betrachtung:

Wir berechnen die Länge, welche die Linie OC erhalten sollte, wenn die geringere Ausdehnung des Randes die Verlängerung nicht hinderte. Diese Grösse hat offenbar den Werth:

$$100 + 10 \int_0^{100} \left(\frac{99}{100} + \frac{1}{x^2 + 100} \right) dx \\ = 1091,5.$$

Die Linie OG ist nur gleich 131; der Rand gestattet somit der Linie OG sich etwa nur auf $\frac{1}{5}$ der Längenzunahme auszu dehnen; die anderen $\frac{4}{5}$ werden somit zur Entwicklung der Elasticitätskräfte, der Verschiebungen, Ausbiegungen u. s. w. dienen.

Wir berechnen ferner die Länge, welche die Linie OB erleiden sollte, wenn sie sich ungehindert ausdehnen könnte. Wir finden den Werth:

$$100 + 10 \int_0^{100} \left(\frac{99}{y^2 + 100} + \frac{1}{100} \right) dy \\ = 255,4 .$$

Die Linie OF ist aber gleich 216; nach dieser Richtung gestattete somit der Rand der Linie OB sich fast vollständig auf die Grösse auszudehnen, welche das Wachsthumsgesetz verlangt.

Die Folge des Gesagten wird sein, dass in der Richtung der x -Axe das Innere viel bedeutender auf den Rand drückt, als in der Richtung der y -Axe. Die Punkte E und G werden somit etwas nach Aussen gedrückt werden; aber eine sehr bedeutende Verschiebung in diesem Sinne wird nicht stattfinden können; sobald wir annehmen dürfen, dass der Rand nicht bloss eine mathematische Linie ist, sondern den Verhältnissen der Keimscheibe entsprechend, eine bedeutende Breite hat und somit sehr bald durch seine Biegeelasticität dem inneren Drucke das Gleichgewicht hält. In diesem Falle werden also die Punkte E und G nur um Weniges nach aussen gehen und der Rand der Scheibe wird immer noch eine Gestalt behalten, welche die grössere Ausdehnung nach der Richtung der x -Axe hat. Wenn die Punkte E und G in Folge des bedeutenden Druckes von innen in der Richtung der y -Axe nach aussen gehen, so werden dadurch F und H nach innen gezogen werden, und dadurch werden in der Gegend von K und L Querfalten entstehen. Das Zurückweichen der Punkte E und G befriedigt jedoch den Trieb zur Ausdehnung in der Richtung der x -Axe nur zum geringsten Theile; es werden somit ausserdem bedeutende Ausbiegungen der Platte eintreten müssen, und da es die Linien in der Richtung der x -Axe sind, welche hauptsächlich zusammengedrängt werden müssen, so ist leicht ersichtlich, dass die Faltungen parallel der y -Axe eintreten müssen. Der bedeutenden Verlängerung, die erfordert wird, könnte zwar durch eine einzige sehr hohe Falte genügt werden, aber dann müsste der Punkt in der Mitte um ein sehr Bedeutendes aus unserer Ebene heraustreten, was nicht eintreten darf, da die unbedeutende Verlängerung in der Richtung der y -Axe nur eine unbedeutende Hebung des gleichen Punktes erlaubt. Es bleibt somit zur Befriedigung der Erfordernisse nichts übrig, als dass sich eine Anzahl parallel laufende Falten in der Richtung der y -Axe bilden.

Wir haben bis jetzt immer angenommen, dass die Wachsthumfunktion, sowohl in Bezug auf die Längsaxe (Axe der y), als in Bezug auf die Queraxe (Axe der x) symmetrisch sei. In der wachsenden Keimscheibe findet nur das erstere, nicht aber auch das letztere statt. Die Erscheinungen, die uns der Keim zeigt, lassen sich aus der durch die Beobachtung festgestellten Thatsache erklären, dass mit der Zeit in dem hinteren Theile desselben sich das Wachstum auf immer mehr, und weiter nach hinten liegende Theile erstreckt, d. h. dass die Gegend des Minimums des Wachstums (der Rand) mit der Zeit immer weiter nach hinten zurücktritt. Die Folge davon wird die sein, dass die Fläche, die sich herauswölbt und faltet, sich nach hinten zu bedeutend verlängert. Die starke Faltung und die bedeutende Dicke an dem vorderen Theile des Keimes an der Stelle, die dem Kopfe entspricht, lässt wohl auch noch darauf schliessen, dass die Stelle des Wachstumsmaximums mit der Zeit etwas nach vorn zu vorrückt.

Die mathematisch-mechanische Behandlung der Aufgabe kann bis jetzt nichts anderes thun, als im Allgemeinen zeigen, wie eine verhältnissmässig einfache Wachsthumfunktion eine sehr verwickelte Gestaltung der Platte erzeugen kann, die in ganz rohen Zügen die Verhältnisse des sich entwickelnden Keimes darstellt; die Erklärung der feineren einzelnen Formen kann beim jetzigen Standpunkte der Wissenschaft wohl nur an der leitenden Hand einer sorgfältigen Beobachtung geschehen, und nicht auf die Ableitung aus einer allgemeinen Wachsthumfunktion Anspruch machen; doch wird die Anwendung der hier allgemein entwickelten Sätze die Deutung der einzelnen Erscheinungen erleichtern, und auf eine sicherere Basis stellen können.

Die histologische Gliederung des Keimes.

C. Fr. Wolff definiert in seiner *Theoria Generationis* die Aufgabe der Entwicklungsgeschichte also: „*Explicat generationem, qui ex traditis principiis et legibus partes corporis, et modum compositionis deducit.*“¹⁾ Von der hier gestellten Aufgabe ist in der bisherigen Untersuchung blos der Theil etwas einlässlicher berücksichtigt worden, welcher sich auf die morphologische Gliederung des Keimes, auf dessen Gestaltung, und auf seine Scheidung in verschiedene Organe bezieht. Ein zweiter Theil der Aufgabe verlangt die Erklärung der histologischen Gliederung. Ist das Wachsthumsgesetz in der That ein durchgreifendes, so muss an seiner Hand auch dieser Theil der Aufgabe der Bearbeitung zugänglich werden.

Die Gliederung des Hauptkeimes in verschiedene histologische Blasteme vollzieht sich ziemlich früh, und sie fällt zum Theil zusammen mit der Schichtengliederung. Die Zellenblasteme, welche der Hauptkeim liefert, sind: die Anlage des Nervengewebes, die Anlage des quergestreiften und des glatten Muskelgewebes, und diejenige des Epithelial- (und Drüsen-)gewebes. Von den vier über einander liegenden Schichten, in welche die Keimscheibe zerfällt, ist die unterste eine rein epitheliale Anlage; die beiden mittleren sind die Anlagen des glatten und des quergestreiften Muskelgewebes; die oberste Schicht dagegen wird in ihrem Stammtheil zur Anlage des Nervengewebes, ihr Parietaltheil liefert epitheliale Organe. Aus dem Axenstrang, der aus der Verbindung der obersten und der untersten Schicht hervorgegangen ist, entstehen theils nervöse, theils epitheliale Organe.

Hinsichtlich der Massenvertheilung der verschiedenen histologischen Blasteme zeigt die Beobachtung Folgendes: Im Kopftheil des Keimes waltet die Masse des Nervenblastems beträchtlich vor über die Masse der übrigen Blasteme, das Blastem für quergestreifte Muskeln ist verhältnissmässig wenig entwickelt, und noch weniger dasjenige für glatte Muskeln. Im Rumpf- und Schwanztheil des Keimes dagegen nimmt die absolute und relative Menge des Nervenblastems ab, diejenigen der Muskelblasteme zu. Das Blastem für glatte Muskeln erreicht seine relativ grösste Entwicklung im hinteren Theil des Rumpfabchnittes. Quergestreifte sowohl, als glatte Muskelanlagen sind im inneren Parietaltheil am mächtigsten, im Stammtheil ist ihre Mächtigkeit etwas geringer, im äusseren Parietaltheil nimmt dieselbe rasch ab.

Fassen wir das Hauptergebniss des obigen Befundes zusammen, so ergibt sich, dass das Nervenblastem in denjenigen Abschnitten der Keimscheibe sich bildet, welche beim Beginn der Entwicklung die grösste Wachsthumsgeschwindigkeit besitzen, während das Muskelblastem in den Abschnitten mittlerer, und das Epithelialgewebe in denjenigen geringerer Wachsthumsgeschwindigkeit entsteht. Wollen wir die vier Ge-

¹⁾ § 5 der *Praemonenda*. Ueber Princip und Gesetz der Entwicklung spricht sich Wolff in § 2 aus: „*Pro principio generationis habetur ea corporis vis, quae ejus formatio praestatur. Et modus, quo haec agit, constituit generationis leges.*“ Das Princip würde sonach das Wachsthum sein (Wolff's vis essentialis). — Sehr bündig characterisirt auch Wolff das Verhältniss der Entwicklungsgeschichte zur Anatomie: „Die Theorie der Generation verhält sich zur Anatomie, wie die Demonstration eines Theorems zu diesem selbst.“ Deutsche Ausgabe p. 13.

webscategorien des Nervengewebes, des quergestreiften, des glatten Muskelgewebes und des Epithelialgewebes als Categorien verschiedener physiologischer Dignität auffassen, so können wir das Entwicklungsergebniss auch so ausdrücken: es steigt die physiologische Dignität eines archiblastischen Gewebsblastemes mit der Grösse der Wachsthumsgeschwindigkeit, welche dem Blastem im Beginn der Entwicklung zukommt.

Die Beziehung zwischen Wachsthum und histologischer Gliederung äussert sich in einer dreifachen Succession der archiblastischen Produkte. Betrachten wir den Stammtheil des Keimes, so liegt oben das Nervenblastem, darunter das Muskelblastem, in der Tiefe das Epithelialblastem. Gehen wir von der Medianebene des Keimes nach aussen, so finden wir in der Stammzone Nervenblastem, Muskelblastem und Epithelialblastem, ersteres an Masse vor den Uebrigen überwiegend; in der Parietalzone treffen wir Muskelblastem und Epithelialblastem, in der Aussenzone nur noch Epithelialblastem. Gehen wir endlich vom Kopf aus nach rückwärts, so stossen wir zwar im Stammtheil nirgends auf eine Zone, welche nur das eine der aufgezählten Blasteme enthält, dagegen finden wir im vorderen Kopftheil mächtiges Ueberwiegen vom Nervenblastem, am Hinterkopf und am Hals Hervortreten des Blastems für quergestreifte Muskeln, im hinteren Leibesabschnitt zunehmende Entwicklung des Blastems für glatte Muskeln. Die mächtigsten aus glatter Muskulatur gebildeten Organe fallen in den Beckentheil des Rumpfes. —

Alle Falten und Gliederungen erfolgen, *ceteris paribus* in den Strecken intensiveren Wachsthums früher, und gewinnen eine grössere Ausbildung, als in den Strecken minder intensiven Wachsthums. Daraus erklärt sich z. B. die frühere Ausbildung des Kopfes, als des Rumpfes, die weiter gehende Gliederung des Gehirns, als des Rückenmarkes, die frühere Schliessung des Medullarrohres, als des Darmes u. A. mehr. Da nun auch die histologische Gliederung mit der Wachstumsintensität parallel geht, so ergibt sich eine gewisse Coincidenz zwischen der physiologischen Dignität der Theile und dem Termin ihrer Abgliederung. Diese Coincidenz kann indess keine durchgreifende sein, denn bei der Abglic-

¹⁾ Die Uebereinstimmung in dem Fortgang der Entwicklung nach verschiedenen Dimensionen hat v. Baer an verschiedenen Stellen seines Werkes hervorgehoben, so im Anfang des vierten Scholion's und im § 6 des zweiten Bandes. Am ersten Orte heisst es: „Wir haben dieselbe Folge von Differenzen

I. im Keim und der Keimhaut, und zwar

a) in der Dimension der Tiefe, als:

1) seröses Blatt, 2) Gefässblatt, 3) Schleimblatt;

b) in der Dimension der Fläche, als:

1) Fruchthof, 2) Gefässhof, 3) Dotterhof;

c) in der Dimension der Länge, insofern der Fruchthof vorn am meisten breit ist, der Gefässhof weniger, mit einem vordersten Einschnitt, der Dotterhof aber nach hinten vorherrscht.

Von dieser dreifachen Gliederung ist die in der Längendimension am wenigsten, die in der Flächendimension am stärksten ausgebildet, der Gesamtform des Keimes entsprechend, der nach der Dimension der Fläche ausgebildet ist. —

II. Im Embryo nämlich:

a) in der Dimension der Tiefe, als:

1) animalischer Theil, 2) Gefässblatt, 3) Schleimblatt;

b) in der Dimension der Breite, als:

1) Leib des Embryo, 2) Gefässhof, 3) Dotterhof;

c) in der Dimension der Länge, als:

1) Hirn und Schädel, 2) Herz, 3) Verdauungsapparat“

Die Umwandlung der Schichten in den Leib des Embryo geht gleichfalls von oben nach unten, von innen nach aussen und von vorn nach hinten fort, dergleichen die Abschnürung (I, pag 162 u. 163). — Ferner gehört hierher die Bemerkung

derung der Theile kommt nicht nur ihr eigenes Wachsthum in Betracht, sondern auch das aller übrigen Keimscheibenabschnitte, ferner die Elasticität und Festigkeit derselben; es ist mit einem Worte das Formungsgesetz eine verwickeltere Function des Wachsthumsgesetzes.

Die Sätze, welche auf der vorigen Seite über die Beziehung zwischen Wachsthumsergie und histologischer Sonderung ausgesprochen worden sind, sind als der Ausdruck eines thatsächlichen Verhältnisses, nicht aber als eine Erklärung zu betrachten. Eine wirkliche Erklärung würde dann gegeben sein, wenn etwa der Nachweis geführt würde, dass die Besonderheit des Wachsthum die besondere Form histologischer Gestaltung nothwendig bedingen muss. Ein solcher Nachweis verlangt jedoch eine tiefere Einsicht in das Wesen des Wachsthum und seiner Abhängigkeit von den übrigen Theilvorgängen der Gesamtenergie. — Ein Blick auf die thatsächlichen Verhältnisse zeigt übrigens, dass eine genaue Zurückführung der histologischen Entwicklung auf das räumliche Wachsthumsgesetz noch nicht möglich ist. Die Wachsthumsergie ändert sich innerhalb der Keimscheibe stätig; zwischen verschiedenen archiblastischen Geweben aber treten scharf geschnittene Unterschiede auf, ja wir sehen, dass von den möglichen Zwischengliedern nach bestimmten Richtungen einzelne ausfallen. Vor dem Gehirn z. B. fehlt eine Muskelzone, die man nach der Theorie erwarten könnte; ferner geht im oberen Gränzblatte die Medullarplatte durch Vermittelung der Zwischenrinne unmittelbar in eine Epithelialanlage über. — Das Ausfallen des Muskelblastems vor dem Kopftheil des Keimes würde sich allenfalls durch das jähe Wachsthumsgefäll dieser Gegend erklären lassen, das Fehlen desselben am Rand der Medullarplatte durch die Annahme einer secundären Verschiebung ursprünglich vorhandener Muskelanlagen aus den höheren Schichten in die tieferen. Indess haben diese Erklärungen doch nichts durchweg Befriedigendes, und es ist wohl besser, sich hier der Lücken unserer Einsicht bewusst zu bleiben, als dieselben nothdürftig zu überdecken. Vor Allem dürfen wir nicht vergessen, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit der Theile der Keimscheibe nicht allein eine Function des Ortes, sondern auch eine Function der Zeit ist, und dass wir bis dahin die letztere Abhängigkeit nur sehr unvollkommen kennen.

Ausser den Besonderheiten des zeitlichen Wachsthumablaufes können zur Erklärung der scharfen Scheidung der histologischen Blasteme noch einige fernere Momente herbeigezogen werden, welche ich nicht ganz mit Stillschweigen übergehen darf. Es ist 1) denkbar, dass ein trophischer Einfluss, nämlich die ungleiche Leichtigkeit der Nahrungszufuhr, die Entwicklungsform eines Gewebes bestimmt; es kann diese 2) von der stattgehabten morphologischen Gliederung abhängig sein; sie kann 3) durch den Eintritt secundärer Verbindungen beeinflusst werden.

Der Einfluss trophischer Verhältnisse ist bei der Entwicklung der Gewebe keineswegs ausser Acht zu lassen, und wir werden nachher einige Reihen von Thatsachen zu discutiren haben, welche diesen Einfluss sehr bestimmt darthun. Indess ist es nicht sowohl die Entwicklungsform, als das Entwicklungsmaass, welches von diesem Moment sich abhängig erweist. Denn wo durch besondere Bedingungen für die Ernährung eines Blastems ein Widerstand gesetzt wird, da verkümmern dessen Elemente, oder

(II, 85): „Das Nervensystem individualisirt sich vorn am meisten in seine einzelnen Abschnitte, oder morphologischen Elemente, nach hinten weniger; denn vorn haben wir die verschiedenen Abtheilungen des Gehirns und die Sinnesorgane, nach hinten ein fast gleichmässiges Rückenmark. Der Darmcanal dagegen individualisirt sich mehr nach hinten in Abtheilungen, denn vorn enthalten Mundhöhle und Speiseröhre mehrere ziemlich gleichbleibende morphologische Elemente, nach hinten aber werden die Abschnitte heterogener. Es scheint mithin jedes Fundamentalorgan in der Region, in welcher es am meisten vorherrscht, auch eine höhere morphologische Gliederung zu erfahren.“

es wird wenigstens ihre Vermehrung hintan gehalten, allein es bilden sich keine besonderen Gewebsformen aus. Die Chorda dorsalis, die Urnieren in späterer Periode, und die Sexualdrüsen können als Beispiele von Blastemen angeführt werden, deren Ernährung zu gegebener Zeit einen Widerstand erfährt. Leicht lässt sich übersehen, dass die Ernährungsbedingungen für die Scheidung von Nerven- Muskel- und Epithelialblastemen keine Bedeutung haben können, da doch sonst irgend eine gesetzmässige Beziehung zwischen der Lage dieser Blasteme, und derjenigen der embryonalen Gefässe erkennbar sein müsste. Die Gefässe zwischen dem Darmdrüsenblatte und der vegetativen Muskelplatte stehen aber zu dem einen Blastem im gleichen Verhältniss, wie zum anderen, und desgleichen die Gefässe zwischen oberem Gränzblatte und animaler Muskelplatte.

Der zweite erwähnte Punkt betrifft den Einfluss der morphologischen Gliederung auf die Gewebsentwicklung. Solch ein Einfluss ist in verschiedener Weise denkbar. Es können die Energien des, den einzelnen Theilen eines Blastems zukommenden Wachstums in der Weise von einander abhängig sein, dass die Vorgänge in dem einen Theil ähnliche Vorgänge in den Nachbartheilen anregen. In dem Fall wird durch die Scheidung der Blastemhaufen die Fortleitung der Wachstumsenergie von einem Haufen zum anderen unterbrochen. Jeder derselben kann von seinem Nachbar unabhängig werden, und es können in ihm sämtliche Theile Wachstumsenergien annehmen, welche das Mittel aller Einzelenergien sind. — Es kann aber auch andererseits die Entwicklungsform der Zellen eines Blastems von mechanischen Verhältnissen, d. h. von der Art ihrer Zusammenlagerung beeinflusst sein, in der Weise, dass eine gewisse Art der Lagerung auch eine gegebene Form des Auswachsens bedingt. — Von den beiden Auffassungsweisen ist wohl die erstere ganz zu verwerfen, denn sie verlangt, dass die in demselben Haufen beisammenliegenden Zellen alle dieselbe Entwicklung erhalten, was nicht der Fall ist. In den Urwirbeln und im Axenstrang liegen während gerannner Zeit Zellenanhäufungen beisammen, welche später durchaus gesonderte Entwicklung einschlagen.

Von weit grösserem Gewichte, als die eben besprochene Annahme, ist die einer mechanischen Abhängigkeit. Der Einfluss, welchen die mechanischen Bedingungen schon von früh an auf die Gestalt der Zellen nachweisbar ausüben, kann auch auf ihre spätere Entwicklung sich übertragen. Die Zellen z. B., welche im Medullarrohr, wie die Schlusssteine eines Gewölbes in einander gekeilt sind, finden für ihre spätere Ausbildung ganz andere Bedingungen vor, als z. B. die lose neben einanderliegenden Muskelzellen, und es entspricht im Allgemeinen der Art der Zusammenfügung, wenn jene in der Folge lange Fäden nach aussen hin abgeben, welche ähnlich wie die Blutgefässe durch die freien Lücken des Keimes sich durchdrängen, und gegen die Peripherie hintreten. Die Betrachtung, die für das Medullarrohr gilt, trifft indess schon für die Ganglien durchaus nicht mehr zu, denn man sieht nicht ein, wesshalb die Zellen der Zwischenrinne, welche unter ganz anderen mechanischen Verhältnissen stehen, als die Zellen des Medullarrohres, doch eine ähnliche Entwicklung durchmachen. Dasselbe gilt von den Muskeln, deren Elemente an verschiedenen Stellen des Körpers dieselben Eigenschaften besitzen, trotzdem dass die äusseren Entwicklungsbedingungen sicherlich für die verschiedenen Blasteme nicht genau übereinstimmen. Es kann laut diesen verschiedenen Ueberlegungen der Einfluss der morphologischen Gliederung auf die histologische Entwicklung kein primär entscheidender sein, er mag sich wohl nur in untergeordneten Punkten geltend machen.

Es bleibt noch übrig, den Einfluss zu betrachten, welchen die Entstehung secundärer Verbindungen der Theile auf deren Entwicklung ausüben kann. Die von dem Medullarrohr und von den Ganglien auswachsenden Nervenfasern treten zu den Blastemen der Muskeln und der epithelialen Organe, und es

liegt nahe genug, den eintretenden Verbindungen (mögen sie theilweise auch blose Juxtapositionen sein) eine Bedeutung für die Entwicklung der fraglichen Blasteme zuzuschreiben. Es ist also denkbar, dass ein Zellenhaufen, der seine Nerven aus einem bestimmten District des Medullarrohrs empfängt, eben desshalb in quergestreifte Muskelfasern sich umwandelt, während ein anderer zu glatten Fasern wird, weil er blos von sympathischen Ganglien aus innervirt wird u. s. w. So bestechend vielleicht diese Vorstellungsweise erscheinen mag, so reicht man doch mit derselben nicht weit. Wir kennen glatte Muskeln (die Accommodationsmuskeln), welche direct vom Medullarrohr und quergestreifte (das Herz), welche primär vom sympathischen System innervirt sind, jene sind willkürlich, diese nicht willkürlich contractil. — Es würde übrigens durch die Annahme einer Abhängigkeit der histologischen Entwicklung von der Art der Innervation die Frage nur um eine Station zurückgeschoben, denn schliesslich müsste wieder erklärt werden, wesshalb die verschiedenen nervösen Centraltheile eine verschiedene Rolle spielen.

Wenn man nicht im Stande ist, die histologische Entwicklung der verschiedenen Blasteme aus ihren secundären Verbindungen abzuleiten, so gewinnen dafür diese letzteren eine um so tiefere Bedeutung für die physiologische Gliederung des Organismus. Es wird eine der dringendsten Aufgaben der Entwicklungsgeschichte sein, die Bedingungen festzusetzen, welche den Gang der secundären Verbindungen regeln. Wesshalb wachsen die motorischen Fasern nur an die Muskelzellen heran, wesshalb die sensibeln zwischen diesen hindurch bis zur Haut? Nach welchen Gesetzen bilden sich die Verbindungen der Zellen des Medullarrohrs unter einander, nach welchen ihre Verbindungen mit den peripherischen Ganglien? Einzelne wenige Daten liegen uns zwar vor, aber doch nur sehr fragmentarische. — Vor Allem erscheint es unzweifelhaft, dass die morphologische Gliederung des Hauptkeimes auch für den Verlauf der entstehenden Nervenstämme entscheidend ist. Wie die Blutgefässe, so breiten sich die Nervenstämme im Allgemeinen in den Lücken zwischen den einzelnen Blastenhaufen aus, dabei folgen sie indess jeweilen den Wandungen der Lücken, und durchwachsen nirgends keine breiteren Zwischenräume. In der Weise können, wie wir bei den motorischen Kopfnerven gesehen haben, gewisse Theile die Rolle von Leitgebilden übernehmen, indem sie für die herantretenden Nerven Uebergangsbrücken von einer Wand eines Hohlraumes zur anderen bilden. — Auch beim Eintritt in die Blastenhaufen selbst werden die Nervenbündel den vorhandenen Spalten folgen; ihre gröberen Verzweigungen kommen in die gröberen, ihre feineren in die feineren Spalten zu liegen. Insofern als nun die Nerven nur in solchen Theilen endigen können, zu denen ihnen überhaupt der Weg offen steht, kann man der morphologischen Gliederung des Körpers einen bestimmenden Einfluss auf die Herstellung der secundären Verbindungen zuschreiben. Allein es ist durchaus unmöglich für die besondere Beziehung der vorderen Nervenwurzeln zu den quergestreiften Muskeln, oder für diejenige der hinteren Wurzeln zur Haut einen greifbaren mechanischen Grund zu finden.

Da die physiologische Gliederung des Centralnervensystems, die Verbindung dieses Systems mit dem sympathischen System, sowie diejenige beider Systeme mit allen peripherischen Apparaten sich grösstentheils auf die secundär entstandenen Faserverbindungen zurückführt, so ergibt sich, wie wichtig die Aufgabe sein muss, die bestimmenden Momente dieser secundären Verbindungen zu ermitteln. Bei Lösung dieser Aufgabe werden auch manche, zur Zeit räthselhafte histologische Thatsachen, wie z. B. das Vorhandensein von zwei verschiedenen Arten von Ausläufen an den Nervenzellen, sofort in das richtige Licht gelangen. Es wird ferner die Unterordnung der verschiedenen Apparate unter einander, die Unterordnung des sympathischen Nervensystems unter das Rückenmark, diejenige des Rückenmark's unter das Gehirn ihre Erklärung finden müssen u. s. w.

Die eben geführte Discussion über die histologische Gliederung der Keimscheibe ergibt als schliessliches Resultat, dass zwischen dem Wachsthum und der histologischen Entwicklung eine bestimmte Beziehung vorhanden ist, in dem Sinne, dass je die physiologisch höher stehenden Gewebe aus den Zonen intensiveren Wachsthum sich abgliedern. Die genauere Kenntniss der fraglichen Beziehung wird von einem noch genaueren Studium des Wachthumsgesetzes, vor Allem auch vom Studium seines zeitlichen Ablaufes zu erwarten sein, und ebenso muss die spätere Forschung zeigen, in wieweit ausser dem Wachsthum noch andere nebensächliche Factoren die gewebliche Entwicklung mit beeinflussen.

Die histologische Gliederung des Nebenkeims lässt sich bis jetzt ebensowenig in allen ihren Einzelheiten durchschauen, als diejenige des Hauptkeimes, immerhin bieten sich auch für ihr Verständniss einige leitende Anhaltspunkte dar.

Im Gegensatz zu den archiblastischen Geweben durchlaufen die Producte des Nebenkeims ein Stadium histologischer Indifferenz. Alles, was wir über die Entwicklung des Körpers erfahren, zeigt uns, dass für die archiblastischen Gewebe das Entwicklungsgesetz im Acte der Zeugung scharf bestimmt wird. Eine archiblastische Zelle durchläuft sonach niemals eine Entwicklungsstufe, in der sie eben so gut Muskel- als Nerven- oder Epithelialzelle werden könne, und in welcher es etwa blos von äusseren Verhältnissen abhinge, ob sie das eine oder das andere wird. Jeder Zelle ist vielmehr ihre Entwicklungsbahn vorgeschrieben, und die äusseren Verhältnisse können blos ihren Lauf auf der bestimmten Bahn fördern oder hemmen. — Ganz anders die parablastischen Gewebe. Für sie hat die gesammte neuere Bindegewebslehre den Nachweis geführt, dass eine scharfe Scheidung der Keimzellen nicht besteht. Mögen die Keimzellen durch Wanderung oder durch den Blutstrom von entlegenen Punkten herbeigeführt worden sein, oder mögen sie an der Stelle ihrer späteren Metamorphose sich gebildet haben, immer giebt es eine Zeit, zu der sie eben so gut zu Knorpel- als zu Bindegewebs- oder zu Gefässzellen werden können. Daher diese zahlreichen Substitutionen und Metamorphosen parablastischer Gewebe, daher auch der Mangel an scharfen Gränzen zwischen den wichtigsten Hauptformen dieser Gewebsgruppe.

Wenn nun für die parablastischen Gewebsanlagen ein Stadium histologischer Indifferenz besteht, so besagt dies mit anderen Worten, dass die Besonderheit der späteren Entwicklung in der gegebenen Anlage nur facultativ gegeben ist, und dass der Entscheid darüber in den äusseren Entwicklungsbedingungen liegt. Die wichtigsten Entwicklungsbedingungen liefert der Hauptkeim selbst. Nicht allein bestimmt er durch seine eigene Gliederung und Formung die Gestaltung des parablastischen Körpergerüstes, sondern er wirkt unmittelbar auf die parablastischen Gewebsanlagen ein, und giebt je nach der Art seiner Einwirkung ihrer Entwicklung auch eine bestimmte Richtung.

Zu Begründung des eben ausgesprochenen Satzes kann ich einige Verhältnisse herbeiziehen, welche ich bereits in meiner Schrift über die Häute besprochen habe¹⁾, und es dürfen wohl die damals erhaltenen Ergebnisse um so unverfänglicher erscheinen, als ich zu jener Zeit den Gegensatz zwischen Hauptkeim und Nebenkeim gar nicht kannte.

1) Die archiblastischen Gewebe wirken als ein Vegetationsreiz auf ihre parablastische Umgebung. — Ueberall, wo die Berührung beider Bildungen möglich ist, da entsteht an

¹⁾ l. c. pag. 27—33.

der Gränze ein dichtes Gefässnetz das die archiblastischen Theile umschliesst, oder zwischen dieselben sich eindringt. So entstehen die Gefässnetze, der Cutis, der Schleimhäute, der Muskeln, der Drüsen, ferner die Aderhäute des Auges, des Gehirns und des Rückenmarkes. Während der Zeit der Körperentwicklung, d. h. so lange die archiblastischen Gewebe fortwachsen, entstehen auch fortwährend neue Gefässschichten, während die Zweige der zuerst vorhandenen Schichten theils zu grösseren Stämmen sich umwandeln, theils auch obliteriren. — Wo eine parablatische Gewebsschicht durch das Wachsthum, oder durch besondere Umstände aus der Nachbarschaft der archiblastischen Theile herausrückt, da nimmt ihr Capillargehalt rasch ab, indem sich die Röhren schliessen. Ein Beispiel hierfür haben wir früher im Verhalten der geplatzten Eierstocksfollikel kennen gelernt. Alle gefässarmen Theile sind solche, welche nur aus parablatischem Gewebe bestehen, wie die Knorpel, die Sehnen, die fibrösen und die serösen Häute. Auch die Haut und die Schleimhäute besitzen ihren erheblichen Capillarreichthum in den Schichten, welche unmittelbar an die Epithelialbelege, oder an die eingeschobenen Drüsen anstossen, an den von den archiblastischen Theilen entlegeneren Orten sind sie ärmer an Gefässen.

In der ersten Zeit der Körperentwicklung geht auch die Bildung der eigentlichen Bindestubstanzen, d. h. der Gewebe mit Intercellularsubstanz ausschliesslich von den Gefässwandungen aus. Die Anlagen dieser Gewebe unterscheiden sich Anfangs in Nichts von den Gefässanlagen. Es wachsen zahlreiche, aus verzweigten Zellen bestehende Sprossen von der äusseren Wandung der Gefässe hervor¹⁾; dieselben verbinden sich unter einander, und bilden ein dichtes Maschenwerk, in dessen Interstitien dann eine schleimige Zwischenmasse auftritt. Solche mit den Gefässwänden zusammenhängende Netze verzweigter Bindegewebszellen bilden sich nun in der ersten Zeit der Entwicklung überall da, wo grössere Lücken im Hauptkeime auszufüllen sind, um das Medullarrohr, um die Chorda herum, unter dem oberen Gränzblatt u. s. w. Sie erfahren in um so unvollständigerem Maasse die Umbildung zu Gefässen, je weniger sie von archiblastischen Theilen unmittelbar berührt werden. Eine völlige Trennung der Zellen von den erzeugenden Gefässen und von einander findet zuerst in der Gewebsmasse statt, welche die Chorda umgibt, und durch die stattfindende Isolation der Zellen wird die Metamorphose jenes Gewebes in Knorpel eingeleitet.

Fassen wir unter der Voraussetzung des von den archiblastischen Geweben auf die parablatischen ausgeübten Reizes das Obige zusammen, so ergibt sich, dass durch die höheren Grade der Reizung das parablatische Gewebe zur Gefässproduction bestimmt wird, während sich bei geringeren Reizgraden bloss ein Gewebe mit Intercellularsubstanz bildet. Es stimmt dies mit der pathologischen Erfahrung, nach welcher bei acuter Reizung in bindegewebigen Theilen Gewebsneubildung statt findet, und zwar in der Reihenfolge: Formlose Zellen, Gefässröhren, Bindegewebe. Je chronischer die Reizung verläuft, um so mehr tritt die Gefässneubildung hinter der Bildung faserigen Bindegewebes zurück.

2. Die Entwicklung parablatischer Gewebe wird durch die mechanischen Einwirkungen beeinflusst, welchen sie Seitens ihrer Umgebung, und vor Allem Seitens der umgebenden archiblastischen Gewebe ausgesetzt sind. — Von diesem Satz habe ich in der angeführten Schrift hauptsächlich den Theil zu entwickeln gesucht, welcher sich auf das faserige Bindegewebe bezieht. Ich war dort zu dem Ergebniss gekommen, dass sich der Muskel seine Sehne und seine

¹⁾ Wenn ich in obiger Darstellung die Vegetation parablatischer Zellen von den Gefässwandungen ausgehen lasse, so soll dadurch die Frage nicht präjudicirt werden, ob die fraglichen Zellen aus dem Innern der Gefässe hervorgetreten, ob sie längs der Gefässe fortgewandert, oder ob sie endlich durch Proliferation der Wandzellen entstanden sind. Wanderzellen spielen unzweifelhaft bei der Entwicklung des Nebenkeims eine grosse Rolle, aber kaum die einzige.

Fascie, der wachsende Knorpel sein Perichondrium, das Auge seine Kapsel, das Blutgefäss seine Scheide erzeugt. Es entsteht nämlich überall da, wo die Bindestanz einer dauernden, oder oft wiederholten Zugwirkung ausgesetzt ist, ein fibröses Band, oder eine Sehne, deren Faserrichtung mit der Zugrichtung zusammenfällt. Wo eine Bindegewebsschicht anhaltenden, oder oft wiederholten gleichgerichteten Druck erfährt, da bildet sich eine fibröse Platte von geschichtetem Bau, mit einer in der Regel gekreuzten Faserung, deren Fasern in Ebenen senkrecht zur Druckrichtung verlaufen. Wo endlich das Bindegewebe Zerrungen mässigen Grades erfährt, die bald in der einen, bald in der anderen Richtung erfolgen, da treten lockere Bindegewebsschichten auf, mit gekreuztem Faserverlauf und mit eingestreuter Schleimsubstanz, oder Fett.

Während für das faserige Bindegewebe die Bedingungen der besonderen Ausbildung ziemlich klar vor Augen liegen, sind sie für andere Gewebsformen, wie für den Knorpel und den Knochen weniger offenbar. Für den Knorpel sind indess zwei Punkte von unzweifelhafter Bedeutung. Die weiche parabolische Gewebsanlage muss, damit sie zu Knorpel werde, in einer gewissen Reichlichkeit angehäuft sein, und sie darf während der Zeit der Consolidation keine inneren Verschiebungen erfahren. Erstere Bedingung findet sich, wie wir gesehen haben, zuerst in dem Raum erfüllt, welcher unterhalb des Medullarrohres um die Chorda herumliegt. — Ein Wegfallen jeglicher, durch äussere Kräfte bewirkten Verschiebung ist wohl im wachsenden Organismus, in welchem alle Theile fortwährend ihre Grösse und Lage ändern, kaum für irgend eine Gewebsmasse denkbar. Dagegen können, wenn die weiche Gewebsmasse eine gewisse Dicke besitzt, die Verhältnisse sich so gestalten, dass die, durch die äusseren Kräfte herbeigeführten Verschiebungen blos in den Randschichten, und zwar in einem, von aussen nach innen abnehmenden Maasse zur Geltung kommen. Es werden alsdann die äusseren Schichten eine andere gewebliche Metamorphose erfahren als die inneren, jene werden zu faserigem Gewebe, diese allein zu Knorpel werden. Dies Verhältniss zeigt sich nun in der That bei der Anlage der Wirbelsäule. Die Scheidung von Knorpel, Periost und Zwischenwirbelscheiben erfolgt allmählig, und zwischen den differenten Gewebsschichten sind Anfangs nur graduelle Unterschiede vorhanden, welche in der Dichtigkeit der Zellenlagerung, in der Form und Grösse der Zellenhaufen sich aussprechen, und die je durch sämtliche Uebergänge vermittelt sind. Erst später scheiden sich die eigentlichen Knorpelkerne schärfer vom Periost und von den Gelenkscheiben. Ähnliches beobachtet man auch bei anderen Abschnitten des knorpeligen Skeletts, bei den Bogenstücken, beim Schädel und bei den Extremitäten. — Dass bei der Gliederung des knorpeligen Skeletts in erster Linie die Muskeln in Betracht kommen, das ist schon früher hervorgehoben worden. Es wird daraus verständlich, dass überall die Gelenke der Muskelvertheilung angepasst sind, und dass die Gelenkgliederung eines grösseren Knorpelstückes da ausbleibt, wo die Muskeln unentwickelt sind, wie z. B. an der Schädelbasis.

Ueber die Bedingungen der Knochenbildung vermag ich zur Zeit wenig auszusagen, indem die Verknöcherung bis jetzt nur beiläufig in den Bereich meiner Untersuchungen gefallen ist. Dass auch bei der Knochenbildung mechanischen Einflüssen eine entscheidende Bedeutung zukommt, dafür sprechen schon die pathologischen Erfahrungen über Callusbildung, besonders aber die schönen Untersuchungen von Hermann Meyer über die Architectur der Spongiosa,¹⁾ nach welchen die Anordnung der eigentlichen Knochensubstanz im Knochen die allerinnigste Beziehung zur statischen Bedeutung der betreffenden Skelettstücke darbietet.

¹⁾ H. Meyer, Reichert's u. Du Bois's Archiv. 1867. pag. 615.

Im Anschluss an die Besprechung des parablatischen Körpergerüsts mögen hier noch einige zusammenfassende Bemerkungen über die Entwicklung des Gefässsystems Raum finden.

Aus der früheren Darstellung ist erinnerlich, dass bei der Entwicklung des Gefässsystems mehrere verschiedenartige Momente in Betracht kommen. Es sind nämlich hierbei auseinander zu halten: Die Bildung der Gefässlücken, diejenige des parablatischen und die des archiblatischen Gefässrohres. — Der Gegensatz zwischen den Capillargefässen einerseits und den arteriellen, venösen und lymphatischen Gefässstämmen andererseits beruht nach vollendeter Entwicklung darin, dass jene nur aus parablatischem Material gebildet sind, diese aber gemischte Wandungen besitzen. Den Capillaren reihen sich in der Hinsicht gewisse Venensinus, so vor Allem die Venensinus der dura mater an, während andere als Sinus bezeichnete Räume in die Kategorie der gemischten Gefässe gehören.

Die Bildung der Gefässlücken, d. h. der Räume, in welchen Gefässe sich bilden können, hängt, wie dies genügend erörtert worden ist, auf das Innigste mit der Gliederung des Hauptkeimes zusammen. Die Gefässlücken sind in der Regel durchaus keine eigentlichen Canäle, sondern sie erscheinen zwischen den archiblatischen Primitivorganen als Rinnen, oder als flache Spalten, welche nach verschiedenen Richtungen hin offen, und nichts weniger als regelmässig umgränzt sind, (man denke z. B. an die Gefässlücken für die Aorten, oder für die Cardinalvenen). Selbst der Herzraum ist Anfangs eine Spalte, welche nach verschiedenen Richtungen hin offen ist, und erst später gestaltet sich die Wand dieses Raumes zu einem, mit nur wenigen Hauptöffnungen versehenen Schlauch.

In das System der Gefässlücken treten in bekannter Weise die parablatischen Gefässanlagen ein. Diese werden hohl, und es entsteht hierdurch ein geschlossenes blutführendes Canalwerk. Dasselbe liegt lose in einem System von Hohlräumen, deren äussere Wandungen nur von archiblatischen Theilen gebildet sind. Wenn aus den dünnen Endothelialröhren Blutflüssigkeit transsudirt, so muss sie im umgebenden Raum sich sammeln, sie kann sich durch die zusammenhängenden Spalten verbreiten, und findet möglicher Weise schon jetzt an bestimmten Stellen wieder einen Rückfluss in das endotheliale Röhrensystem. — Diese primitivste Form eines Blutgefässsystems und eines, der äusseren parablatischen Wand entbehrenden perivascularären Lymphsystems mag vielleicht bei niedrigen Thierformen verbreiteter vorkommen. Bei den Säugethieren und beim Menschen hat sich diese primitive Organisation des Gefässsystems in den nervösen Centralorganen und in der Retina erhalten. An diesen Localitäten wird die äussere Wand der perivascularären Röhren nur von Nervenmasse gebildet, und sämtliches parablatisches Gewebe, welches in diese Organe eintritt, verbleibt ausschliesslich in der Wand der Blutgefässe¹⁾.

¹⁾ Kölliker (Lehrbuch der Histologie 5. Aufl. pag. 314) giebt an, dass die perivascularären Lymphcanäle des Gehirns innerhalb einer structurlosen Membran verlaufen sollen, welche er selbst an den Arterien, und später Robin an den sämtlichen Gehirngefässen beschrieben habe. Es liegt dieser Angabe, sowie den Angaben verschiedener anderer Autoren über die Beziehung meiner Ergebnisse zu denen von Robin eine Verwechslung zu Grunde. Robin (*Journal de la physiologie par Brown-Sequard*, vol. II, Oct. 1859 pag. 537) hat eine dünne structurlose Membran beschrieben, welche an den Capillaren von 10 bis 20 μ . Dm. beginnt, und weiterhin als Gränzschrift die Adventitia aller kleinen Arterien und Venen (von Robin *capillaires de deuxième et de troisième ordre* genannt) umgiebt. Innerhalb dieser Gränzschrift sah Robin häufig frei bewegliche Körperchen, Fettkörner, Hämatoidinkörner u. s. w. Soweit diese Schicht die ächten Capillaren umgiebt, fällt sie zusammen mit der Adventitia capillaris, welche ich, gleichzeitig mit Robin an den Gehirngefässen beschrieben habe (*Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie* Bd. X. p. 340). — Ob nun die Adventitia der Gehirngefässe selbstständige Lymphkanäle enthält, das vermag ich nicht zu sagen; Robin's Beobachtungen beweisen diese Möglichkeit nicht, sondern sie sprechen für eine adenoide Metamorphose der fraglichen Schicht. Die Canäle aber, welche ich injicirt, und als perivascularäre Canäle von Gehirn und von Rückenmark beschrieben habe, (*Z. f. w. Z.*, Bd. XV.) liegen nach aussen von der Adventitia und von der Robin'schen Membran, zwischen der letzteren und der Markmasse von Gehirn und von Rückenmark.

Einen etwas höheren Grad von Organisation erreicht das Gefäßsystem dadurch, dass von den zuerst vorhandenen Endothelialröhren Fortsetzungen an die Wandungen der umgebenden Hohlräume hinfreten, an diesen sich ausbreiten und unter einander sich verbinden. Es erhalten also jetzt die archiblastischen Theile unmittelbare parablastische Bekleidungen, und in diesen kann ein Theil der Zellen natürlich auch wiederum zu Blutgefäßen sich umwandeln. Die perivasculären Lymphräume sind bei dieser fortschreitenden Ausbreitung der parablastischen Gewebe nicht verschwunden, dagegen sind sie durch das sich ausbreitende Gewebe ringsumher umhüllt worden. Es erscheint so als zweite Entwicklungsstufe des Gefäßsystems ein Canalwerk von Blutgefäßen und ein solches von Lymphgefäßen, welche beiden je nur durch dünne Zellenlagen von einander getrennt sind, im Uebrigen aber beide eine geschlossene Wand besitzen. Wir können, wenn wir wollen, auch jetzt noch die Lymphgefäße als perivasculäre Räume bezeichnen, da sie die Blutgefäße noch allenthalben nahe berühren. Dies Entwicklungsstadium finden wir bei den niedrigeren Wirbelthierklassen, vor Allem bei den nackten Amphibien sehr verbreitet. Bei den Säugethieren sind es die bindegewebsarmen Drüsen (Speicheldrüsen, Schilddrüse, Nieren, Hoden u. s. w.), in welchen sich das Gefäßsystem in der Form erhalten hat.

In eben dem Maasse, als das parablastische Gewebe an Menge zunimmt, müssen die Lymphräume sich verengen, und es muss dabei ihre unmittelbare Beziehung zu den Blutgefäßen mehr und mehr in den Hintergrund treten. Ihr Netzwerk breitet sich jetzt in mehr selbstständiger Weise neben dem Netzwerke der Blutgefäße aus, und kann von jenem durch breite Bindegewebsbrücken geschieden sein.

Es ergibt sich aus obiger Darstellung, dass die ersten Lymphräume Hohlräume sind, welche bei der Ausbreitung der parablastischen Gewebe ausgespart bleiben, und wie man sieht, so gilt dasselbe auch von den serösen Höhlen, an deren Bedeutung als Lymphseen nach allen neueren Forschungen keine Zweifel mehr möglich sind¹⁾.

Die Bildungsgeschichte der archiblastischen Gefäßwand liegt für das Herz und für die absteigenden Aorten am klarsten vor. Dort ist es die untere Schicht der animalen, hier der Stammtheil der vegetativen Muskelplatte, welche das Material dazu liefern. Schon beim Herzen, noch mehr aber bei den Aorten tritt die Umwachsung des parablastischen Gefäßrohres durch die archiblastische Gewebsschicht nur allmählig ein. Nach stattgehabter Umwachsung treten Sprossen des endothelialen Rohres zwischen die Muskelemente, und durch sie hindurch. Es entsteht hiermit eine gemischte Media, und jenseits derselben entwickelt sich wieder eine vorwiegend, oder rein parablastische Gewebsschicht, das Pericardium, oder die Gefäßadventitia.

Die Ableitung der Gefäßmuskeln vermag ich noch nicht für das gesammte spätere Gefäßsystem zu geben. Die Gefäße des Urnierensystems und diejenigen des Darmsystems beziehen ihre Musculars von den Mittelplatten. Woher sie dagegen den Gefäßen der animalen Leibeswand zukommen, das weiss ich nicht mit Sicherheit zu sagen. Ich vermute, dass die Musculars dieser Gefäße allmählig längs der parablastischen Gefäßröhren von den Aorten aus in die Leibeswand hineinwachsen. Auch den glatten Muskeln der Haut und denjenigen des Auges, bin ich geneigt, diesen Ursprung zuzuschreiben. Möglich wäre es indess immerhin, dass jene Schicht, die sich vom unteren Gränzblatt ablöst (vergl. pag. 173), die Bedeutung einer vegetativen Muskelanlage hätte. Hierüber sind fernere Untersuchungen nöthig.

¹⁾ Mit der obigen, aus der Entwicklung abgeleiteten Darstellung über die Beziehung des Bindegewebes zu den Lymphgefäßen möge man diejenige vergleichen, welche ich seiner Zeit, ohne von der Entwicklung Kenntniss zu haben, aus rein anatomischen Betrachtungen abzuleiten verursacht habe. (Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XIII. pag. 466.)

Die Abhängigkeit des Wachstums von der Zeit. — Widerstände des Wachstums.

Die Eigenschaften des Wachsthumsgesetzes, welche wir früher zu formuliren gesucht haben, beziehen sich ausschliesslich auf die räumliche Vertheilung der Wachstumsgeschwindigkeiten über die Keimscheibe, und zwar in einer sehr frühen Periode der Entwicklung. Eine vollständige Kenntniss des Wachstums verlangt nun aber auch die Feststellung seiner Abhängigkeit von der Zeit. — Für die späteren Perioden der Entwicklung werden sich mit Hilfe der Wage sehr wichtige Ergebnisse gewinnen lassen, wenn man die relativen Gewichtszunahmen vergleicht, welche die einzelnen Theile in gegebenen Zeiten erfahren. Für die frühesten Entwicklungsstadien indess lässt uns natürlich die Wage im Stich, und man könnte hier höchstens auf Umwegen suchen, brauchbare Volumensbestimmungen herzustellen. — Ich habe bis jetzt keine auf das zeitliche Wachsthumsgesetz bezüglichen Messversuche angestellt, und ich muss mich daher begnügen, hinsichtlich desselben die wenigen Sätze mitzutheilen, welche aus der unmittelbaren Betrachtung des Entwicklungsganges ableitbar sind.

1) Das zeitliche Wachsthumsgesetz ist im Allgemeinen ein abnehmendes. Es ergibt sich dies selbstverständlich aus der Erfahrung des täglichen Lebens, wonach der Gesamt-Organismus sowohl, als seine einzelnen Theile zu gegebenen Zeiten zu wachsen aufhören, und wonach in späteren Perioden des Wachstums die Grösse der relativen und der absoluten Gewichtszunahmen für gleiche Zeiträume immer mehr sinkt. Es ist möglich, dass in der allerersten Zeit der Entwicklung für einzelne Abschnitte der Keimscheibe ein beschleunigtes Wachstum vorkommt, so dass deren zeitliches Wachsthumsgesetz erst steigt und dann erst fällt. Eine Untersuchung dieser Möglichkeit wird indess nur an der Hand genauer Messungen möglich sein.

2) Das zeitliche Wachsthumsgesetz ist für verschiedene Punkte der Keimscheibe ein verschiedenes. Dieser Satz, welcher im Folgenden noch eine speciellere Ausführung erhalten wird, lässt sich zum Theil schon für sehr frühe Entwicklungsperioden bestätigen. So haben wir gesehen, dass während am hinteren Leibesende immer neue Theile der Keimscheibe in die Keimzone hereingezogen werden, am vorderen Leibesende etwas derartiges nicht vorkommt, und wir sind im Stande gewesen, gewisse Gegensätze in der Entwicklung von Kopf und von Schwanz auf diesen Unterschied im zeitlichen Wachstum zurückzuführen.

3) Die relative räumliche Vertheilung der Wachstumsgeschwindigkeiten ändert sich mit der Zeit, und zwar entfernen sich die jeweiligen Maxima der Wachstumsgeschwindigkeit mehr und mehr vom ursprünglichen Centrum, und rücken der Peripherie zu. Der Beweis für diesen Satz ist aus einfachen Betrachtungen leicht zu führen. Das Maximum der Wachsthumsumme fällt im Beginn der Entwicklung in den Theil des Keims, der zur Nervenanlage wird, und vor Allem in den Gehirnabschnitt derselben. Das Gehirn, das Auge, das Rückenmark und die Ganglien sind bekanntlich beim Embryo ganz unverhältnissmässig gross, und zwar ist ihr relatives Uebergewicht um so ausgesprochener, je früher die Periode des Wachstums. Die am raschesten wachsenden Theile des Körpers nähern sich nun aber auch am frühesten dem Maass ihrer definitiven Ausbildung, und während ihre Zunahme je länger je geringer wird, wachsen die Muskeln stätig fort, und erreichen erst in einer verhältnissmässig späten Zeit den Culminationspunkt ihrer Wachsthumsumme. Für die epithelialen Organe endlich tritt solch ein Culminationspunkt gar nicht ein, sie wachsen fort und fort, so lange als überhaupt das Leben dauert. — Wenn wir also den Gang des zeitlichen Wachstums-

gefälles für die verschiedenen Bildungen graphisch veranschaulichen wollen, so kann dies durch drei übereinander gezeichnete Curven geschehen, von welchen die eine, das Nervenwachsthum bezeichnend,

am höchsten beginnt und am frühesten abfällt, die zweite, die Curve des Muskelwachsthum, weniger hoch beginnt und später abfällt, die dritte endlich, die Epithelialcurve, den niedrigsten Gipfel, aber auch das geringste Gefäll hat. Für die Nerven- und die Muskelleurve fällt die Periode des numerischen Wachsthum in den hohen, die des bloß trophischen Wachsthum in den abnehmenden Theil; bei den epithelialen Organen kommt der Gegensatz von numerischem und trophischem Wachsthum grossentheils gar nicht zur Entwicklung.

Das andauernde Wachsthum der epithelialen Organe äussert sich nicht allein in der Abschuppung der äusseren Haut und gewisser oberflächlicher Schleimhäute, sowie im Wachsthum der Haare, Nägel u. s. w., sondern auf ihm beruht auch jegliche Absonderung. Jede Absonderung, mag sie mit regelmässiger Ablösung der Secretionszellen verknüpft sein oder nicht, ist ihrem Wesen nach als ein Wachsthumsvorgang aufzufassen, und es ist klar, dass wenn den verschiedenen epithelialen Organen durch ihre oberflächliche Lage nicht die Möglichkeit dargeboten wäre, an der Stelle des neu angehäuften Materiales früher Dagewesenes wieder nach aussen abzugeben, die Masse des Körpers nicht nur in der Jugend, sondern zeitlebens fort und fort zunehmen müsste.

Aehnlich den epithelialen Geweben wachsen auch die parablastischen ohne Aufhören. Im Allgemeinen treten die neu sich bildenden Elemente als farblose Zellen in's Blut, machen die Metamorphose zu rothen Körpern durch, und lösen sich schliesslich wieder auf, um neuen Elementen Platz zu machen. Daneben findet aber im ganzen Körper eine fortdauernde langsame Vermehrung des Vorrathes an festen parablastischen Gewebe statt. Die Lederhaut, die Fascien, das intermuseulären und interglanduläre Bindegewebe, die Gefässwandungen u. s. w. nehmen an Masse fortwährend zu, daher wir den alternden Körper unverhältnissmässig viel reicher an diesen accessorischen Geweben finden, als den jugendlichen. Für das Verhältniss des Nebenkeimes zum Hauptkeim, sowie für das Verhältniss der Producte des Hauptkeimes zu einander ergibt sich sonach der Satz, dass das Wachsthum der physiologisch tiefer stehenden Gewebe mit zunehmendem Alter mehr und mehr das Uebergewicht über das der höher stehenden Gewebe erhält.

Wachstumswiderstände. Die Beobachtung zeigte, dass gewisse Theile des embryonalen Körpers mit einem Mal in ihrer Entwicklung zurückbleiben können, ohne dass der verfolgbare Gang des Wachsthumsgesetzes eine Erklärung dafür darböte. Dahin gehören z. B. die Chorda dorsalis, die Urnieren und die Sexualdrüsen. Der Entwicklungsstillstand kann entweder ein bleibender, oder er kann nur temporär sein, wie z. B. das letztere bei den Sexualdrüsen der Fall ist. — Eine genauere Ver-

folge der Umstände, unter welchen der Entwicklungsstillstand erfolgt, zeigt gewisse Begleiterscheinungen, welchen die Bedeutung von Wachsthumswiderständen zukommt, und von welchen sonach das Zurückbleiben der Entwicklung sich ableiten lässt. — Wenn das Wachsthumstreben eines Theiles gegeben ist, so kann die Massenzunahme desselben hintangehalten werden, entweder weil der Ausdehnung bedeutende mechanische Hindernisse im Wege stehen, oder weil die zum Wachsthum nöthige Nahrungszufuhr ausbleibt. Beides kommt im wachsenden Organismus vor und zwar treffen wir als Hemmungsmittel der ersten Art gewisse, aus elastischer Substanz gebildete Membranen; als Hemmungsmittel der zweiten Art die Musculaturen einzelner Gefässe.

Auf eine Ausdehnungshemmung durch eine elastische Membran ist in erster Linie der Stillstand in der Entwicklung der Chorda dorsalis zu beziehen. — Dieser, in der Zone des raschesten Wachsthums befindliche Theil bleibt frühzeitig in seiner Entwicklung zurück, und es fällt dies Zurückbleiben zusammen mit der Bildung einer festen elastischen Scheide, deren erste Spuren bis in das 7. Stadium hinauf reichen, und deren Dicke in der Folge mehr und mehr zunimmt. Die Ausdehnung des Zellenstranges kann von da ab nur erfolgen, indem die umgebende Membran ausgedehnt wird, und da mit zunehmender Ausdehnung der Widerstand wächst, so werden jeweilen die elastischen Kräfte der Scheide den ausdehnenden Wachsthumskräften der Chorda das Gleichgewicht halten. — Ausser der Chorda ist noch die Linse als ein Organ namhaft zu machen, welches durch eine elastische Membran im Wachsthum gehemmt wird. Dieselbe ist ein epitheliales Organ, und müsste somit, laut dem Wachsthumsgesetz fort und fort wachsen, wenn nicht ihrer Ausdehnung in der Kapsel ein mechanischer Widerstand gesetzt wäre. Das andauernde Wachsthumstreben der Linse ist übrigens zeitlebens zu erkennen. Es äussert sich nämlich in jener Verdichtung, welche an der Linsensubstanz von früher Jugend bis in's späte Alter stätig fortschreitet.

Es ist hier der Ort, über die Bildungsgeschichte der elastischen Substanzen und der sogenannten elastischen Gewebe meine Ansicht auszusprechen.¹⁾

Bekanntlich kommen elastische Substanzausscheidungen in ausserordentlich weiter Verbreitung im Organismus vor. Ausser in den eigentlichen elastischen Geweben finden wir solche in der Grundsubstanz des Netzkorpels, in den Glashäuten des Auges, in den Membranae propriae zahlreicher Drüsen und Basalhäuten gewisser Schleimhäute, in der Primitivscheide der Nervenfasern, im Sarkolemm der Muskeln u. s. w. Die Substanzen, welche wir als elastische zusammenfassen können, haben die gemeinsamen physikalischen Charaktere einer grossen Durchsichtigkeit, eines starken Lichtbrechungsvermögens, einer ziemlichen Sprödigkeit und einer vollkommenen Elasticität. Ihre chemischen Charaktere sind vorwiegend negativer Art, sie zeichnen sich im Allgemeinen durch grössere Resistenz gegen kochendes Wasser und gegen anderweitige lösende Reagentien aus, indess zeigt sich, dass in der Hinsicht eine Reihe verschiedener Gradationen vorhanden sind, welche es rechtfertigen, von chemischer Seite verschiedene elastische Substanzen auseinander zu halten.

Gegenüber der weiten Verbreitung, in welcher elastische Substanzen vorkommen, hat die Aufstellung einer Gruppe der elastischen Gewebe etwas gekünsteltes, und sie rechtfertigt sich blos durch eine

¹⁾ Mit der folgenden Darstellung vergl. man Leydig (Lehrbuch der Histologie pag. 27 u. f.), mit welchem ich in den meisten Punkten vollständig übereinstimme.

vorläufige Bequemlichkeit. — Auch wird man diese Gewebsgruppe wohl bald als eine selbstständige fallen lassen, und dafür von einer elastischen Metamorphose gewisser, zum Theil völlig verschiedenartiger Gewebe reden. Jedenfalls setzt die Geschichte dieser Gewebsgruppe vor Allem voraus, dass man über die Bedingungen der Abscheidung von elastischer Substanz in's Reine kommt.

Übersehen wir nun die Verhältnisse, unter welchen elastische Substanz auftritt, so muss es auffallen, dass in einer sehr grossen Zahl von Fällen die elastische Substanz da auftritt, wo bindegewebige Theile an archiblastische Zellen stossen. Als Belege hierfür ergeben sich: die Scheide der Chorda dorsalis, die Linsenkapsel, die Basalmembranen der Schleimhäute, die Membranae propriae der Drüsen, die Primitivscheiden der Nervenfasern, die Sarkolemmnscheiden der Muskelfasern. Ueberall, wo die genauere Verfolgung möglich ist, erweisen sich die elastischen Gränzmembranen als dem Bindegewebe zugehörige Theile, und, wie dies besonders an der vorderen elastischen Lamelle der Hornhaut so vortrefflich sich nachweisen lässt, so können sie ohne scharfe Gränze in die übrige Grundsubstanz des Bindegewebes übergehen. Wir können sie demnach als Schichten von Bindegewebsgrundsubstanz auffassen, welche unter dem Einfluss der anstossenden Zellen eine besondere Metamorphose erfahren haben. Worin das Wesen dieser Metamorphose besteht, ob in einer Infiltration von Stoffen, welche die archiblastischen Zellen ausscheiden, ob in Entziehung gewisser löslicher Materien durch die letzteren oder dergl., das muss hier unentschieden bleiben.

Das Zusammenstossen von Bindegewebe und von archiblastischen Zellen kann nicht die einzige Bedingung der Ausscheidung von elastischer Substanz sein, denn für die elastischen Fasern des Bindegewebes oder für diejenigen des Netzkorpels tritt diese Bedingung offenbar nicht ein. Die Bildungsgeschichte des Netzkorpels ist noch immer ein wissenschaftliches Desiderat, ich erlaube mir darüber aus Mangel an Erfahrung keine Bemerkung. Hinsichtlich der feinen elastischen Fasern des Bindegewebes dagegen halte ich es nicht für zweifelhaft, dass sie um Zellen herum sich bilden, denn dafür spricht der Umstand, dass sie in jugendlichen Geweben oft genug scheinbar als die Fortsetzung von kernhaltigen Zellen sich darstellen, und ich muss mich Leydig anschliessen, wenn er die Knorpelkapseln als Prototyp dieser Bildungen aufstellt. Hat sich einmal um eine fein ausgezogene Zelle herum eine elastische Scheide gebildet, so wird die Zelle in ihrem Gefängniss bald verkümmern, und allmählig für die Beobachtung spurlos verschwinden.

Es ist nicht meine Aufgabe in dieser Schrift zu untersuchen, ob zur Bildung elastischer Substanz unter allen Umständen die Berührung einer bindegewebigen Grundsubstanz mit Zellen nöthig ist. Es genügt zu wissen, dass diese Berührung, und zwar besonders die Berührung von Bindegewebe und archiblastischen Zellen fast constant von jener Ausscheidung begleitet wird. — An der Hand dieser Erkenntniss wird es nun aber möglich die Geschichte von einigen jener Gewebe zu untersuchen, welche man speciell als elastische zu bezeichnen pflegt (elastische Platten, elastische Fasernetze, streifige Lamellen u. s. w.). Ein grosser Theil dieser Gewebe ist nämlich auf metamorphosirtes Muskelgewebe, und zwar vorzüglich auf glattes Muskelgewebe zurückzuführen. Die Metamorphose geschieht meines Erachtens so, dass zuerst die Muskelaufanlagen von parablastischem Gewebe durchwachsen werden, wobei dann je um die Muskelplatten, oder Muskelfasern herum elastische Substanz sich ausscheidet, und nun schliesslich unter dem Einfluss dieser Ausscheidung die ursprünglichen Muskelzellen mehr und mehr verkümmern.

Einen ersten Fingerzeig in der eben angedeuteten Richtung geben die Erfahrungen, welche ich im ersten Theil dieser Arbeit über die Bildung des Eierstockstroma's und der Follikelwand mitgetheilt habe. Wir waren im Eierstock einem Gewebe begegnet, welches seiner Anlage und Entwicklung nach

mit dem glatten Muskelgewebe zusammengestellt werden musste, und für das wir den indifferenten Namen Spindelgewebe aufgestellt hatten (pag. 17). In diesem Gewebe sahen wir mit zunehmender Entwicklung der Follikel die einzelnen Zellen mehr und mehr verkümmern, und es traten an deren Stelle streifige Platten von einer, zum Theil sehr grossen Brüchigkeit (pag. 23), welche den streifigen Platten gewisser Gefässintimae vergleichbar erschienen. Hier sahen wir also eine aus glatten Muskelzellen bestehende Anlage allmählig in ein Gewebe übergehen, das wir durchaus unbedenklich für elastisches erklärt hätten, wenn uns seine Eigenschaften ohne seine Geschichte bekannt geworden wäre.

Aehnliche Ergebnisse wie die Geschichte des Eierstocks' ergibt diejenige des Aortenbulbus und der grösseren Gefässstämme. — Der Aortenbulbus wird, wie dies die Embryologie und die vergleichende Anatomie übereinstimmend zeigen, ursprünglich als ein muskulöses Organ angelegt, allein je weiter die Entwicklung voranschreitet, um so mehr tritt das Muskelgewebe zurück, das elastische Gewebe in den Vordergrund, bis dass schliesslich jenes durch das letztere vollständig verdrängt wird. Dessgleichen sehen wir im gesammten Arteriensystem das Verhältniss ausgesprochen, dass elastisches Gewebe und glattes Muskelgewebe sich ersetzen. Innerhalb derselben Schichten, welche in den feinen oder mittelfeinen Arterien ausschliesslich, oder vorzugsweise muskulös sind, treten in den stärkeren Stämmen mehr und mehr Flechtwerke von elastischen Fasern, oder Schichtungen von elastischen Platten hervor, und in den allerstärksten Stämmen erscheinen als Repräsentanten der Muskelzellen bloss noch vereinzelte, äusserst verkümmerte Elemente.

Die Gefässe sowohl, als die Follikel des Eierstockes geben uns übrigens auch noch einen Fingerzeig über eine besondere Bedingung, welche der Bildung elastischer Platten förderlich ist. Es zeigt sich nämlich sowohl für die Innenschicht der Follikel, als für die Wandung der starken Gefässstämme das Gemeinsame, dass sie Seitens ihres Inhaltes unter einem sehr beträchtlichen Drucke stehen, welcher nicht anders als modifizirend auf die Ernährung der Theile wirken kann, und es ist für die Gefässwandungen leicht verfolgbar, wie das Hervortreten des elastischen Gewebes über das Muskelgewebe mit dem zunehmenden Druck des Blutes auf die Wand gleichen Schritt hält. Für das Herz sind selbstverständlich die Verhältnisse ganz andere als für die grossen Arterienstämme, da in ihm beträchtlich hoher Druck mit geringem fortwährend abwechselt.

Der Einfluss der glatten Muskeln auf die Entwicklung macht sich möglicher Weise bei verschiedenen Organen geltend, in auffallendster Weise jedoch äussert er sich bei den Nieren und bei den Sexualdrüsen. — Ich kann hier wiederum auf Beobachtungen verweisen, welche im ersten Theile dieser Schrift (pag. 17) mitgetheilt worden sind. Es hat sich dort herausgestellt, dass beim halb-erwachsenen, oder erwachsenen Thiere die Gefässe in der Umgebung der Reste des Wolff'schen Körpers von sehr mächtigen Muskelschichten umgeben, und auf das äusserste verengt sind. Im unteren Abschnitte des Parovarium ist die Muskelmasse nicht allein um die Gefässe herumgelagert, sondern sie ist auch in die Zwischenräume zwischen den Canälen selbst eingedrungen, und es erscheinen hier die Gefässe nur sehr sparsam und eng. — Hält man diesen anatomischen Befund einer mächtigen Muskelumwachsung und eines beinahe vollständigen Verschlusses der Gefässe zusammen mit der Verkümmernng des, von den Gefässen versorgten Organes, so kann man wohl kaum daran zweifeln, dass die Atrophie auf den Verschluss der Ernährungsbahnen sich zurückführt. Sie ist sonach nur als eine mittelbare, nicht aber als eine

unmittelbare Folge des ursprünglichen Wachstumsgesetzes anzusehen, und die Zellen des verkümmerten Organes, solange sie nicht wirklich zerfallen sind, müssen noch ein latentes Wachstumsbestreben besitzen.

Wie in den Wolff'schen Körpern selbst, so wird auch in den, von ihnen ableitbaren Sexualdrüsen die begonnene Entwicklung durch den Einfluss der, über die Gefässe sich ausbreitenden Muskeln unterbrochen. Beim männlichen Embryo beschränkt sich die Muskelanwachsung auf die grösseren zuführenden Arterienstämmchen, beim weiblichen dagegen dringen die Muskelanlagen in Begleitung auch der feineren Blutgefässe tiefer in die Drüse ein, und rücken der Peripherie derselben immer näher. Die Zellenstränge des Drüsenparenchyms werden mehr und mehr parcellirt, so dass schliesslich jede Drüsenzelle in ihr eigenes Fach eingeschlossen wird. So verbleibt sie nun auf unbestimmte Zeit in latentem Leben, bis sich ihr mit dem Eintritt lebhafter Blutzufuhr die Möglichkeit darbietet, dem Entwicklungsstreben zu genügen, welches ihr fortwährend inne gewohnt hat. — Der Gegensatz zwischen der Entwicklung der Wolff'schen Körper und der Sexualdrüsen findet seinen Grund darin, dass die Unterbrechung der Blutzufuhr für jenes Organ eine weit vollständigere ist, als für die letzteren. Jenes wird daher in seiner Entwicklung völlig stillgestellt, letztere bloss bedeutend hintangehalten und, wie dies die früheren Eierstocksschilderungen genügend ergeben haben, so ist auch die Entwicklungshemmung nicht in allen Schichten des Eierstockes dieselbe, sie ist am beträchtlichsten im peripherischen Theile des Organes, der für die Blutzufuhr am allerungünstigsten gestellt ist.

Bei den Vögeln ergibt sich nun der bekannte Unterschied zwischen dem Eierstocke der rechten und demjenigen der linken Seite. Die Anlage der beiderseitigen Organe ist genau dieselbe, wir haben auch keinen Grund zu zweifeln, dass die Entwicklungsfähigkeit beider dieselbe sei, da wir in der That zuweilen auch im rechten Eierstocke Follikel zu einem gewissen Grad der Ausbildung kommen sehen, dagegen ist aus irgendwelchen, vorerst nicht genauer feststellbaren Gründen der Gefässschluss auf der rechten Seite ein weit vollständigerer. Das Organ verkümmert daher zu einem kleinen Fleischklappen, der schon äusserlich ganz das Ansehen eines aus organischer Musculatur gebildeten Theiles hat.

Von physiologischer Seite bietet der Einfluss der glatten Muskeln auf die Entwicklung noch verschiedene, einer genaueren Untersuchung bedürftige Punkte. Für's Erste kann es auffallen, dass die Muskeln, welche z. B. die Gefässe der Wolff'schen Körper umgeben, Jahre lang, ja durch das ganze Leben hindurch, in tonischer Zusammenziehung verharren müssen, um die Entwicklung der von ihnen versorgten Organe hinten zu halten. Dies könnte indess nur dann befremden, wenn wir nicht wüssten, dass ja sämtliche Gefässmuskeln andauernd tonisch contrahirt sind, und dass die Unterschiede ihrer Contraction, die während des Lebens zur Beobachtung gelangen, bloss graduelle sind. Speciell bieten die Musculars der Sexualgefässe ein Beispiel für Contractionszustände von ungemein langen Perioden. Bei den Thieren z. B., bei welchen die Brunst jährlich nur einmal sich wiederholt, folgt je auf eine kurze Erschlaffung der Muskelschichten wiederum eine jahrlang andauernde Contraction. Endlich haben wir auch in den Umbilicalgefässen Beispiele von Gefässen, welche, mit einer colossalen Muscularis versehen, zu einer gegebenen Zeit sich schliessen, um später niemals wieder sich zu öffnen.

Eine zweite, die embryonalen Gefässmusculars betreffende Frage bezieht sich auf die Nothwendigkeit, und auf die Art der Innervation. Auf diese Frage kann ich hier aus Mangel an Material nicht eingehen. — Ein dritter Punkt ist das Verhältniss zwischen der Contraction der Gefässmuskeln und ihrer eigenen Ernährung. Es ist eine für den Säugethieruterus bekannte Thatsache, dass während der Zeit der Gravidität, d. h. während der Zeit der andauernden Erschlaffung der Muskeln, und der daraus hervorgehenden Congestion zum Organ, die Muskelzellen allmählig sich enorm vergrössern. Ist einmal die

Geburtscontraction des Uterus eingetreten, so nimmt mit der Dauer derselben auch das Volum der Muskelzellen wiederum mehr und mehr ab. Wir haben also das eigenthümlich complicirte Verhältniss, dass die Ernährung und Grösse der Muskelzellen fortwährend durch ihre eigene Thätigkeit regulirt wird. Je mehr sie sich contrahiren, um so mehr setzen sie ihrer eigenen Ernährung einen Widerstand entgegen; sie verkleinern sich also in dem Falle auf doppelte Weise, primär durch die Contraction, und secundär durch die herabgesetzte Ernährung. Aehnliche Erfahrungen haben sich auch für die Muskelzellen des Ovariums machen lassen, von welchen die neueren Beobachtungen bei verschiedenen Thierklassen übereinstimmend gezeigt haben, dass sie zur Zeit der sexualen Congestion eine bedeutendere Grösse und eine specifischere Ausbildung erhalten, als in den intersexuellen Perioden. — So verkümmern auch die Muskelemente in den Gefässen der Wolff'schen Körper, und diejenigen der Umbilicalgefässe im Laufe der Zeit in sehr beträchtlichem Maasse, so dass man an den kleinen Spindelzellen vergebens die auffallenden Charaktere aufsuchen wird, durch welche etwa die Muskelzellen des Darmes sich auszeichnen.

Specifische und individuelle Ausbildung der Organismen, Geschlechtsunterschiede.

Da die Gestaltung und Ausbildung des sich entwickelnden Organismus eine Folge des Wachstums ist, so ist ersichtlich, dass sich eine jede Verschiedenheit der Organisation, mag sie erheblich, oder gering sein, in erster Linie auf Verschiedenheiten des, die Gestaltung beherrschenden Wachsthumsgesetzes zurückführt. Bei gleichem Wachsthumsgesetz sind nur dann Unterschiede der Ausbildung zu erwarten, wenn die äusseren Bedingungen der Ausbildung verschieden sind. Für den Fall zeigt die Erfahrung, dass die Grenzen der Abweichung verhältnissmässig eng gesteckt sind, indem jede beträchtlichere Abweichung der jeweiligen Entwicklungsbedingungen von einem gegebenen Mittelmaass die Bildung eines lebensfähigen Organismus verhindert. Als Abweichungen der Organisation, welche nicht von einem ungewöhnlichen Wachsthumsgesetz, sondern von ungewöhnlichen Entwicklungsbedingungen herrühren, erscheinen die Missbildungen, und es ist keine von den uninteressanten Aufgaben der Wissenschaft, die Entstehung der Missbildungen aus dem gegebenen Wachsthumsgesetz einestheils, und aus den besonderen Entwicklungsbedingungen andernteils abzuleiten.

Wenn es feststeht, dass im Reich der organischen Schöpfung die Form jeweilen nur eine abgeleitete Folge des Wachstums ist, so ergeben sich daraus wichtige Folgerungen für die Zielpunkte des morphologischen Studiums. Nicht allein wird die Geschichte jeder einzelnen Form zu einem eminent mechanischen Problem, sondern es stellt sich auch die Aufgabe, bei Vergleichung verschiedener Formen auf die Eigenschaften der entscheidenden Wachsthumsgesetze zurückzugehen, und in diesen Gesetzen die Bedingungen der sichtbaren Organisationsverschiedenheiten aufzusuchen. Soweit nicht die teleologische Seite der Naturbetrachtung in's Spiel kommt, so wird also die einzelne Form dann erklärt sein, wenn sie aus dem gegebenen Wachsthumsgesetz vollständig abgeleitet ist. Das Verhältniss verschiedener Formen zu einander wird aber dann unserem Verständniss offen liegen, wenn wir für jede Lebensform das zu Grunde liegende Wachsthumsgesetz kennen, und dessen Beziehungen zu den übrigen Gesetzen überschauen werden.

Wir haben früher bereits hervorgehoben, dass das Wachsthumsgesetz, selbst dasjenige der höheren Organismen, verhältnissmässig einfach zu sein scheint. Welche Form die Gleichung haben mag, welche

das Wachsthumsgesetz etwa des Hühnchens, oder dasjenige des Menschen ausdrückt, das wage ich, auch nicht vermuthungsweise auszusprechen. Die innige Ueberzeugung habe ich indess, dass die Formeln der Wachsthumsgesetze für sämtliche Wesen der belebten Schöpfung unter einander in wunderbar einfacher Beziehung stehen. Der organischen Chemie ist es gelungen, in ihren homologen Reihen zahllose Mengen scheinbar völlig verschiedenartiger Verbindungen unter gemeinsame Gesetze zusammenzufassen, und zu zeigen, wie mit der schrittweisen Aenderung gewisser Coefficienten auch eine schrittweise, immer im gleichem Sinne erfolgende Aenderung der physikalischen und chemischen Eigenschaften der Verbindungen Hand in Hand geht. In durchaus entsprechender Weise muss dereinst eine fortgeschrittene Morphologie im Stande sein, auch die einzelnen Gestalten belebter Wesen nach gewissen Grundformeln, und innerhalb dieser Formeln nach der numerischen Abänderung gewisser Coefficienten zu ordnen. Wie in den Reihen chemischer Verbindungen, so werden auch in denjenigen organischer Formen einzelne Glieder ausfallen, sei es, weil sie von Anfang an nicht den Keim der Lebensfähigkeit in sich getragen haben, sei es, weil sie im Laufe der Zeit dem Kampf um's Dasein erlegen sind. — Der unendliche Reichthum an Einzelformen hat bis jetzt den Gedanken zurückgedrängt, als ob bei der Bildung organischer Gestalten einfache numerische Verhältnisse eine Bedeutung haben könnten, doch würde es sicher ein vollständiges Verkennen des Wesens der Schöpfung sein, wollte man nicht annehmen, dass, wie in ihrem übrigen Schaffen, so auch hier die Natur nach umfassend angelegten, einfachen Grundgesetzen arbeitet. Ob diese Grundgesetze organischer Formbildung von uns in ihrem letzten Ausdruck können erfasst werden, das mag man billig bezweifeln; das kann man indess nicht bezweifeln, dass die Ueberzeugung von ihrer Existenz, und das beharrliche Streben nach ihnen für die Forschung reiche Früchte bringen werden.

Die Aufsehung der Gesetze, welche der organischen Formenbildung zu Grunde liegen, ist in doppelter Weise denkbar. Der eine Weg, dessen Gangbarkeit wenigstens a priori sich nicht leugnen lässt, ist der rein deductive. Wie die Formen und Eigenschaften der Krystalle, ohne Rücksicht auf ihr Vorkommen in der Natur, von der Mathematik aus gewissen einfachen Voraussetzungen können abgeleitet werden, so sollten, wie es scheint, auch die Formreihen der organischen Schöpfung aus gewissen angenommenen Grundgesetzen abgeleitet werden können, und es müsste sich dabei herausstellen, wie durch successive Aenderungen im Grundgesetze auch die successiven Uebergänge verschiedener Formen in einander sich erklären. — Der oben mitgetheilte Aufsatz von Herrn Prof. E. Hagenbach beweist, dass die fragliche Aufgabe theoretisch wohl formulirbar ist, ihrer practischen Durchführung aber stellen sich sehr beträchtliche Schwierigkeiten in den Weg, welche grossentheils dadurch bedingt sind, dass jegliche Aenderung der Form auch eine neue Vertheilung der elastischen Kräfte setzt, deren Berechnung nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen geschehen kann. Immerhin ist es möglich, dass dereinst die theoretische Ableitung der empirischen Forschung wenigstens bis auf einen gewissen Punkt entgegen kommen, und ihr hilfreich die Hand darbieten wird.

Weit fruchtbarer, wenn auch im Princip weniger streng, ist der zweite zu den Bildungsgesetzen organischer Formen führende Weg. Es ist dies der empirische Weg, welchen die wissenschaftliche Morphologie seit langem mit dem glänzendsten Erfolge eingeschlagen hat. Zu den zusammengesetzten Formen werden einfache Grundformen gesucht, welche je den gemeinsamen Bauplan einer Reihe von Einzelformen umfassen. Diese Grundformen bezeichnet man als Typen der Organisation. Dieselben lassen sich stufenweise auf immer allgemeineren Ausdruck bringen, und die Lösung der dabei hervortretenden Aufgaben beschäftigt bekanntlich in gleicher Weise die vergleichende Anatomie der lebenden Schöpfung, die Paläontologie und die vergleichende Embryologie.

Beim Studium der Organisationstypen sind bisher die mechanischen Gesichtspunkte wenig in den Vordergrund getreten. Allein es ist klar, dass wenn die Morphologie als eine mechanische, oder, wenn man lieber will, als eine historische Wissenschaft, als eine Wissenschaft des Geschehens betrieben wird, die Kenntniss der Typen eine erhöhte Bedeutung gewinnt. Die Typen zeigen uns jeweilen, bis zu welchem Punkt die Wachsthumsgesetze verschiedener Formen übereinstimmende Eigenschaften beibehalten, von welchem Punkt ab sie beträchtlicher auseinander weichen. Es sind die Typen gewissermassen die Stationen, welche die, nach verschiedenen Endpunkten gehenden Entwicklungsformen gemeinsam durchlaufen, und, sowie das Durchlaufen der räumlichen Zwischenstationen die nothwendige Vorbedingung zur Erreichung eines gesteckten Zieles ist, so erscheint auch das Durchlaufen der einfachen Grundform für den sich entwickelnden Organismus als die mechanische Vorbedingung seiner specifischen Ausbildung. — Völlig streng gilt das Gesagte allerdings nicht. Jeder einzelne Organismus durchläuft nur annähernd mit anderen verwandten Organismen dieselben anfänglichen Entwicklungsstufen, und so erscheint der Organisationstypus immer nur als eine ideale Mittelform, von welcher die eine Specialform nach der einen, die andere nach der anderen Seite hin abweicht. So ähnlich z. B. der Embryo des Vogels und derjenige des Säugethieres einander sein mögen, so sind doch schon merkliche Klassenunterschiede, und innerhalb der Klassen wiederum Ordnungs- und Gattungsunterschiede vorhanden, deren genaues Studium dereinst die vergleichende Embryologie nicht wird unterlassen können. Ja wir können noch weiter gehen, es sind sicherlich schon alle individuellen Eigenthümlichkeiten von frühester Zeit an im Keime angelegt, und gewiss ist die befruchtete Keimscheibe, aus welcher z. B. eine weisse Henne hervorgeht, verschieden von derjenigen, aus welcher eine schwarze sich entwickelt, wenn auch die Unterschiede vorerst noch unserer Beobachtung entgehen mögen.

Die Aufgabe, aus den entwickelten Formen der organisirten Welt und aus der Entwicklungsgeschichte selbst die einfachen Grundgesetze des Wachsthums zu lesen, ist eine umfassende, und sie kann viele Forscher auf lange Jahre beschäftigen. Zeit und Uebung werden auch hierbei fördernd zu Hülfe kommen, und unsere Nachfolger werden Manches auf den ersten Blick verstehen, was uns noch unleserlich erscheint, oder was wir vielleicht von einem allzu beschränkten Standpunkte aus unrichtig lesen. Einzelne Gesichtspunkte können schon bei Specialuntersuchungen hervortreten, und so bin ich auch bei der gegenwärtigen Untersuchung auf einige solche Punkte gestossen, die ich im Nachfolgenden kurz hervorheben will.

Princip der Massenökonomie. Unsere gesammte bisherige Darstellung hat ergeben, dass das Wachsthumsgesetz, welches die Gliederung des Keimes beherrscht, einen einfachen regelmässigen Gang befolgt. Wir sind im Stande gewesen, jegliche Massenanhäufung im Körper auf Eigenthümlichkeiten der ersten Faltenlegung zurückzuführen, und wir mussten daher das Princip localer Wucherungen zurückweisen, von welcher die bisherige Embryologie einen so ausgiebigen Gebrauch gemacht hatte. Wenn nun aber diese Auffassung der Organscheidung berechtigt ist, so ergibt sich als weitere Folge, dass kein einzelner Theil unabhängig von anderen Theilen sich zu entwickeln vermag. Zwei Fälle können vorkommen: Die mächtige Entwicklung eines Theiles kann von einem Zurücktreten anderer Theile begleitet sein, auf deren Kosten der eine sich vergrössert. Es kann aber, zweitens, die kräftige Ausbildung einer ganzen Zone von Bildungen gemeinsam sein, und die besondere Ausbildung des einen Organes ist alsdann nur der partielle Ausdruck für die starke Entwicklung aller, der gleichen Zone entstammenden Organe. So ist z. B. die mächtige Brustmuskulatur des Vogels nur dadurch möglich, dass von der Halsgegend und vom Rücken her die Muskelanlagen an die vordere Brustwand zusammengedrängt sind. Die

mächtige Brustmuskulatur des Gorilla dagegen ist eine Theilerscheinung der eminenten Muskelentwicklung, durch welche dieses Thier überhaupt sich auszeichnet, und sie paart sich daher mit eminent kräftiger Kiefer-, Hals- und Rumpfmuskulatur¹⁾.

Nicht nur bei der relativen Ausbildung der einzelnen Organe eines gegebenen Geschöpfes tritt das Princip der Massenökonomie hervor, es äussert sich auch in besonders auffälliger Weise in den von der vergleichenden Anatomie studirten Verhältnissen der Homologie. Das Auftreten des Schlundapparates z. B. ist eine mechanische Folge des Wachsthum's, und derselbe muss bei allen dem Wirbelthiertypus zugehörigen Geschöpfen in seiner Anlage übereinstimmend auftreten. Ob dagegen dieser Apparat die Ausbildung zu einem Kiemenapparat erfahren soll, oder ob aus ihm die verschiedenartigen Bildungen hervorgehen, die wir bei den höheren Wirbelthieren treffen, das ist Sache der besonderen Ausbildung.

Verschiedenheiten der Gliederung und des Massenwachsthum's, Vollkommenheit der Organisation. — Jedem Geschöpfe kommt im entwickelten Zustand ein gewisser Typus der Körpergliederung und eine, um einen gegebenen Mittelwerth schwankende Körpermasse zu, welche letztere es im Laufe der Zeit durch kürzer, oder länger andauerndes Wachstum erreicht. Die Erfahrung zeigt nun bekanntlich, dass die Eigenthümlichkeiten, wodurch verschiedene Geschöpfe als verwandt, oder verschieden sich ausweisen, weit weniger in der Körpergrösse, denn in der Körpergliederung zu suchen sind. Die Masse, bis zu welcher der Körper eines Geschöpfes anwächst, hängt blos von der Dauer und von der, während der Dauer vorhandenen mittleren Geschwindigkeit des Wachsthum's ab. Die Gliederung dagegen wird durch das Gesetz bestimmt, nach welchem das Wachstum räumlich und zeitlich sich vertheilt, und zwar kommt die entscheidendste Wichtigkeit für die gesammte Gliederung des Organismus den allerersten Perioden der Entwicklung zu. In der allerfrühesten Zeit scheiden sich die animalen Anlagen von den vegetativen, das Nervenblastem von den Muskel- und Drüsenblastemen, der Kopf vom Rumpf, der Stamm von der Peripherie, und diese Scheidungen, so wenig sie einander anzugehen scheinen, stehen doch alle in derselben Abhängigkeit von der räumlichen Vertheilung der Wachsthumsgeschwindigkeit über den sich entwickelnden Keim. Eine Ausbreitung des rascheren Wachsthum's über einen grösseren Abschnitt des Keimes bedingt gleichzeitig ein stärkeres Hervortreten der animalen Organe gegenüber den vegetativen, des Nervenblastemes gegenüber den Muskel- und Drüsenblastemen, des Kopfes gegenüber dem Rumpf, des Stammes gegenüber der Peripherie.

Der bequemen Darstellung halber will ich im Folgenden als primäres Wachstum das-

¹⁾ Mit Göthe'schen Citaten in naturwissenschaftlichen Schriften ist neuerdings des Guten soviel geschehen, dass ein Mehreres darin zu thun fast bedenklich erscheint. Indess bietet doch die Notiz kein geringes historisches Interesse, dass das Princip der Massenökonomie aus seinen Erscheinungen von Göthe bereits erschlossen, und an verschiedenen Stellen der vergleichenden Osteologie nachdrücklich hervorgehoben worden ist. In dem, dem genannten Aufsatz beigefügten Gedichte findet sich z. B. folgende Stelle:

„Siehst du also dem einen Geschöpfe besonderen Vorzug
Irgend gegönnt, so frage nur gleich, wo leidet es etwa
Mangel anderswo, und suche mit forschendem Geiste:
Finden wirst Du sogleich zu aller Bildung den Schlüssel.
Denn so hat kein Thier, dem sämtliche Zähne den 'obern
Kiefer umzäunen, ein Horn auf seiner Stirne getragen,
Und daher ist den Löwen gehört der ewigen Mutter
Ganz unmöglich zu bilden, und böte sie alle Gewalt auf:
Denn sie hat nicht Masse genug, die Reihen der Zähne
Völlig zu pflanzen und auch Geweih' und Hörner zu treiben.“

jene bezeichnen, welches der ersten Organgliederung vorausgeht, als secundäres das spätere Wachstum. Für das primäre Wachstum können wir bei einer summarischen Betrachtung die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von der Zeit vernachlässigen, und bloß diejenige vom Orte in's Auge fassen; beim secundären Wachstum dagegen, das über grosse Zeiträume sich ausdehnt, darf diese Vernachlässigung nicht geschehen. Wollen wir die Bedeutung des einen und des anderen Wachstums in wenig Worten zusammenfassen, so können wir sagen: durch das primäre Wachstum geschieht die Gliederung des Körpers in seine Organe, durch das secundäre Wachstum erreichen die Organe ihre definitive Ausbildung.

Die Uebereinstimmung in der ersten Organisation aller Wirbelthierembryonen zeigt nun, dass während der Periode des primären Wachstums das Wachstumsgesetz für verschiedene Geschöpfe in nur sehr mässigen Gränzen schwankt. Immerhin sind schon für diese Periode Unterschiede vorhanden von Klasse zu Klasse, von Ordnung zu Ordnung, von Gattung und Art zu Gattung und Art, und endlich von Individuum zu Individuum. Ein Theil dieser Unterschiede äussert sich im Bau des Eies, andere treten schon in frühen Entwicklungsperioden im Keim auf, während die feineren bis jetzt unserer Beobachtung entgehen. Jeder Unterschied in der ersten Gliederung des Keimes, mag er auch noch so unscheinbar sein, bedingt eine gewisse Divergenz der Entwicklungsrichtung, und diese führt mit zunehmender Zeit nothwendig zu immer grösser werdenden Verschiedenheiten der Organisation. — Allein nicht bloß darin liegt die Bedeutung der Zeit für die individuelle oder specifische Ausbildung, dass sie die von Anfang an angelegten Divergenzen immer schärfer hervortreten lässt, sondern es wird der Einfluss der Zeit auch dadurch wichtig, dass das Gesetz des secundären Wachstums, besonders für die späteren Entwicklungsperioden, sehr viel grösseren Schwankungen unterworfen ist, als das Gesetz des primären Wachstums. Demgemäss sehen wir, dass z. B. die Zeit der völligen körperlichen Ausbildung auch bei verwandten Geschöpfen in ziemlich breiten Gränzen schwanken kann. Wir sehen ferner, wie eine Menge von specifischen, von individuellen, oder von sexuellen Characteren in später Zeit hervortreten, und alsdann verhältnissmässig rasch sich entwickeln. — Je früher das secundäre Wachstum eines Organes sich abschliesst, um so weniger auffallend erscheinen seine specifischen Abzeichen. Im Gehirn und im Rückenmark z. B. lassen sich über grössere Gruppen verwandter Geschöpfe keine erheblichen anatomischen Unterschiede der Organisation beobachten, dagegen treten die specifischen Abzeichen in üppiger Fülle im Bereich der epithelialen Bildungen hervor, in der Bedeckung und in den äusseren Anhängen der Haut, in der Behaarung oder Befiederung, in den Hörnern, den Klauen u. s. w., und dann vor Allem in den Zähnen. Nicht umsonst hat die specielle Zoologie in diesen Theilen eine so ergiebige Ausbeute zur Unterscheidung verschiedener Formen vorgefunden. Es sind dies die Theile des Organismus, welche am längsten und am ausgiebigsten variabel bleiben, deren Variation aber auch am wenigsten tief in die innere Organisation eingreift.¹⁾ —

Das Motiv der ersten morphologischen Gliederung liegt, wie wir gesehen haben, in der verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit centraler und peripherischer Theile. Je grösser diese Verschiedenheit schon von Anfang an ist, um so früher wird die morphologische Gliederung eintreten, um so mehr wird

¹⁾ Man könnte hier auch den Schwanz aufzählen, als einen Theil, welcher bei nahe verwandten Organismen sehr verschiedene Entwicklung darbietet, und bei dessen Bildung die Abhängigkeit des Wachstums von der Zeit eine grosse Rolle spielt. Für die Länge dieses Körperteiles scheint indess, abgesehen von der Ausdehnung des secundären Wachstums, der Winkel entscheidend zu sein, unter welchem die beiden seitlichen Keimfalten am hinteren Leibesende zusammenstossen. Ein kleiner Unterschied in der Hinsicht muss schon beträchtliche Unterschiede in der Länge der ersten Anlage bedingen.

sie sich aber auch für die Producte der centralen Keimtheile, vor Allem für das centrale Nervensystem geltend machen. Es wird aber andererseits die grösstmögliche Verschiedenheit in der Wachsthumsgeschwindigkeit auseinanderliegender Abschnitte dann zu erwarten sein, wenn das Wachsthummaximum den höchstmöglichen Werth erreicht. Frühe Abgliederung des Keimes, weitgehende Gliederung, und erhebliche Entwicklung des centralen Nervensystems sind also Dinge, die keineswegs gleichgültig neben einander hergehen, sondern die in übereinstimmender Beziehung zu einer gemeinsamen Grundursache stehen. Aus den Erfahrungen früherer Embryologen ergeben sich einzelne Thatsachen, welche als Bestätigung des eben Gesagten dienen können. So ist aus Bischoffs Abbildungen ersichtlich, dass bei Säugethiereembryonen die Gehirngliederung im Vergleich zur übrigen Körperentwicklung früher erfolgt, als beim Hühnchen. Sodann hebt v. Baer in sehr ausdrücklicher Weise hervor, dass die Abschnürung der Embryonen um so rascher und um so vollkommener erfolgt, je höher die Organisation, dass daher Abschnürung und Amnionbildung beim Säugethiere rascher eintritt, als beim Hühnchen. Es macht dieser Forscher sogar darauf aufmerksam, dass auch die bedeutende Länge der menschlichen Nabelschnur als der Ausdruck eines höheren Verhältnisses „der früher aufblühenden Selbstständigkeit des Embryo erscheine.“¹⁾ Sicherlich bietet die vergleichende Embryologie noch eine Reihe solcher Verhältnisse, welche uns jetzt als zufälliges Zusammentreffen erscheinen, die aber mit der Zeit eine tiefere Einsicht in die Beziehungen der verschiedenen primären Wachsthumsgesetze gestatten werden.

Unmittelbar nach der Gliederung, welche das primäre Wachsthum ergiebt, sind die relativen Massenverhältnisse der archiblastischen Gewebsblasteme weit verschieden von den Verhältnissen des reifen Körpers. Immerhin können in ihnen schon gewisse Beziehungen der bleibenden Organisation hervortreten. So wird die relative Menge des Nervenblastems bei dem Geschöpf eine grössere sein, welches auch später durch ein mächtiger entwickeltes Nervensystem sich auszeichnet u. s. w. Die absoluten Zahlen sind hierbei völlig unwesentlich, denn die Beobachtung zeigt, dass die absolut grössten Anlagen für das centrale Nervensystem, sowie für die übrigen Körpertheile gerade den niedrigen Wirbelthierformen, vor Allem den nackten Amphibien zukommen. Durch das secundäre Wachsthum werden die zuerst vorhandenen Massenverhältnisse mehr und mehr ungeändert, und allmählig in die bleibenden übergeführt, indess wird vermöge der ungleichen Betheiligung der verschiedenen Blasteme an den späteren Phasen des secundären Wachstums die bleibende relative Massenvertheilung erst mit Vollendung des Körperwachstums überhaupt erreicht.

Die relative Vertretung der verschiedenen archiblastischen Gewebe, des Nervengewebes, des quergestreiften und glatten Muskelgewebes und des epithelialen Gewebes bietet auch für den erwachsenen Organismus kein geringes Interesse, und sie verdient jedenfalls genauer messende Untersuchungen. Durch sie erhält jedes einzelne Geschöpf einen gewissen physiologischen Charakter, der uns unbewusst in's Auge fällt. Das relative Hervortreten des Nervengewebes bedingt eine physiologische Gliederung aller einzelnen Organthätigkeiten und die Fähigkeit zu complexen Leistungen, welche uns sofort die Organisation als eine feine erscheinen lässt. Das Ueberwiegen der quergestreiften Musculatur giebt selbstverständlich dem Körper das Gepräge der Kraft, und zwar wird dies Gepräge um so mehr dasjenige einer rohen Kraft sein, je mehr die Nervenentwicklung hinter der Muskelentwicklung zurückbleibt, je weniger also die Muskelmasse zu physiologisch gegliederter Leistung verwertlet ist. Das starke Hervortreten der Muskelentwicklung ist es, was wir bei den uns näher stehenden Organismen speciell als thierischen

¹⁾ v. Baer, l. c. I. 149 u. 163.

Charakter bezeichnen, während eine bedeutendere Entwicklung epithelialer Theile, schon vermöge der reicheren morphologischen Gliederung, die diesen Theilen in der Regel zukommt, uns nicht denselben Eindruck macht. — Greifen wir einige Beispiele aus der Säugethierwelt heraus, so zeigt bekanntlich der menschliche Organismus die ausgeprägteste Entwicklung des Nervensystems im Vergleich zu den übrigen Systemen. Innerhalb seines Nervensystems sind es wiederum nicht sowohl die motorischen Centren niedrigerer Ordnung, als vielmehr die coordinirenden Centren höherer Ordnung, welche die grösste Ausbildung besitzen. Dürfen wir hieraus auf das Wachsthumsgesetz zurückschliessen, so ergibt sich, dass beim Menschen die Wachsthumsgeschwindigkeit von Anfang an ein höheres Maximum, als bei irgend einem anderen Geschöpf erreicht hat, dass sie in relativ breiteren Zonen des Keimes beträchtlich bleibt, und dass auch das secundäre Wachsthum während geraumer Zeit anhält. Dafür mag beim Menschen das räumliche Wachsthumsgelände an den Grenzen der Stammzone grösser sein, als bei irgend einem sonstigen Wirbelthier.

Gegenüber dem Menschen muss sein Nachbar, der Affe, vor Allem der vielbesprochene Gorilla, als ein eminentes Muskelthier erscheinen, denn bei annähernd gleicher Körpermasse tritt bei ihm das Muskelgewebe weit mehr in den Vordergrund. Wie wichtig für das Zustandekommen dieses Gegensatzes das secundäre Wachsthum ist, das ergibt sich aus der bekannten Thatsache, dass der anthropoide Charakter der Affen in späterer Zeit weit mehr verwischt erscheint, als in früher Jugend. Es ist dies, wie man sieht, eine Folge des allgemeinen Gesetzes, wonach die, das thierische Gepräge bestimmende Muskelentwicklung die Nervenentwicklung lange überdauert. Mensch und Affe gehen daher eine Strecke weit annähernd dieselbe Bahn, wobei indess der Mensch nach der Seite der cerebralen Entwicklung einen starken Vorsprung vor dem Affen behält, dann aber, wenn das neurale Wachsthum aufhört, ändert sich sofort das Verhältniss. Die fort und fort wachsende Muskelmasse gewinnt nun im Affenkörper das Uebergewicht, und durch dieses wird die ursprünglich so grosse Aehnlichkeit zwischen beiden Organisationen mehr und mehr zum Schwinden gebracht.

Vergleichen wir zwei andere Geschöpfe von annähernd gleicher Körpergrösse, etwa einen Wiederkäuer mit einem gleich grossen Raubthiere, so tritt bei dem Raubthiere nicht nur die neurale, sondern auch die Muskelentwicklung weit mehr hervor, als beim Wiederkäuer, während die epithelialen Bildungen auf ein geringeres Maass herabsinken. Es spricht sich letzteres in der geringeren Länge des Darmes, in der geringeren Entwicklung der Drüsen, in der knapperen Bekleidung der Haut, und in der minder umfangreichen Masse des Zahnmateriales aus. Beim Wiederkäuer dagegen sind gerade die epithelialen Bildungen auf Kosten der Musculatur in beträchtlichem Maasse begünstigt. Derselbe Gegensatz findet sich im Allgemeinen zwischen Raubthier und Nager. Man kann daher die von Vegetabilien sich nährenden Geschöpfe auch in physiologischem Sinne als vorwiegend vegetative Thiere bezeichnen, d. h. als Thiere, bei denen die Organe des vegetativen Lebens verhältnissmässig reich entwickelt sind.

Wie bei verschiedenen Ordnungen, so treten auch innerhalb derselben Ordnung bei verschiedenen Gattungen und Arten, und innerhalb der Arten bei verschiedenen Rassen die Gegensätze einen mehr neutralen, musculären oder epithelialen Organisation auf. Unter unseren Hausthieren können der leichte Renner und das schwere Lastpferd, oder der Jagdhund und die Dogge etwa als Beispiele solcher Gegensätze dienen. Auch wenn wir unter unseres Gleichen suchen wollen, so werden wir keine grosse Mühe haben, die Typen ausgezeichnet neuraler, und diejenigen vorwiegend musculärer Entwicklung in Personen unserer nächsten Umgebung aufzufinden.

Der Gegensatz in der relativen Vertretung der Gewebe spielt auch unter den Geschlechtseigenthümlichkeiten eine wesentliche Rolle. Ich kann hier nicht auf die Aufgabe eingehen, die über Geschlechtseigenthümlichkeiten bekannten Thatsachen zusammenzustellen. Viel schätzbares Material liegt bereits vor, und es wird sich durch planmässige Untersuchung dasselbe leicht bedeutend vermehren lassen. — Ein wichtiges Resultat, das von Allen hervorgehoben wird, welche mit Messungen sich befasst haben, das ist der mehr juvenile Charakter des weiblichen Organismus. Im Bau des Schädels, in der Anlage des Gehirns, in der Entwicklung der Muskulatur, in der Ausbildung der Haut steht je der weibliche Körper dem kindlichen näher als der männliche. Dies Verhalten erklärt sich völlig ungezwungen aus dem Umstand, dass das Wachsthumsgesetz des weiblichen Körpers ein rascheres zeitliches Gefäll zeigt, als das des männlichen. Es hört der weibliche Körper im Ganzen und in seinen Theilen früher zu wachsen auf, als der männliche. — Allein, abgesehen von diesem Verhältnisse, besteht zwischen männlicher und weiblicher Organisation ein Gegensatz, dessen Grund schon in der frühesten Zeit der Entwicklung gelegt werden muss. Es ist dies der Gegensatz in der Entwicklung glatter Muskeln, der bei den Sexualapparaten so auffällig hervortritt. Während beim Mann die organische Musculatur im inneren Sexualapparat eine ziemlich untergeordnete Rolle spielt, so tritt sie beim Weibe weit mehr in den Vordergrund, und vor Allem spielt sie, wie wir gesehen haben, eine entscheidende Rolle bei der Organisation des Eierstockes. Es würde zu weit gegangen sein, wollte man in dem Vordringen der Muskelemente zwischen die Drüsenzellen den letzten Grund suchen, weshalb die ursprüngliche Drüsenanlage zum Eierstocke und nicht zum Hoden wird; allein es ist sicher, dass bei höheren Thieren die Eigenthümlichkeit der Eientwicklung wesentlich darauf basirt, dass jede Zelle in ihr besonderes Fach eingeschlossen wird.

Im Anschluss an das Bisherige können noch die Momente besprochen werden, welche die Vollkommenheit der Organisation bedingen. — Verstehen wir unter Vollkommenheit eines Organismus seine Anpassung an die ihm zugewiesenen Lebensbedingungen, so haben wir eine jede Organisationsform als vollkommen zu bezeichnen, da jede einzelne dieser Anforderung genügt. Das Thier, das z. B. im Dunkeln lebt und kein Auge braucht, ist alsdann eben so vollständig zu seinem Lebensbedarf ausgerüstet, als das im Hellen lebende, sehende Thier u. s. w. In diesem allgemeinen Sinn wird indess in der Regel der Begriff der Vollkommenheit nicht aufgefasst, sondern, wenn man ein Säugethier vollkommener als den Fisch, diesen vollkommener als den Wurm nennt, so hat man dabei einen Gegensatz im Auge, der sich durch einen grösseren Reichthum der Leistungsfähigkeit ausspricht. Das vollkommene Geschöpf besitzt die Fähigkeit zu einer grösseren Anzahl verschiedenartiger Leistungen, und seine elementaren Leistungen sind je unter einander in reichliche Verbindung gesetzt, so dass sie wiederum in mannigfacher Weise zu complexeren sich combiniren können. In erster Linie ist es also die weitgehende Gliederung der Leistungen, welche bei der Beurtheilung der Vollkommenheit in Betracht kommt, und erst in zweiter Linie die Grösse derselben. Die Gliederung der Leistungen setzt aber einestheils eine entsprechende anatomische Gliederung der Organe voraus, anderentheils eine weitgehende innere Organisation des centralen Nervensystems, und eine relativ reichliche Entwicklung des letzteren gegenüber den nicht nervösen Theilen. Diese sämtlichen Momente führen ihren Grundlagen nach auf das primäre Wachsthum zurück. Je höher das Wachsthummaximum, je geringer Anfangs das zeitliche, und je grösser das mittlere räumliche Gefäll ist, um so vollkommener muss auch der Organismus sich gestalten.

Die Vollkommenheit der Organisation wächst nicht proportional mit der Grösse des Organismus, sie wächst sogar nicht nothwendig in gleichem Sinne wie diese. Nichtsdestoweniger ist sie von der

Körpergrösse durchaus nicht unabhängig. — Wir kennen sehr kleine Organismen von relativ grosser Vollkommenheit, wie z. B. die Insecten, deren anatomischer Bau und deren physiologische Leistungen in gleicher Weise das Gepräge weitgehender Gliederung zeigen. So ist klar, dass die Biene oder die Ameise in weit höherem Grade die Bezeichnung eines vollkommenen Geschöpfes verdient, als die weit grössere Gartenschnecke. So ist auch ein kleiner Singvogel ein viel vollkommeneres Geschöpf, als der hundertmal grössere Fisch, weil gleichfalls die Leistungsfähigkeit seines Körpers eine weit vielseitigere ist, als die des letzteren. — Es ist indess leicht ersichtlich, dass die Grösse des Organismus nicht ganz gleichgültig sein kann für die Vollkommenheit seiner Ausbildung. Die Vollkommenheit mancher Leistung beruht auf vorwiegend quantitativer Basis. So ist z. B. die Vollkommenheit des Geruchssinnes sicherlich eine um so bedeutendere, je grösser die Menge der percipirenden Elemente. Die Vollkommenheit jeder Bewegung verlangt ausser der richtigen Gliederung eine gewisse Kraft, d. h. eine gewisse Zahl contractiler Theile. Allein, wenn wir auch nur die Gliederung in's Auge fassen, so ist es klar, dass die Möglichkeit einer anatomischen Gliederung um so weiter geht, je mehr gliederungsfähiges Material vorliegt. Ferner sahen wir, dass eine weitgehende Gliederung auch ein hohes Wachsthummaximum und ein, Anfangs geringes zeitliches Wachsthumgefäll voraussetzt, eine Bedingung, welche eine allzugeringe Gesamtsumme des Wachsthums von vornherein ausschliesst.

Von den Geschöpfen, welche einem gleichen Organisationstypus angehören, verhalten sich die unvollkommenen zu den vollkommenen, wie unreife zu reifen Formen. In innerer und äusserer Ausbildung besitzt die unvollkommenere Form vielfältig die Charaktere, welche den vollkommenen Organismen in ihren früheren Jugendzuständen zukommen. Dabei zeigt sich allerdings, dass die Uebereinstimmung auch bei nahe verwandten Formen niemals eine durchgreifende ist. Sie erstreckt sich nie gleichmässig auf alle Theile, und es erscheint somit die reife unvollkommene Form stets nur als ein verzerrtes Abbild der jugendlichen vollkommenen Form. — Das bekannte und vielbesprochene Verhältniss wird verständlich, sowie wir uns vergegenwärtigen, dass alle Wirkung des Wachsthums eine Summationswirkung ist, bei welcher Raum und Zeit in Betracht kommen. — Gehen wir vom einfachsten denkbaren Fall aus: Von zwei nach demselben Anfangsgesetz wachsenden Organismen höre der eine früher zu wachsen auf, als der andere, er wird nicht allein geringere Grösse erreichen als der andere, sondern er wird auch in allen seinen Theilen auf einer Entwicklungsstufe stehen bleiben, welche vom länger wachsenden überschritten wird. Dieser einfache Fall indess kommt in der Natur wohl niemals vor. Jede Aenderung des Wachsthumsgesetzes erstreckt sich, soweit wir bis jetzt erschen können, über das gesammte zeitliche und räumliche Gesetz, wenn sie auch zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Stellen sehr ungleich ausgesprochen sein mag. Hören zwei verwandte Organismen nicht zu derselben Zeit zu wachsen auf, nachdem sie ursprünglich in derselben Weise zu wachsen angefangen hatten, so muss nothwendig das zeitliche Wachsthumgefäll, hiermit aber auch in jeder Periode das räumliche Wachsthumgefäll bei beiden ein verschiedenes sein. Es wird also wegen des Ineinandergreifens räumlicher und zeitlicher Verschiebungen ein Organismus niemals genau die Formen annehmen können, welche ein anders gearteter vor ihm hatte, auch dann, wenn er durch kürzere Wachsthumdauer, oder durch langsameres Wachsthum hinter jenem zurückbleibt. Im Allgemeinen ergibt sich schon aus den früheren Darstellungen, dass eine gegebene Formänderung für die nachfolgenden Gestaltungen um so folgenreicher wird, je früher sie eintritt. Ein im Beginn der Entwicklung rascher wachsender Keim wird also nach vollendeter Ausbildung auch bei gleicher, oder selbst bei geringerer Wachsthumsumme zum langsamer wachsenden sich verhalten, wie die reifere Form zur unreifen, und es zeigt sich somit auch hierin, dass vor Allem das primäre Wachs-

thum die Stellung entscheidet, welche ein Organismus auf der Stufe der übrigen Organismen einnimmt. Je höhere Werthe die Wachsthumsgeschwindigkeiten im Keime erreichen, um so vollkommener gestaltet sich der Organismus.

Zeugung und Erblichkeit.

Die nachfolgende Besprechung hat nicht wie die bisherigen den Vortheil, an thatsächliches Material unmittelbar anzuknüpfen, auch bitte ich, sie nur als das zu nehmen, was sie einzig sein kann, als den Versuch, auf schwierigem Boden einige Handhaben zu fernerer Forschung zu suchen. — Unter allen Problemen der Physiologie ist vielleicht keines von so früh her und in so weiten Kreisen discutirt worden, als das Problem der Zeugung. Von umfassender Bedeutung für unsere gesammte Naturauffassung, von eingreifendem Interesse für jeden Einzelnen, kam diese Frage der Fragen auch in den Perioden grösster wissenschaftlicher Enthaltsamkeit immer nur mit Mühe und auf kurze Zeit zurückgedrängt werden, und so ist sie denn auch in unserer Zeit wieder mit einer Gewalt hervorgebrochen, welche ein blosses Accordiren kaum mehr gestattet. Je verschiedener aber die Gesichtspunkte sind, von welcher aus eine solche Frage in Angriff genommen werden kann, um so mehr wächst die Aussicht auf endliche Lösung. Auch die Entwicklungsgeschichte des Individuums wird es sonach nicht von sich abweisen können, auf diejenigen Angriffspunkte aufmerksam zu machen, welche ihr Erfolg zu versprechen scheinen.

Der Gedanke, von welchem wir ausgehen können, ist folgender: Die gesammte Entwicklung des Organismus leitet sich von einem Gesetz des Wachsthums ab, welches als eine relativ einfache Function von Raum und von Zeit sich ergibt. Die diesem Gesetz folgende Bewegung wird im Moment der Zeugung auf den Keim übertragen, und, sobald sie einmal ihren Anfang genommen, so ist bei vorhandenen äusseren Entwicklungsbedingungen alles folgende Wachsthum, und hiernit auch alle folgende Gestaltung wesentlich nur eine Frage der Zeit. Es ist also zu untersuchen, wie die gesetzmässige Wachsthumsbewegung auf das Ei sich übertragen, und wie sie in diesem sich ausbreiten kann. Offenbar wird eine Vorstellung hierüber nur dann befriedigen können, wenn sowohl dem männlichen, als dem weiblichen Keimstoff ein Einfluss auf die besondere Gestaltung des Gesetzes zugeschrieben wird, indem ja sowohl väterliche, als mütterliche Eigenschaften auf den entstehenden Organismus überzugehen vermögen.

Das Ei, als eine Zelle besitzt das Vermögen sich zu vergrössern und sich zu theilen, und, wie die Erfahrung zeigt, so tritt die Theilung eben unter dem Einfluss des Samens ein. Wir können mit dem von Virchow eingeführten Ausdruck die Eigenschaft der Eizelle durch einen äusseren Reiz zur Theilung vermocht zu werden, als deren formative Reizbarkeit bezeichnen. — Der Einfluss des Samens ist zur Theilung der Eizelle nicht unerlässlich. Dies geht auf das Bestimmteste aus den Erscheinungen der ovarialen Entwicklung selbst, sowie aus dem Vorhandensein einer Parthenogenese hervor. Vielleicht sind auch die Veränderungen, welche das unbefruchtete Ei bei seinem Durchgang durch den Eileiter erfährt, auf Theilungsvorgänge zurückzuführen. — Nichtsdestoweniger sehen wir, dass in der unendlich grossen Mehrzahl der Fälle das reife Ei nur durch den Samen, und zwar nur durch den Samen eines Geschöpfes derselben, oder einer nahe verwandten Art zur Theilung und zur Production eines lebenskräftigen Keimes bestimmt wird. Bei der Herstellung dieser specifischen Reizbarkeit kommt

nun offenbar die Hauptbedeutung der Hülle zu, von welcher das Ei im Eierstock und, auch nach seinem Austritt in dem Eileiter umgeben ist. Durch diese Hülle können allfällige fremde Reize vom Ei abgehalten werden, und vermöge der besonderen Einrichtung der Durchgangsöffnung kann sogar dafür gesorgt sein, dass nur bewegliche Fäden von einer ganz bestimmten Form in das Innere des Eies eindringen.

Sind nun aber die Eigenschaften des Eies durch die ganze Masse dieselben? Schon die anatomische Beobachtung zeigt, dass nicht dem also ist. Das Keimbläschen nimmt im Hauptdotter des Eies eine bestimmte Stellung ein, es ist an und für sich kein homogener Körper, sondern besitzt offenbar auch eine innere Structur, über welche wir allerdings noch wenig Bestimmtes wissen. An bestimmten Stellen steht ferner der Hauptdotter des Eies mit Nebendotter in Berührung, an anderen nicht, kurz es erscheint das Ei als ein Körper, welcher an verschiedenen Stellen verschiedene Eigenschaften darbietet. Demgemäss ist auch die Reizbarkeit sicherlich nicht gleichmässig über die Masse des Eies verbreitet. Derselbe Reiz wird andere Folgen herbeiführen, wenn er die eine, oder wenn er eine andere Stelle des Eies trifft. Die Grösse der Reizbarkeit des Eies ist mit anderen Worten eine Function des Raumes. Sie ist auch unzweifelhaft eine Function der Zeit, da sie sicherlich mit dem Austritte des Eies aus dem Eierstock und dem Durchtritt durch den Eileiter an verschiedenen Stellen in verschiedenem Maasse sich ändert. Indess können wir für die gegenwärtige Betrachtung von dieser Abhängigkeit, sowie von der Abhängigkeit von der Temperatur absehen, und blos die räumliche im Auge behalten.

Gegenüber dem Ei liegt die Bedeutung des Samens darin, dass von ihm die Theilungs- und Wachsthumserregung ausgeht. Es ist nun hinsichtlich der vom Samen unmittelbar ausgehenden Erregung klar, dass sie einen gewissen zeitlichen Ablauf haben wird, dessen Dauer möglicher Weise sehr kurz, aber sicherlich nicht unendlich kurz ist. Ferner ist zu ersehen, dass die Erregung nicht in gleichmässiger, oder gar in regelloser Weise über das Ei sich ausbreiten kann, weil sonst eine gesetzmässige Wirkung des Samens und eine Uebertragung väterlicher Eigenschaften auf den Keim nicht denkbar wäre. Es lässt sich sonach allgemein behaupten, dass die unmittelbare Erregung, die vom Samen auf das Ei ausgeht, eine bestimmte Function des Raumes und der Zeit sein muss.

Wie kann nun der Samen dem eben aufgestellten Postulat genügen? Einige Thatsachen, die wir bis jetzt kennen, erlauben die Frage etwas präciser zu formuliren. — Wir wissen, dass die beweglichen Spermatozoen das befruchtende Element des Samens sind. Wir wissen ferner, dass die Spermatozoen bei jeder Thierform eine charakteristische Gestalt besitzen, und dass dieselben bei der Befruchtung je durch eine besondere Oeffnung in das Innere des Eies eindringen. — Der Theorie wäre nun vollständig geholfen, wenn es sich nachweisen liesse, dass ein einziger Samenfaden in das Ei eindringt und hier eine bestimmte Stellung zum Dotter einnimmt. Es würde alsdann die vom Samen ausgehende Erregung unmittelbar auf die Gestalt, ja selbst auf die Bewegungen des Fadens bezogen werden können, und es würde leicht sein, die bis jetzt bekannten Eigenschaften des primären Wachsthumsgesetzes mit den bekannten Eigenschaften der Fäden in Uebereinstimmung zu bringen. Diese befriedigende Lösung der Frage gestattet indess die bisherige Beobachtung nicht. Zwar ist durch ältere Versuche von Prevost u. Dumas dargethan, dass bei künstlicher Befruchtung von Froscheiern die Befruchtung gelingt, wenn auf je ein Ei nur 3—4 Fäden vorhanden sind ¹⁾. Ferner haben gerade einige der entscheidenden Beobachtungen über das Eindringen von Samenfäden in das Ei, wie z. B. die von Bischoff und von Leuckart ²⁾, an

¹⁾ Prevost und Dumas, *Annales des Sciences naturelles*, 1824. II. pag. 145.

²⁾ Bischoff, *Bestätigung des etc. Eindringens der Spermatozoen*, Giessen 1854, pag. 8 und 9.

Kanincheneiern je nur einen Faden im Innern des Eies nachgewiesen. In anderen Fällen wurden indess grössere Mengen von Samenfäden im Ei vorgefunden, so spricht Meissner von durchschnittlich 10 Fäden, welche er im Innern von Kanincheneiern fand, und auch bei Seeigeln traf er deren je einige¹⁾. v. Siebold in seinen so ausserordentlich sorgfältigen Untersuchungen der Biene Eier sah neben einigen Eiern, die nur einen Faden enthielten, solche, die deren zwei bis vier umschlossen; mehrfach fand er einen beweglichen neben mehreren unbeweglichen Fäden. Wollten wir trotzdem die Bedeutung der Samenfadenform für das Gesetz der Erregung festhalten, so wäre anzunehmen, dass nur der zuerst eindringende Faden den Entwicklungs-Entscheid giebt, und dass an diesem Entscheide die späteren Ankömmlinge nichts mehr zu ändern vermögen. Es ist dies eine Annahme, welche an und für sich nicht unzulässig erscheint. Jedenfalls sind neuere Beobachtungen über die Mechanik der Befruchtung dringend nothwendig, und es werden dabei alle Einzelheiten auf das Sorgfältigste zu beachten sein, weil gerade in diesen Einzelheiten der Schlüssel zu all' den Besonderheiten späterer Entwicklung liegen muss.

Mögen ein oder mehrere Samenfäden schliesslich bei der Befruchtung thätig sein, die eine Forderung bleibt bestehen, dass ihre Einwirkung auf das Ei eine räumlich und zeitlich normirte sei. Ist für den Samen das Gesetz gegeben, nach welchem seine Wirkung zeitlich und räumlich sich ausbreitet, für das Ei das Gesetz, nach welchem die Erregbarkeit räumlich sich vertheilt, so bestimmt die Combination beider Gesetze das Wachsthumsgesetz, und damit die ganze nachfolgende Entwicklung des Keimes. Das Gesetz der Reizausbreitung für den Samen ergibt den väterlichen, das der Erregbarkeitsvertheilung im Ei den mütterlichen Einfluss auf das werdende Geschöpf.

Erregbarkeit und Reize müssen sich im wachsenden Keim fortwährend reproduciren; der Gang der Reproduction, auf welchem der gesammte Ablauf des Lebensprocesses beruht, wird nun aber durch das Wachsthumsgesetz vorgeschrieben. Aehnlich einer Maschine, welche sich selbst heizt, nimmt der wachsende Keim fortwährend neues Material auf, und damit einen Vorrath von Kräften, welche nur der geeigneten Auslösung warten, um in Thätigkeit zu treten. Diese Auslösungen aber, oder die Reize zur Thätigkeit werden in jedem einzelnen Theil in gesetzmässiger Reihenfolge durch die ablaufenden Lebensvorgänge selbst gesetzt, indem durch eine Bewegung immer wieder neue Bewegungen eingeleitet werden. — So klein also das Ei ist, und so bald sein Material aufgebraucht sein mag, so gering auch die materielle Wirkung des Samenfadens erscheint, so bestimmen doch beide Theile im kurzen Augenblick ihres Zusammentreffens den gesetzlichen Gang des gesammten nachfolgenden Processes, und es genügt schon ein einfaches Gesetz der Erregbarkeitsvertheilung im Ei, und ein einfaches Gesetz der Reizausbreitung Seitens des Samens, um die ganze Fülle der späteren Gestaltung verständlich zu machen.

Worauf führen sich nun aber die Eigenschaften des Samens, worauf diejenigen des Eies zurück? Offenbar ist die Ausbildung auch der beiderseitigen Keimstoffe eine unmittelbare Folge der Wachsthumsgesetze, welche den Aufbau des väterlichen und denjenigen des mütterlichen Organismus beherrschen. Das Gesetz, nach welchem der Keim sich entwickelt, ist also implicite bereits im Wachsthumsgesetz der Eltern gegeben. Die Entwicklung der Eltern und diejenige des Keimes erscheinen als die Glieder

¹⁾ Meissner, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. VI, pag. 246 und Verhandl. d. Basler naturf. Gesellschaft. 1855, I. 375.

²⁾ v. Siebold, Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, 1856, pag. 114 u. f.

eines einzigen, gesetzmässig fortlaufenden Processes, welcher periodischen Schwankungen unterworfen ist. Jede Periode des Processes umfasst die Geschichte eines einzelnen Gliedes der Generation. — Das vereinfachte Bild eines solchen Processes giebt uns eine unendliche Wellenlinie, die gemäss einem Gesetz von beliebiger Periodicität verläuft. Die einzelne Welle entspricht darin dem Wachsthumsgang des einzelnen Individuums, die ganze unendliche Reihe der Wellen aber folgt demselben durchgreifenden Gesetz, und die Eigentümlichkeiten der Biegung, welche der ersten Welle zukommen, kehren in allen folgenden je an den entsprechenden Stellen wieder. Es erscheint so ein jedes Glied nur als der augenblickliche Träger von Eigenschaften, die ihm nicht eigenthümlich, sondern die der ganzen Reihe gemeinsam sind.

Das eben gewählte Bild kann uns allerdings nur eine schwache Vorstellung von dem Reichtume der Verhältnisse geben, welche die periodische Entwicklung der Organismen darbietet. Dem wirklichen Vorgang etwas näher käme die Vorstellung, wenn wir uns dächten, die Reihe der sich ablösenden Wellen werde verzeichnet in einem Mittel von wechselndem Widerstand. Alsdann würde eine jede Welle ihren Nachbarn gleichen, ohne mit ihnen völlig übereinzustimmen, ja es könnte die Uebereinstimmung zwischen ganz entlegenen Gliedern der Reihe grösser sein, als zwischen unmittelbaren Nachbarn, wenn Jene ähnlichere Bedingungen des Mediums vorfinden, als die letzteren. — Allein auch bei dieser Modification des Bildes bleibt noch das wunderbare Verhältniss der sexuellen Zeugung ausgeschlossen, welches vermittelt der fortwährend herbeigeführten Durchkreuzung von Gesetzen verschiedenen periodischen Verlaufes eine so unendliche Mannigfaltigkeit in dem Gange der individuellen Entwicklung herbeiführt. —

Sofern nun Wachstum und Leben periodische Vorgänge sind, welche einem einheitlichen Gesetz gehorchen, so muss auch ein jeder Einzelnvorgang des Lebens als ein nothwendiges Glied des Gesamtprocesses erscheinen. Die Zurückführung aller Lebenserscheinungen auf Molecularprocesse kann somit nicht die einzige Aufgabe der Physiologie sein, sondern diese Wissenschaft wird jeweilen auch jeden einzelnen Vorgang in seiner Beziehung zum Gesamtprocess zu bestimmen haben. — Betrachten wir den gesetzmässigen Ablauf des gesammten Lebensprocesses als ein gesetztes Ziel, so fällt der zweite Theil der physiologischen Aufgabe geradezu mit der teleologischen Deutung zusammen. Jeder Einzelnvorgang erscheint dann nämlich als das Mittel zur Einleitung einer ununterbrochenen Reihe späterer Vorgänge, deren jeder wieder in seiner Weise seine Rolle im Gesamtprocess erfüllt.

Wie nun ein jeder Einzelnvorgang im belebten Körper als das Glied einer grösseren zusammengehörigen Reihe von Vorgängen erscheint, so erscheint jedes individuelle Leben nicht nur als ein Glied im Leben seiner Generation, sondern auch als ein Glied im Lebens-Process der gesammten Schöpfung. — Die neuere Forschung strebt auf das Entschiedenste dahin, die einzelnen Lebensformen unter einander in historischen Verband zu bringen, und die stufenweise Entwicklung höherer Formen aus niedrigeren zu erweisen. Bei dieser, in unsere Naturauffassung so tief eingreifenden Frage ein Urtheil abzugeben, erlaubt mir der Gang meiner eigenen Studien nicht. Einzelne von den Erfahrungen, welche der Aufnahme von Darwin's Lehre einen so günstigen Boden geschaffen haben, wie z. B. der Parallelismus zwischen systematischer und embryologischer Entwicklung, lassen sich aus den früher dargelegten Principien der Formbildung erklären, ohne dass die Aufstellung eines historischen Verbandes zwischen den ähnlichen Formen nothwendig wird. Dagegen bleibt die geologische Entwicklung der Formen ein Räthsel, welches allerdings seine unmittelbarste Erklärung findet, wenn man das Gesamtleben der Schöpfung als einen Process mit immer steigenden Höhepunkten auffasst, oder wenn man mit dem treffenden Ausdruck

von L. Rütimeyer¹⁾ der gesamten bewegten Materie den Drang nach steigendem Bewusstsein zuerkennt.

Mag der historische Zusammenhang der einzelnen bekannten Lebensformen in der jetzt geahnten Weise vorhanden sein, oder nicht, so wird dadurch an unserer Berechtigung zur Annahme einer ursprünglichen Einheit und einfachen Gesetzmässigkeit des allgemeinen Lebenslaufes Nichts geändert. In irgend einer Weise hängt sicherlich alles Leben zusammen. Nur für unser beschränktes sinnliches Auge besteht das discontinuirliche Chaos rastlos sich drängender Formen, je mehr es unserem geistigen Blicke vergönnt sein wird, die Schöpfung in ihrem ganzen Wesen zu überschauen, um so mehr werden uns alle die Einzelleben nur als die Ablaufphasen eines, in grossen Verhältnissen angelegten Gesamtprocesses erscheinen.

¹⁾ L. Rütimeyer, die Gränzen der Thierwelt, eine Betrachtung zu Darwin's Lehre. Basel 1868.

ZUSÄTZE UND BERICHTIGUNGEN.

- Zu Seite 3. Die Angaben über das spectroscopische Verhalten des Dotterfarbstoffs beziehen sich auf eine ziemlich concentrirte und, soweit ich mich erinnere, seit längerer Zeit bereitete ätherische Lösung, welche Herr Prof. Ed. Hagenbach die Güte gehabt hatte zu untersuchen. — Seitdem habe ich Gelegenheit gefunden, die Untersuchung neu aufzunehmen, und es hat sich herausgestellt, dass bei geeigneter Verdünnung allerdings einzelne Absorptionsstreifen im Spectrum hervortreten. Eine concentrirte Lösung des Dotters in 10% Salmiaklösung, oder eine concentrirte ätherische Lösung löset das Spectrum auf der Seite der stärker brechbaren Strahlen aus bis zum Grün (Linie *b*). Beim Verdünnen der Lösung tritt zuerst ein blauer Streifen jenseits der Linie *F* und weiterhin auch das Violett jenseits *G* hervor, und bei einem gewissen Grad der Verdünnung sind nunmehr zwei dunkle Streifen vorhanden, von welchen einer die Linie *F* bedeckt, der zweite zwischen *F* und *G*, näher an *G* sich befindet. Geht man mit der Verdünnung weiter, so blassen die beiden Streifen ab.
- Zu Seite 39. Das Hereinwachsen der sensibeln Nerven in das Rückenmark, welches beispielsweise angeführt ist, lässt sich nicht mit Sicherheit behaupten, man vergl. pag. 109.
- Seite 42 ist vor dem Erscheinen der Cohnheim'schen Arbeit geschrieben. Da, wo von Zellenneubildung die Rede ist, da wird jetzt vielleicht correeter von Zellenaufhäufung gesprochen.
- Zu Seite 43. Die Rollenscheidung zwischen den beiden Keimblättern bietet bedeutende Schwierigkeiten, die hauptsächlich durch die Complication des Axenstranges bedingt sind. Ich habe bei der Zusammenfassung von pag. 43 die Wolff'schen Körper und die Sexualdrüsen unter den Produkten des oberen Keimblattes aufgezählt, weil sie, meiner Annahme zu Folge, von den Zellen stammen, die durch Schlitzung des Bodens der Primitivrinne in den Axenstrang gelangen. — Indess kann, wie ich jetzt einsehe, diese Art der Darstellung leicht zur Verwirrung führen, und es erscheint beim jetzigen Stand unseres Wissens zweckmässiger, in einer übersichtlichen Zusammenfassung den Axenstrang, ohne Rücksicht auf den Ursprung seiner Zellen gesondert aufzuzählen. Alsdann stellt sich die Uebersicht so:
- Das obere Keimblatt liefert das cerebrospinale Nervensystem, die animalen Muskeln und die Epidermis mit ihren Abkömmlingen und unmittelbaren Fortsetzungen (Epithel und Drüsen der Mundhöhle und des Kloakenzuganges).
- Das untere Keimblatt liefert die glatte Musculatur des Körpers, sowie die Epithelien und Drüsen der inneren Schleimhäute.
- Der Axenstrang entsteht durch die Verbindung beider Blätter, und zwar enthält er unzweifelhaft reichlichere Bestandtheile des oberen, als des unteren Keimblattes, vielleicht gehört er sogar jenem ausschliesslich an. Aus ihm sind abzuleiten: das System des N. sympathicus, die Wolff'schen Körper, die Sexualdrüsen, die bleibenden Nieren, die Chorda dorsalis und die Hypophysis cerebri.
- Seite 55 wird das Wachsthum der Keimscheibe eine stetige Function genannt. Es könnte die Function stetig sein, und mehrere Maxima besitzen. Dass aber dieses nicht der Fall ist, ist auf der vorhergehenden Seite ausgesprochen.
- Zu Seite 57. Die Stadieneintheilung der späteren Stadien, vom 7. ab, umfasst einige Ungenauigkeiten, welche durch die spätere Darstellung (pag. 127) berichtigt sind.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

ERSTE ANLAGE DES WIRBELTHIERLEIBES

VON

WILHELM HIS.

DIE ERSTE ENTWICKELUNG DES HÜHNCHENS IM EI.

TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON F. C. W. VOGEL

1868.

Erklärung der Tafeln.

Die auf den 12 Tafeln mitgetheilten Figuren sind sämtlich mit dem Hartnack'schen Zeichnungsprisma entworfen. Bei der Ausführung suchte ich, soweit es in meinen Kräften stand, Treue anzustreben. Die Systeme (von Hartnack) welche zum Zeichnen benutzt wurden, sind bei den einzelnen Figurenserien angegeben, und auf Taf. I die Maassstäbe zusammengestellt. Als grössere Einheit gilt der Millimeter, als kleinere der Harting'sche Mikromillimeter = $\frac{1}{1000}$ mm. = 1μ . Bei einigen Figuren, welche mit besonderem Maassstab gezeichnet sind, wurde dieser auf der betreffenden Tafel beigelegt. So sind diejenigen von Taf. XII, sowie Fig. III von Taf. XI mit System I ohne Auszug des Tubus gezeichnet, der Maassstab dazu findet sich auf Taf. XII. Besonderen Maassstab haben ferner Fig. 2 Taf. I, und Fig. 1 Taf. II und die mit System VII gezeichnete Fig. IV von Taf. X. Bei diesen Figuren sind die Vergrösserungszahlen angegeben. Zu berichtigen ist ferner die Angabe bei Serie II von Taf. XI, die Serie ist mit System II und nicht mit System I gezeichnet, sie hat somit denselben Maassstab wie die Serie I derselben Tafel. Ebenso ist VI derselben Tafel mit System I ohne Auszug (lo) gezeichnet, wofür der Maassstab auf der XII. Tafel zu finden ist. Die Bilder des Zeichnungsprisma wurden nicht auf den Tisch projicirt auf welchem das Mikroskopstativ stand, sondern auf ein besonderes, an das Stativ angerücktes Tischchen von 165 Mm. Höhe. Es sind daher alle Vergrösserungen beträchtlich kleiner, als ich sie für dieselben Systeme bei der Projection auf die Tischfläche erhalten hätte.

Soweit auf den Tafeln Durchschnitte von Embryonen und von bebrüteten Keimseichen mitgetheilt sind, sind es jeweilen zusammengehörige Serien. Bei einigen, zur Erläuterung besonderer Punkte mitgetheilten Serien sind Schnitte dargestellt, die nahe beisammen liegen, bei anderen dagegen habe ich nur einige Hauptstationen der Serie mitgetheilt. Hätte ich eine noch grössere Vollständigkeit anstreben wollen, so hätte ich die Zahl der Tafeln beträchtlich vermehren müssen. — Die auf derselben Tafel beisammenstehende Figuren habe ich im Allgemeinen so zu orientiren gesucht, dass die Mittelpunkte derselben untereinander stehen. Bei einigen Serien, so besonders auf Taf. III sind indess durch ein Versetzen des Lithographen Verschiebungen vorgekommen, welche zu corrigiren nachträglich nicht mehr möglich war. Ebenso ist ein Mangel, dass ich bei einigen dargestellten Keimen die Zeit der Bebrütung nicht anzugeben weiss; die bezüglichen Präparate stammen aus der Zeit, da ich noch kein fortlaufendes Protokoll über die bebrüteten Eier führte. — Als bezeichnende Buchstaben habe ich im Allgemeinen die Anfangsbuchstaben des zu bezeichnenden Theiles gewählt. Da indess die späteren Tafeln lange vor Abfassung des Textes gedruckt worden sind, so hat sich der Uebelstand eingestellt, dass einige zu Missverständniss führende Buchstaben stehen geblieben sind. Ich habe, wo dies der Fall ist, in der Erklärung der einzelnen Tafeln besonders darauf aufmerksam gemacht.

Tafel I. Keimseiche.

Fig. 1. Senkrechter Durchschnitt einer unbebrüteten Keimseiche.

- Ks.* Keimseiche.
- Sg.* Subgerminale Fortsätze.
- Kw.* Keimwall.
- Kh.* Keimhöhle.
- V.* Vacuolen des Keimwalles.
- Dg.* gelber Dotter.
- cF.* centraler weisser Fortsatz vom Boden der Keimhöhle abgehend.

Hls.

Fig. 2. Unbebrütete Keimseiche von unten her betrachtet. (10 mal vergr.)

- D.* Dotterhaut.
- Ap.* Area pellucida; die subgerminalen Fortsätze bilden vorn ein lockeres, hinten ein dichteres Netzwerk.
- Kw.* Keimwall mit Vacuolen.
- S.* Durchsichtiger Saum um den Keimwall herum.
- R.* weisse Rindenschicht der unteren Fläche der Dotterhaut anhaftend.

Fig. 3. Weisse Dotterkugeln.

- a. Kleinere Elemente aus dem Keimwall.
- b. Grosse vielkernige Kugel vom Boden der Keimhöhle.
- c. Abgeplattete Elemente aus der Dotterrinde.

Fig. 4. Zellen der Keimscheibe eines Sommer-Eies.

- a. Zellen des oberen Keimblattes.
- b. Grössere Zellen der subgerminalen Fortsätze.

Fig. 5. Subgerminale Fortsätze vom Rand einer unbebrüteten Keimscheibe.

Fig. 6. Senkrechter Durchschnitt einer unbebrüteten Keimscheibe, Bezeichnung wie bei Fig. 1.

WK. Weisse Dotterkugeln.

Fig. 7. Senkrechter Durchschnitt einer Keimscheibe aus dem ersten Stadium der Bebrütung, zeigt die Verbindung der subgerminalen Fortsätze zu einer zusammenhängenden Platte.

OB. Oberes Keimblatt.

UB. Unteres Keimblatt.

Tafel II. Eierstock und Entwicklung des Eies.

Fig. 1. Durchschnitt durch das Ovarium eines 3—4 Monate alten Huhnes (5 mal vergrössert).

- Mo.* Mesovarium.
- Hs.* Hilarstroma mit Blutgefässen.
- Pp.* Parenchymplatte mit Follikeln.
- Po.* Parovarium.

Fig. 2. Ein Stück desselben Ovariums, stärker vergrössert.
I. II. III. Follikel erster, zweiter und dritter Ordnung.

Fig. 3a. Aus dem oberen Abschnitte des Parovarium desselben Huhnes.

- K.* Unpigmentirter Canal, daran anstossend ein Strang von pigmentirten Zellen.
- Cap.* Capillaren.

Fig. 3b. Aus dem muskelhaltigen Abschnitte desselben Parovariums, die Kanäle mit scharfem Lumen sind in ein dichtes, faseriges Gewebe eingebettet, das einzelne Gefässdurchschnitte zeigt.

Fig. 4a. Follikel III. Ordnung aus dem Eierstock desselben Thieres.

- K.* Keimbläschen.
- DK.* Körnige Schicht des Hauptdotters.
- Z.* Zonoidschicht.
- G.* Granulosa.
- P.* Paraleithkugeln zwischen Granulosa und Zonoidschicht.
- F.* Faserzelliges Zwischengewebe mit Blutgefässen und Lymphflüssen.

Fig. 4b. Wie vorige Figur. Es liegen die Paraleithkugeln ausserhalb der Granulosa.

Fig. 4c. Follikel aus demselben Eierstock; die Paraleithkugeln liegen bei dem grossen Follikel rechts, zum Theil innerhalb, zum Theil ausserhalb der Zonoidschicht, beim Follikel links sind 3 helle Kugeln innerhalb des körnigen Dotters sichtbar. Beim oberen, dem Rand zugekehrten Follikel hat noch keine Bildung von Nebendotter statt gefunden.

Fig. 5. Gefässführende Balken des Eierstockstroma.

- A.* Arterienstamm.
- V.* Venen, in der Adventitia der Arterien verlaufend.
- E.* Endothelüberzug der Balken; die Zwischenräume der Balken sind Lymphräume.

Fig. 6a. Isolirtes Ei aus einem Follikel von 1 Mm. Durchmesser; durch den Dotter sieht man das Keimbläschen (*K*) durchschimmern.

Z. Zonoidschicht, in ihrem innern Abschnitte noch körnerhaltig.
Beim Zerdrücken des isolirten Eies entleerte dasselbe grosse Mengen von kleinen kernhaltigen Zellen, wie sie

Fig. 6b. abgebildet sind.

Fig. 7. Weisse Dotterzellen aus einem Follikel von 7 Mm. Durchmesser.

- a. Einkernige,
- b. mehrkernige Formen.
- c. Beiderlei Formen in ihrem natürlichen Zusammenhang.

Fig. 8. Reifes Eierstocksei mit Follikelwand.

- Kbl.* Keimbläschen.
- Cm.* Cumulus proligerus aus körniger Masse bestehend.
- WD.* Weisses Dotter.
- GD.* Gelber Dotter.
- Cl.* Kernlose, den Cumulus überlagernde Nebendotterkugeln.
- Gr.* Dotterhaut incl. Granulosa.
- Cap.* Capillarschicht der Follikelwand.
- V.* Grössere Sammelvenen des Follikels.
- L.* Lymphräume in dessen äusserer Wandschicht.

Fig. 9. Stück von der Wand eines reifen Eierstocksfollikels.

- G.* Gelbe Dotterelemente, bis dicht zur Dotterhaut reichend.
- D.* Dotterhaut mit eingeschlossener Zellschicht.
- S.* Supracapillarschicht.
- C.* Capillarschicht, ausser den Capillaren eine Anhäufung von runden körnigen Zellen zeigend.
- V.* Follikelvene.

Fig. 10. Blutgefässe der Intima eines reifen Follikel, Legehene.

- A.* Arterienstämmchen, in ein Capillarennetz sich auflösend, dessen Reiser strahlenförmig gegen die
- V.* weiten Venen convergiren.

Fig. 11. Kernlose Nebendotterkugel, aus einem hellen, 5 Mm. Durchm. fassenden Follikel eines erwachsenen, wegen vorgerückter Jahreszeit nicht mehr legenden Huhnes.

a. körnerfreie Kugeln.

b. Kugel mit einer kleinen Ansammlung albuminoider Körner.

Fig. 12. Wand eines halbreifen Follikels (5 Mm. Durchm.) einer Leghenne. — Zu untern liegen grössere fast durchweg einkernige Elemente weissen Dotters. Auf diese folgen ähnlich kleinere Elemente, dann die Schichten des körnigen Hauptdotters; die grösseren Körner welche dieser enthält, sind identisch mit den Kernen der anstossenden weissen Zellen. — Der Hauptdotter wird nach Aussen von der durchsichtigen Cuticula umfasst, auf welche eine ziemlich breite Granulosa folgt. Die etwas in die Länge gezogenen Zellen der Letzteren haften zum grossen Theil der Cuticula, zum Theil jedoch auch der Supra-capillaris an. In der fibrösen Follikelwand sieht man die Blutgefässe und Lymphräume.

Fig. 13a. Stück Dotterhaut von einem Ei aus dem untern Theil des Eileiters. An der Innenfläche der Haut

liegt eine einfache Schicht kleiner Zellen, zwischen welchen grössere vielkernige Elemente (weisse Dotterelemente) sich finden. Da, wo die Zellen von der Dotterhaut abgefallen sind, zeigt letztere eine netzförmige Zeichnung, von kleinen Leisten herrührend, welche

Fig. 13b. auf dem senkrechten Durchschnitt zu sehen sind.

Fig. 14a. Wand eines ausgedrückten Follikels von $\frac{1}{2}$ Mm. Durchm. (Leghenne). Man sieht die verzweigten Stränge der Kornzellen.

Fig. 14b. Kornzellen stärker vergrössert.

Fig. 15. Kleiner Randfollikel aus dem Eierstock einer Leghenne (der Schnitt war mit Aether und Alkohol ausgelegt).

G. Granulosa.

Z. Zonoidschicht.

Kb. Keimbläschen.

Dk. Grosse Dotterkörner.

Tafel. III. Erstes und zweites Stadium. Transversalschnitte, mit System I gezeichnet.

An den Figuren, welche nicht genau senkrecht über einander orientirt sind, ist die Axe mit *a* bezeichnet. Bei den Figuren III, V, VI und VIII ist der weisse Dotter, welcher der Keimscheibe nur lose anliegt und zur Ablösung bereit ist, hell gehalten, während der eigentliche Keimwall überall einen leicht braunen Ton erhalten hat.

Bei allen Serien entspricht die Reihenfolge der Abbildungen von oben nach abwärts der Schnittfolge von vorn nach hinten.

Die Gränzrinne tritt an den Serien VI, VII, VIII und IX hervor, die Primitivrinne an den hintern Durchschnitten der Serien VII, VIII und IX.

Serie I. Erstes Stadium, beginnende Lösung der Keimblätter. (Bebrütungszeit unbekannt.)

Serie II. Desgleichen.

Serie III. Keimscheibe nach 14 stündiger Bebrütung (39—40° 5. Sept. 1866). Die Area pellucida, blasenartig gehoben zeigt einen breiten, sehr wenig scharf abgegränzten Axenstreifen.

Serie IV. Erstes Stadium, unteres Blatt vom obern noch nicht gelöst. (8 stündige Bebrütung bei 39° 9. Oct. 1866.)

Serie V. Zweites Stadium. (Zeit der Bebrütung unbekannt.)

Serie VI. Zweites Stadium. 20 St. Bebrütung (41—42°, 20. Sept. 1866.) Der Fruchthof war birnförmig, zeigte einen scharfen, nach hinten sich verbreiternden Axenstreifen.

Serie VII. Zweites Stadium. $8\frac{2}{3}$ St. Bebrütung (39—42°, 7. Sept. 1866). Area pellucida noch kreisrund, zeigte in ihrer hinteren Hälfte einen scharfen Axenstreifen. An der vordern Hälfte wurde das bereits gelöste untere Blatt bei der Präparation abgerissen. Bei 5 sieht man die Blätterlösung in der Aussenzone beginnen, während sie bei 7—9 noch nicht ihren Anfang genommen hat.

Serie VIII. Zweites Stadium. 17 St. Bebrütung (39—40°, 9. Oct. 1866). A. pellucida rund, $3\frac{1}{2}$ Mm. im Dm. fassend, zeigte einen nach hinten breiter werdenden Axenstreifen. Auch hier ist die Blätterlösung vorn vollendet, bei 4 beginnt sie in der Aussenzone, bei 5 hat sie noch nicht angefangen, und bei 6 ist noch gar kein zusammenhängendes unteres Blatt angelegt.

Serie IX. Zweites Stadium. Bebrütungszeit unbekannt. Blätterlösung ähnlich wie bei VII und VIII.

Tafel IV. Stadium III. und IV. Transversalschnitte, mit System I gezeichnet.

Die Buchstaben bedeuten:

A. Axenstrang.

Pr. Primitivrinne.

skf. seitliche Keimfalte.

Gr. Gränzrinne.

Mp. Medullarplatte.

Z. Zwischenrinne.

vMp. vereinigte Muskelplatte.

oM. obere Muskelplatte.

uM. untere Muskelplatte

rd. Kopfdarm.

- Serie I. Drittes Stadium. $26\frac{1}{2}$ St. bebrütet (Temperatur unregelmässig, zwischen $37-42^{\circ}$, d. 2. Oct. 1866). Die Schnitte 1 und 2 gehören der vordern Hälfte der Keimzone an, die Schnitte 3 und 4 dem vordern Abschnitte der hintern Hälfte. Primitivrinne und vorderer Abschnitt der Längsrinne recht ausgeprägt.
- Serie II. Drittes Stadium. $18\frac{1}{2}$ St. bebrütet (Temp. $39-40^{\circ}$ d. 1. Sept. 1866). Schnitt 1 trifft noch den Keimwall, 2, 3 und 4 die vordere Hälfte der Keimzone, 5-6 die hintere Hälfte.
- Serie III. Drittes Stadium. 23 St. bebrütet (Temp. unregelmässig, zwischen $36-43^{\circ}$, d. 3. Sept. 1866). Schnitt 1 trifft den vordern Keimwall, 2 und 3 gehen durch die vordere Aussenzone, die Schnitte 4-7 gehören der vordern Hälfte der Keimzone, 8 und 9 der hintern Hälfte an.
- Serie IV. Drittes Stadium. 24 St. bebrütet (Temp. $39-40^{\circ}$, d. 9. Sept. 1866). Schnitte durch die hintere Hälfte der Keimzone. Der scharf ausgesprochenen Primitiv- und Gränzrinne entspricht, dass am frischen Ei der Fruchthof langgestreckt und der Keim deutlich aus der Ebene der Keimbaut emporgehoben war.
- Serie V. Drittes Stadium. $23\frac{1}{2}$ St. bebrütet ($36-38,5^{\circ}$, d. 24. Sept. 1866). Area opaca maass 12 Mm., die noch runde A. pellucida nur $2\frac{1}{2}$ Mm. Der Embryo zeigte eine regelmässig abgegränzte Keimzone und scharfe Primitivrinne. Der Schnitt 1 gehörte der

vorderen Aussenzone, 2 und 3 der vordern Hälfte der Keimzone, 4 dem vordern Abschnitte der hintern Hälfte, und 5 dem hintern Abschnitte der Keimzone an. (Sämmtliche Figuren dieser Serie sind in den Wiedergabe etwas zu plump ausgefallen.)

- Serie VI. Viertes Stadium. 25 St. bebrütet (Temp. $39-41^{\circ}$ d. 6. Oct. 1866). Die vordere Keimfalte war eben auf dem Punkt sich anzulegen. Die Schnitte 1-3 sind aus der vordern, No. 4-6 aus der hintern Hälfte der Keimzone.

- Serie VII. Viertes Stadium. Bebrütungszeit unbekannt. Die Serie ist dadurch bemerkenswerth, dass die centrale Längsrinne mit Ausnahme einer kurzen Strecke im hintern Abschnitte der Keimzone, gar nicht entwickelt ist. Schnitt 1 trifft den Keimwall, 2 und 3 das sich abschnürende Kopfende, von 5-7 fallen die Schnitte in die hintern Hälfte der Keimzone.

- Serie VIII. Viertes Stadium. $24\frac{1}{2}$ St. bebrütet (Temp. $40-42^{\circ}$, 8. Sept. 1866). Weit offenes Medullarrohr bei abgeschnürtem Kopfende, und bei starker Einziehung der seitlichen Gränzrinne; 1-4 aus der vordern, 4-7 aus der hintern Hälfte der Keimzone.

- Serie IX. Viertes Stadium. 24 St. bebrütet ($41-42^{\circ}$, den 7. Sept. 1866). Die Embryonalanlage erschien am Ei sehr lang und schmal, das Kopfende nicht abgeschnürt. Das Medullarrohr ist weit im Schluss vorgeschritten, während die seitlichen Gränzrinnen schwach entwickelt sind.

Tafel V. Stadium II bis VI. Sagittalschnitte (Syst. I).

- Qr.* Querrinne.
vkf. vordere Keimfalte.
hkf. hintere Keimfalte.
Gr. Gränzrinne.
vakf. vordere Aussenfalte.
hakf. hintere Aussenfalte.
Mp. Medullarplatte.
vmpp. vereinigte Muskelplatte.
Ue. Urwirbel.
om. obere Muskelplatte.
um. untere Muskelplatte.
H. Herz.
Hsch. Herzchenkel.
Pf. Parietalfalte.
Abl. Augenblase.
Kd. Kopfdarm.
vpf. vordere Parietalhöhle.
- Serie I. Zweites Stadium. 22 St. bebrütet ($40-42^{\circ}$ den 19. Sept. 1866). Schnitt 1 fällt durch den Keimwall und zeigt lose anhaftenden weissen Dotter. 2 fällt in den äussern, 3 und 4 in den innern Theil der Keimzone.

- Serie II. Zweites Stadium. 4 St. bebrütet (40° , d. 3. Sept. 1867). Primitivrinne vorhanden. Schnitt 1 Keimwall, 2 Aussenzone, 3 äusserer, 4 innerer Theil der Keimzone.
- Serie III. Drittes Stadium. $20\frac{1}{2}$ St. bebrütet (1. Oct. 1866). Schnittfolge wie bei 2.
- Serie IV. Drittes Stadium. $21\frac{1}{2}$ St. bebrütet ($49-31^{\circ}$ den 25. Sept. 1866) stammt von dem auf Taf. XII Fig. 9 gezeichneten Keim. Besonders ausgebildet sind die wellenförmigen Einziehungen im mittlern Viertel der Keimzone.
- Serie V. Drittes Stadium. 22 St. bebrütet (Temp. $37,5-40,5$ d. 2. Oct. 1866). Schnittfolge wie bei II und III. Starke Ausprägung der Querrinne.
- Serie VI. Viertes Stadium. $20\frac{1}{2}$ St. (Temp. $39-40^{\circ}$, den 29. August 1866). 1 Aussenzone, 2 äussere Keimzone, 3-5 innere Keimzone. — Einiges Interesse bietet bei dieser und der folgenden Serie die Doppelfalte, am vorderen Ende der Keimzone, welche je bei den Figuren 3 und 4, resp. 3, 4, 5 sichtbar ist, sie rührt davon her, dass am offenen Vordertheil des Medullarrohrs der Schnitt innerhalb einer gewissen Strecke zweimal die Wand streift.

Serie VII. Beginn des 5. Stadium. 26 St. bebrütet (Temp. unregelmässig, 37—42°, d. 3. Oct. 1866). 1 Aussenzone, 2 äussere Keimzone, 3, 4 und 5 Stammzone, und zwar streift 4 in grösserer Ausdehnung das sich schliessende Medullarrohr.

Serie VIII. Sechstes Stadium. 30 Stunden bebrütet (Temperatur unregelmässig, den 1. October 1866). Herz noch gestreckt. Schnittfolge wie bei VII.

Tafel VI. Stadium I—IV Transversalschnitte bei stärkerer Vergrösserung und Histologica.

Serie I. Erstes Stadium. 4¹/₂ St. bebrütet. (18. Sept. 1866 Temp. 40—41°).

- OK.* Oberes Keimblatt.
- UK.* Unteres Keimblatt.
- M.* Zwischenliegende Zellen, Anlage der späteren Muskelplatten.
- Kw.* Keimwall.
- A.* Archiblastischer Ueberzug des Bodens der Keimböhle.
- V.* Vacuolen.
- K.* weisse Dotterkugeln mit zerfallenen Kernen.

Serie II. Zweites Stadium. (Bebrütungsdauer unbekannt).

- OK.* Oberes Keimblatt.
- UK.* Unteres Keimblatt.
- Ax.* Axenstrang.
- Kw.* Keimwall.

No. 1 geht durch die vordere Hälfte, 2 und 3 durch die hintere Hälfte der Keimzone. Am ersten Schnitt ist die Lösung der 2 Blätter vollendet, am 2. und besonders am 3. Schnitt ist sie eben erst in ihren Anfängen, und man sieht die zwischen beiden Blättern befindlichen Zellen, die Anlage der spätern Muskelplatten.

Serie III. Drittes Stadium. 21 St. bebrütet. (Temp. 40°, d. 5. Juni 1867).

- Ax.* Axenstrang.
- Pr.* Primitivrinne.
- Gr.* Grünrinne.
- Dd.* Darmdrüsenblatt.
- OM.* Obere Muskelplatte.
- UM.* Untere Muskelplatte.

Schnitt 1 geht vor der vordern Keimfalte durch, Schnitt 2 durch die vordere Hälfte der Keimzone, 3 und 4 durch die hintere Hälfte der Keimzone. Bei 4 haftet die vereinigte Muskelplatte ganz am oberen Grünzblatte.

Serie IV. Viertes Stadium, Beginn. 31¹/₂ St. bebrütet. (40—41°, 11. Mai 1867). Die vordere Keimfalte war noch nicht ganz umgelegt. Der Keim entspricht in der Entwicklung ungefähr Fig. 14 Taf. XII. Schnitt 1—3 aus der vorderen, 4—6 aus der hintern Hälfte der Keimzone.

- Ax.* Axenstrang.
- Mp.* Medullarplatte.
- Z.* Zwischenrinne.
- OM.* Obere Muskelplatte.

UM. Untere Muskelplatte.

Pr. Primitivrinne.

Serie V. Viertes Stadium, Ende. 26 St. bebrütet (40—41° d. 9. Mai 1867). Vordere Keimfalte vollständig umgelegt, jederseits einige Urwirbel. Buchstaben wie oben, Ausserdem:

- Vd.* Vorderdarm.
- ua.* Stelle der späteren Rachenhaut.
- Pf.* Parietaler Theil der vordern Keimfalte.
- Ph.* Parietalhöhle.

Bei 3 steht Dr. statt Zr. Zwischenrinne. Bei 7 ist Z zu weit nach Aussen gesetzt und gehört in die obere Rinne.

Serie VI. Erstes Stadium. Stammt von der auf Taf. III. Fig. IV gezeichneten Keimscheibe. Das untere Blatt *UB* bildet eine zusammenhängende Schicht, hängt aber mit dem oberen, aus mehreren Schichten bestehenden (*OB*), noch durch zwischengelagerte Zellen (*M*) zusammen.

Serie VII. Drittes Stadium. 21 St. bebrütet (40° d. 5. Juni 1867). Unteres Keimblatt in zwei Schichten sich spaltend, die untere Nebenplatte *UN* und das Darmdrüsenblatt *Ddr.*

Serie VIII. Keimwall, drittes Stadium.

- OK.* Oberes Keimblatt.
- UK.* Unteres Keimblatt.
- N.* Netzwerk archiblastischer Zellenfortsätze.
- A.* Archiblastische Zellen im Innern des Keimwalles.
- W.* Weisse Dotterzellen des Keimwalles.

Nach unten treten die archiblastischen Zellen zu einer zusammenhängenden Schicht, der Fortsetzung des Darmdrüsenblattes zusammen.

Serie IX. Archiblastische Zellen aus dem Keimwall mit netzförmig verzweigten, vom Kern ausgehenden Fäden im Innern (Osmiumpräparat). Bei a ist der übrige Zellkörper durchsichtig, bei b erscheint er noch körnig, und man sieht einzelne Dotterkörner in dem, in der Bildung begriffenen Netzwerk eingeschlossen.

Serie X. Kernfadennetz der Zellen des oberen Grünzblattes V. Stadium (Osmiumpräparat). a von der Umkleidung des Kopfes, b vom Ueberzug der Urwirbelsäule. Bei b sieht man eine grössere runde Lücke in der membranösen Schicht. Die eigentlichen Zellengränzen sind bei beiden Präparaten durch die Osmiumbehandlung unsichtbar geworden.

Tafel VII. Fünftes Stadium, Transversalschnitte.

Serie I. Bebrütungsdauer 38 Stunden. Gemeinsame Buchstabenbezeichnungen:

- Md.* Medullarrohr.
Z. Zwischenstrang oder Zwischenrinne (bei Fig. 9 ist die Zwischenrinne mit D statt mit Z bezeichnet).
Vd. Vorderdarm.
M. Muskelanlagen.
oMp. obere Muskelplatte.
uMp. untere Muskelplatte. (Bei Fig. 4 und 5 untere Schicht der animalen Platte.)
Uw. Urwirbel. (Bei 7 steht Un statt Uw.)
Ch. Chorda.
Ax. Axenstrang.
Axf. scill. Axenfortsatz.
Pf. Parietalfalte.
Ph. Parietalhöhle.
Hz. Herzenanlage.
Gbl. Gefässblatt.

1 geht durch den vordersten Abschnitt des Gesichtstheils und trifft noch die Anlagen der Augenblasen.

2 geht durch den hintersten Abschnitt des Gesichtstheils. 3, 4 und 5 gehören dem Hinterkopf an. Bei 3 ist der Bulbustheil des Herzens auf den Punkt nach unten sich abzuschliessen, und man sieht bereits die endotheliale Einlage. Bei 4 sind sich die beiden Parietalfalten halbwegs entgegen gerückt. Bei 5 liegen sie noch flach ausgebreitet. 6 und 7 gehören dem oberen Cervikaltheil, 8 und 9 dem untern Cervikaltheil an, 10 der Dorsalschwelle.

Serie II. Bebrütungsdauer unbekannt. Der Keim ist etwas entwickelter als der Vorige. Buchstaben wie oben, ausserdem

- ikw.* innerer Keimwall.
akw. äusserer Keimwall.
Bli. Blutinseln.

Die 4 Schnitte erstrecken sich über die Dorsalschwelle und deren hintern Abdachung. Sehr bestimmt tritt überall die Unabhängigkeit des Gefässblattes von der Muskelanlage hervor.

Tafel VIII. Stadium V. und VI.

Serie I. Bebrütungsdauer 27 Stunden (Temp. 38—40° 6. Oct. 1866). Beginn des sechsten Stadiums. Durchschnitt durch den Kopf. Fig. 1 Stirntheil, Fig. 2—4 Gesichtstheil, Fig. 5 und 6 Hinterkopf. Der Zwischenstrang hat sich nicht gebildet und auch die Zwischenrinne ist schwach ausgeprägt.

- Md.* Medullarrohr.
Z. Zwischenrinne.
Vd. Vorderdarm.
Mp. Muskelanlagen.
Pf. Parietalleiste, Parietalfalte.
Ao. Aorta ascendens.
rA. Anlage der Rachenhaut.
rPh. Parietalhöhle.
Hz. Herz.
Ddr. Darmdrüsenblatt.

Serie II. Beginn des fünften Stadiums. Bebrütungsdauer 25 St. Temp. 37—38°, 22. Sept. 1866. 1 gehört dem Hinterkopf an und zeigt die Spaltung der animalen Muskelplatte im parietalen Theil, sowie die Bildung der Parietalhöhle (Ph), bei 2 sieht man die ersten Urwirbel, bei dieser sowie bei den folgenden Figuren die doppelte Anlage der Muskelplatte. Die Zwischenrinne ist bei den ersten 3 Figuren sehr ausgeprägt vorhanden. Buchstaben wie bei I, ausserdem:

- Pr.* Primitivrinne.
Ax. Axenstrang.

Serie III. Fünftes Stadium. Bebrütungsdauer 30 St. Temp. 39—40°, 8. Juni 1867. Alle Schnitte sind durch den

Kopf gelegt. 1 streift das vorderste Ende des Stirntheils, und die vordere Schlussstelle des Gehirns. 2 u. 3 gehen durch den Gesichtstheil. 4 u. 5 durch den Hinterkopf. Buchstaben wie bei I. Ausserdem:
Ry. Anlage der Riechgrube (?) am vorderen Ende der Zwischenrinne neben der Schlussstelle des Vorderhirns. Der Strich muss etwas verlängert werden.

Serie IV. Siebentes Stadium. Unterer Cervikaltheil und Dorsalschwelle (siehe u. A. Text pag. 124). Bebrütungsdauer 21½ St. Temp. 39½—40°, 2. Sept. 1866.

- Md.* Medullarrohr.
Ch. Chorda.
Ax. Axenstrang.
Z. Zwischenrinne.
Ur. Urwirbel.
Un. Urmierengang.
UMp. Obere Muskelplatte.
oMp. Untere Muskelplatte.
Ao. Aortae descendentes.
Bly. Gefässröhren.

Serie V. Fünftes Stadium. Flächenansicht der Blutgefässanlagen der Area pellucida. Bebrütungsdauer 42 St. Temp. unregelmässig 33—40°, 4. Oct. 1866.

- G.* Gefässröhren im äussern Theil der Area weit, nach innen sich zuspitzend (E).
Zn. Zellen des Nebenkeimes als verzweigte Gefässanlagen von den bereits vorhandenen Röhren ausgehend.
Zk. Zellen der Keimscheibe.

Tafel IX. Stadium VII.

Bebrütungsdauer unbekannt.

Buchstaben, wie bei den vorigen 2 Tafeln, ausserdem:

Ls. Spur der Linsenanlage.

Gh. Anlage der Gehörblase.

End. Endothelium des Herzens.

Bh. Bauchhöhle.

Bg. Blutgefässe.

Lr. Lymphräume.

Am. Amnionfalte.

1 Stirntheil des Kopfes mit Augenblasen und vorderem Theil des Zwischenstrangs (Anlage des Ganglion ciliare).

2 Hinterkopf mit Bulbus Aortae.

3 Hinterkopf mit Ventrikultheil des Herzens. Bei dieser und der folgenden Figur ist das Gefäss über der Aorta die untere Cerebralfene.

4 Halstheil dicht hinter dem Kopf.

5, 6, 7, 8 mittlerer und unterer Halstheil.

9, 10, 11 Dorsaltheil, 10 und 11 vor der Höhe der Schwelle.

12 und 13 Lumbosakraltheil.

11 Caudaltheil.

Tafel X. Sagittalschnitte.

Serie I. Zweites Stadium. Bebrütungsdauer 19½ St. Temp. 37—38°. Den 12. Juni 1867.

1 etwas seitlich von der Axe.

2 dicht neben der Axe.

v.K. Vordere Keimfalte.

v.Gr. Vordere Gränzrinne.

v.Af. Vordere Aussenfalte.

Qr. Centrale Querrinne.

Der weisse Dotter *w.D.* ist ungefärbt, die Producte des Hauptdotters gelblich.

Serie II. Drittes Stadium. Neben der Axe. Bebrütungsdauer 24 St. Temp. 38—42°. Den 3. April 1867. Die centrale Querrinne ist sehr stark ausgeprägt. Buchstaben wie bei I, ausserdem:

h.Kf. Hintere Keimfalte.

v.M. Vereinigte Muskelplatte.

Ke. Keimwall.

Serie III. Viertes Stadium. Neben der Axe. Bebrütungsdauer 27 St. Temp. 40—41. 6. Juni 1867. Buchstaben wie oben, ausserdem:

Ax. Vordere Verbindung des Vorderdarmes mit der Medullarplatte.

Vd. Vorderdarm.

Uw. Urwirbel.

o.Mp. Obere Muskelplatte.

u.Mp. Untere „

Ddr. Darmdrüsenblatt.

Serie IV. Entwicklungselemente des Nebenkeimes aus der Area vasculosa eines Embryo im 6. Entwicklungsstadium. Frisch, bei Zusatz von 5 Proc. Lösung von phosphors. Natron gezeichnet.

a. Weisse Dotterkugeln in verschiedenen Stadien der Metamorphose. Die beiden Kugeln links und oben enthalten neben körnigem Protoplasma auch dunkle Kerne. Bei den 3 andern Kugeln fehlen die letztern, es finden sich blos kernhaltige Protoplasma-kugeln, zum Theil in Stränge zusammengeordnet.

b. Gefässanlagen von ebenda. Sämmtliche Protoplasmaanhäufungen zeigen im frischen Zustande eine gelb-

liche Färbung, welche auf der Tafel nicht dargestellt ist.

Serie V. Sechstes Stadium. Bebrütungsdauer 28 Stunden. Die Schnitte laufen der Medianebene nicht genau parallel, 2 und 3 sind vorn der Medianebene näher als hinten, von 1 dagegen gilt das Umgekehrte.

Vdh. Vorderhirn, von dessen unterer Wand die Basilarleiste abgeht.

Vd. Vorderdarm.

Ek. Endknopf.

Z. Zwischenstrang.

Qr. Querrinne (Anlage der Gehirnblase).

Hr. Herz (Innenraum des Muskelschlauchs).

Ph. Parietalhöhle.

Ao. Aorta.

Uw. Urwirbel.

Ump. Urwirbelplatte.

OMp. Obere Muskelplatte.

UMp. Untere Muskelplatte.

Gf. Endotheliale Gefässröhren.

Serie VI. 8. Stadium. Hinteres Leibesende. Bebrütungsdauer 56 Stunden. Temp. 38—42°. 2. April 1867. Schnitt 1 längs der Axe. 2 neben derselben. Buchstaben wie bei V, ausserdem

Md. Medullarrohr.

Ch. Chorda dorsalis.

OGrb. Oberes Gränzblatt.

Serie VIII. 9. Stadium. Hinteres Leibesende. Bebrütungsdauer 3½ Tag. 27. März 1867. Auch bei dieser Serie laufen die Schnitte der Medianebene nicht genau parallel. Schnitt 3, der vorn das Medullarrohr trifft, fällt hinten in den seitlichen Abschnitt des Hinterdarmes, während Schnitt 2, welcher vorn die Urwirbel trifft, mitten durch den Hinterdarm hindurchgeht. Bei 3 sieht man die beginnende Trennung des Hinterdarmes durch die einspringende Seitenwand *S* in einen obern Theil, den eigentlichen Hinterdarm und einen untern, die Allantois (man vergl. VII. 4 derselben Tafel). — Schnitt 1 geht durch den parie-

talen Theil des Keimes. Buchstaben wie bei den früheren Figuren.

hPh. (Hintere Parietalhöhle) bezeichnet den Zwischenraum zwischen den beiden caudalen Muskelplatten, in welchem späterhin der Schwanz sich schliesst.

Serie VII. Querschnitte durch das hintere Leibesende. Anfang des 9. Stadiums. Bebrütungsdauer 65 Stunden. 3. April 1767. Die Serie wird am leichtesten verständlich, wenn man sie mit dem Sagittalschnitt VIII 3 vergleicht. — 1 und 2 zeigen die Anlagen der hinteren Extremitäten, 2 und 3 den noch ungetrennten primären Hinterdarm. Indess sieht man bei 4 die nach einwärts dringenden vegetativen Parietalfalten auf der inneren Seite des etwas dicken Schnittes bereits zur Berührung gelangt. Bei 4 ist die Scheidung vollendet, 5 zeigt nur noch den letzten Endzipfel des eigentlichen Hinterdarmes, aus dem später die Bursa Fabricii hervorgeht. Bei 6 ist das sich umlegende Schwanzende getroffen.

Md. Medullarrohr.
Ch. Chorda dorsalis.
Z. Zwischenstrang.
Uw. Urwirbel.

Ao. Aorta.
Un. Uretergang.
OGrb. Oberes Graenzblatt.
OMp. Obere Muskelplatte.
UMp. Untere „ „
Ddr. Darmdrüsenblatt.
Lh. Leibeshöhle.
Gf. Endotheliale Gefässröhre
OF. Obere Füllungsmasse } theils archiblastischen, theils
UF. Untere „ „ } parablastischen Ursprungs.

Bei 3 bezeichnet

OPf die Parietalfalte, an welcher der vegetative und der animale Theil durch Füllungsmasse an einander haften. — Der breite Streifen, welcher bei 3 und 4 mit *UPf* bezeichnet ist, gehört den absteigenden Schenkeln der hinteren Keinfalte und dem vereinigten animalen und vegetativen Blatte an, bei 3 mehr dem vegetativen, bei 4 mehr dem animalen Blatte. Der Streifen umfasst sowohl den Stammtheil, als den Parietaltheil der beiden Blätter; sein unterer Rand ist der Höhle zugekehrt, welcher in Fig. VIII. 3 mit *hPh* bezeichnet ist.

Tafel XI. Stadium VIII. bis X.

Serie I. Aechtes Stadium. Querschnitt durch den Kopf, Hals und Rücken eines Embryo von 52½ Stunden. Temp. 37—41°. 13. Mai 1867. — Die Schnittrichtung läuft etwas schräg zur Längsaxe des Körpers von oben und vorn nach aussen und hinten. Die Mundseite liegt nach unten.

1. Mittel- und Zwischenhirn.
2. Etwa 0.25 Mm. weiter hinten, als der vorige Schnitt laufend, trifft den hintersten Theil des Mittelhirns, die unten zugespitzte Kante des Zwischenhirns und das Vorderhirn. Ferner werden die oberen freien Ränder der Augenblase getroffen; nach Aussen davon liegt rechts die Anlage der Linse; nach Innen sieht man beiderseits die Anlagen des Ganglion ciliare.
3. Geht durch den vordersten Theil des Hinterhirns, durch den Trichter und durch das Vorderhirn. Die Augenblasen sind so getroffen, dass rechts die weite Verbindung mit der Gehirnhöhle sichtbar ist, während links der Stiel der Augenblase bloss gestreift wird. Links sieht man die Anlage der Linse, die demgemäss in dem vordersten Theile der Augenblasengrube liegt. Von Gefässen sieht man die Umbiegungsstellen des vordersten Aortenbogens dicht hinter den Stielen der Augenblasen und neben dem Trichter, ferner die oberen und die unteren Cerebralvenen. — Der dunkle Streifen hinter den Augenblasen ist die Anlage des Ganglion Gasseri.
4. Ähnlich wie 3. Rechts ist bloss die Wurzel der Augenblase getroffen, links noch die Schale. Der End-

knopf (*Hp*) erscheint als ein dunkler, dem Infundibulum anhaftender Fleck.

- 5 zeigt das vordere Ende des Vorderdarmes den Rathke'schen Gang. Rechts ist die Thränenfurche getroffen.
- 6 und 7 zeigen die Bildung der Mundhöhle durch Einbiegung der Parietalleisten
- 8, 9, 10 gehen durch den Hinterkopf und zeigen das Herz, die Gehörblasen und die Anlagen der Schlundspalten.
- 11—15 durch den Halstheil und oberen Rückentheil. 11 zeigt den emancipirten Ventrikeltail des Herzens, 12 den Venosinus, 13 die Verbindung desselben mit der Leibeshöhle und die Anlage der Trachea; 14 zeigt die Anlage der Lungen, 15 diejenige der Leber.
- Die Schnitte 16—19 stammen von einem andern Embryo desselben Entwicklungsstadiums, 16 fällt in den Dorsal-, 17 und 18 in den Lumbosakraltheil.

Buchstabenbezeichnung:

Abl. Augenblase.
Ls. Linse.
Hs. Vorderhirn (Hemisphärenabschnitt).
If. Infundibulum.
Ao. Aorta.
Ch. Chorda dorsalis.
Hp. Endknopf (Hypophysisanlage).
Ph. Rathke'scher Gang.
Vd. Vorderdarm.
Mdb. Mundbucht.
Okf. Oberkieferfortsatz.

Ukf. Unterkieferfortsatz.
Sp. Zugang zur Sehlundspalte.
Pf. Parietalfalte.
Phl. Parietalhöhle.
H.z. Herz.
V.v. Vordere Cardinalvene.
Lg. Luftröhren- und Lungenanlage.
Ga. Ganglienanlage.
Lh. Leibeshöhle.
oMp. obere Muskelplatte.
uMp. untere Muskelplatte.
StL. Stammleiste.
Sr. Seitenrinne.
WL. Wolff'sche Leiste.
Un. Urnierengang.
A. Axenstrang.

In den Gefässbeziehungen der Figuren 4–6 herrscht einige Verwirrung, indem auch zwei Stämme mit *Ao* bezeichnet sind, welche der Basilarseite des Gehirns anliegen, diese Stämme, die auf den sämtlichen Figuren 2–10 sichtbar sind, sind die unteren Cerebralvenen, die oberen sind an verschiedenen Schnitten gleichfalls sichtbar. Von 11 ab erscheint statt der Cerebralvenen die vordere Vertebralvene an der äusseren Gränze der Urwirbel liegend.

Serie II. Neuntes Stadium. (Mit System II gezeichnet wie Serie I.) Bebrütungsdauer 73 Stunden. Temp. 38–40°. 26. Juni 1867. Der Embryo wurde vor dem Erhärten aus den Hüllen befreit und gerade gestreckt.

1. Durch den Gesichtstheil, zeigt die Mundhöhle, in Verbindung mit der Rachenhöhle. Der dunkle Fleck, welcher an dieser und an den folgenden Figuren im Kieferfortsatz sichtbar ist, ist die obliterierte Aorta ascendens.
 - 2 zeigt die vereinigten Unterkieferfortsätze.
 - 3 hinter dem Unterkiefer durch das obere Ende des Halses gehend, zeigt eine Ausbuchtung der Rachenhöhle, die Anlage des oberen Kehlkopfes.
 - 4 zeigt die Anlage der Luftröhre und den durch ein Gerüsts am Darm hängenden Aortenbulbus.
 - 5, 6 und 7 zeigen die Lungenanlage. Bei 7 sieht man wiederum den Abschluss der Parietalhöhle von der Leibeshöhle durch die vom Venensinus und vom Vorderdarm zur Leibeswand abgehenden Platte
 - 8 zeigt die beiden Leberanlagen. *Vd* die Anlage des Magens, *Lb* rechtseitige, *Ph* linke Leberanlage. Die beiden Dottervenen sind noch getrennt und tragen die Bezeichnung *Hsh.*
 9. Zu symmetrisch gezeichnet, geht durch die vorderen Extremitäten
 - 10 durch den Bauchteil des Rumpfes und
 - 11 durch die Anlage der hinteren Extremitäten.
- Die Buchstabenbezeichnungen sind dieselben wie bei I.

Ausser den oben erwähnten kommen noch hinzu:

Stp. Rückentafeln der Urwirbel.
Ga. Ganglienanlagen.
His.

Cv. Hintere Cardinalvenen.
Mg. Urierengang (später zum Müller'schen Gang werdend?).
Un. Anlage der Urierenkanäle.
Hd. Hinterdarm.
All. Allantois.
Bh. Beckenhöhle.

Serie III. Zehntes Stadium (mit schwächerer Vergrößerung gezeichnet als die gleichfalls dem 10. Stadium zugehörigen Schnitte der IV. Serie).

Hs. Grosshirnhemisphären.
If. Infundibulum.
R.G. Rathke'scher Gang.
Ch. Chorda dorsalis.
Md. o. Medulla oblongata.
AbL. secundäre Augenblase.
Ls. Linse.

Serie IV. 10. Stadium. Bebrütungsdauer 96 Stunden. Temp. 37–39°, den 25. Juni 1867. Der Embryo war vor dem Erhärten ebenfalls gestreckt worden.

- 1 durch den Hals zeigt den 2. und 3. Aortenbogen. Die Kehlkopfanlage ist nicht dargestellt, sie fällt in den Zipfel, welcher von der vorderen Rachenwand ausgeht.
- 2 etwas weiter hinten; die zwei seitlichen Ausbuchtungen der Pharynxwand scheinen die Anlagen der Schilddrüsen zu sein.
- 3 und 4 treffen den Parietaltheil.
- 5 und 6 den Rückenteil mit der Magenanlage *M*, und der Leberanlage.
- 7 durch die Anlage der oberen Extremitäten.
- 8 durch den Bauchteil.
- 9, 10, 11 durch den Beckenteil des Rumpfes. Genauere Hinweise auf die Figuren finden sich vielfältig im Texte. Buchstabenbeziehungen wie oben, ausserdem:

Lr. Luftröhre.
Wb. Wirbelkörper.
H.E. Vereinigte Dottervene.
Vst. Venenstamm.
O. Ex. Obere Extremität.
U. Ex. Untere „
D. Magen und Darm.
Md. Medullarrohr.
Sz. Unterer Schwanzschenkel.

Serie V. Embryo vom 7. Tag.

1. Transversalschnitt durch den Stammteil des Rumpfes. Rechts ist das Medullarrohr sichtbar, dessen Zellschicht schraffirt, dessen Markmasse punktiert dargestellt ist. Nach links folgt eine parabolische Gewebsschicht als Anlage der Häute, welche mit Fortsätzen zwischen den einzelnen Ganglienanlagen *Gl* zusammenhängt. Die Fortsätze *Wb* sind die Anlagen der Wirbelbogen nebst Zubehör. Nach Aussen folgen die Rückentafeln *Mp* und über diesen die parabolischen Gewebsschicht der Haut nebst dem Hornblatt.

2. Sagittalschnitt durch die Leibeswand, zeigt die spinalen Ganglien mit den Nervenstämmen und den ersten Plexus. Zwischen den Nervenstämmen *Nst* liegen Gefäßöffnungen.

Serie VI. Sagittalschnitt eines etwas älteren Embryo. (Mit System I ohne Auszug gezeichnet wie Fig. III). Der Schnitt zeigt bereits die beginnende Einschnürung der Chorda. Von einer Gliederung der Wirbelkörpersäule ist indess nichts zu sehen. Diese bildet eine die Chorda umgebende Scheide (*Sch*). Von der

hintern Oberfläche dieser Scheide, welche die Anlage der Rückenmarkshäute mit umfasst, geht eine Reihe spitzer, aus Spindelzellen bestehender Fortsätze gegen das Medullarrohr *Md* ab. Diese Fortsätze treten später in das Medullarrohr ein, und sind die ersten Anlagen der Rückenmarksgefäße. *Ht* ist die Anlage der Rückenhaut und der fibrigen parabolastischen Theile hinter dem Rückenmark (hintere Abschnitte der Rückenmarkshäute, Dornfortsätze u. s. w.). Die Schicht ist vom Hornblatt überzogen.

Tafel XII.

Sämmtliche Figuren sind mit System I ohne Auszug gezeichnet (Verg. 13, 7).

Gemeinsame Buchstabenbezeichnungen.

<i>Kz.</i>	Keimzone.	
<i>Az.</i>	Aussenzzone.	
<i>Kw.</i>	Keimwall.	
<i>v. Kf.</i>	vordere	} Keimfalte.
<i>a. Kf.</i>	äussere	
<i>h. Kf.</i>	hintere	
<i>v. G.</i>	vordere	} Grünzrinne.
<i>s. G.</i>	seitliche	
<i>h. G.</i>	hintere	
<i>A.</i>	Axe.	
<i>Axf.</i>	vorderer Axenfortsatz.	
<i>Pr.</i>	Primitivrinne.	
<i>Qr.</i>	Querrinne.	
<i>v. Af.</i>	vordere	} Aussenfalte.
<i>s. Af.</i>	seitliche	
<i>h. Af.</i>	hintere	
<i>Mdr.</i>	Medullarrinne.	
<i>Zr.</i>	Zwischenrinne.	
<i>Mdp.</i>	Medullarplatte.	
<i>Kr.</i>	Kreuzungsstellen der seitlichen Grünzrinnen mit der vorderen Keimfalte.	
<i>Uw.</i>	Urwirbel.	
<i>Bli.</i>	Blutinseln.	
<i>E.</i>	Vorderes Ende der Axe; Verbindungsstelle zwischen animalein und vegetativem Blatt.	
<i>Hz.</i>	Herz.	
<i>Abi.</i>	Augenblase.	
<i>Hm.</i>	Hemisphäre.	
<i>Bp.</i>	Bauchplatten.	
<i>Rp.</i>	Rückenplatten	
<i>Ed.</i>	Höhle des Kopfdarmes.	

1. Erstes Stadium (Anfang). 8 St. bebrütet (Temp. 37—41°, den 18. Juni 1867). Im hintern Theil der Area pellucida findet sich eine zusammenhängende untere Platte, vorn und an den Seiten bilden die subgerminalen Fortsätze noch unterbrochene Netze.
1. Erstes Stadium (Schluss). 20 St. bebrütet. Man sieht den, nach hinten sich verbreiternden Axenstreif;

eine breite, dunkle Bogenlinie vor dem Axenstreif zeigt den Beginn der vorderen Keimfalte.

3. Erstes Stadium (Ende). 15 St. bebrütet (Temp. 37° den 16. Juni 1867). Man sieht den nach hinten breiter werdenden Axenstreif. Das untere Keimblatt *UB* ist in einem grossen Theil seiner Ausdehnung bei der Präparation abgerissen worden. Der Rand des zurückgebliebenen Stückes erscheint als dunkler Saum.
4. Zweites Stadium (Beginn). 15 St. bebrütet (Temp. 37—41° den 18. Juni 67). Man sieht den Axenstreif und vor demselben die Andeutung von Bogenlinien. Das vordere Ende des Axenstreifs wird von einer, scharf ausgesprochenen Querfalte *Qf* gekreuzt, die die vordere Keimfalte zu sein scheint.
5. Zweites Stadium. 24 St. bebrütet. Temp. beider Herausnahme 35½°, den 13. März 67. Siehe Text pag. 64.
6. Zweites Stadium. 20 St. bebrütet.
7. Zweites Stadium. 16 St. bebrütet (39—40°, den 15. Juni 67).
8. Zweites Stadium. 18 St. bebrütet. Temp. auf 35° gefallen, den 23. März 67.
9. Drittes Stadium. 21½ St. bebrütet (40—41°, den 25. Sept. 66). Man sieht sehr ausgeprägt die urwirbelähnlichen Querfalten der Rückenplatte im hintern Abschnitt der Keimzone. Von demselben Keime stammt der Sagittalschnitt Taf. V. IV.
10. Drittes Stadium. 25 St. bebrütet Temp. 40—41°, den 9. Juni 67. Man sieht hier die in Ablösung begriffene weisse Dottermasse (*wd*) von vielfachen grösseren und kleineren Lücken durchbrochen, zum Theil schieben sich auch Flecken derselben über den bereits aufgehellten Saum des Fruchthofes vor.
11. Drittes Stadium. 30 St. bebrütet.
12. Drittes Stadium. 24 St. bebrütet (40—41°, den 29. Mai 67). Seitliche und hintere Keimfalte scharf ausgeprägt.
13. Viertes Stadium (Beginn). 31 St. bebrütet. Temp. 37—40°, den 15. Juni 67.

14. Viertes Stadium (Beginn). 26 St. bebrütet. Temp. 40–41°, den 9. Juni 67. 15. Viertes Stadium. Bebrütungszeit unbekannt. Die vordere Keimfalte ist umgelegt, die Medullarplatte dagegen noch weiter offen. In deren vorderem Theil sieht man eine mittlere scharfe Rinne, den Grund der Medullarrinne, den man auch bei den Figuren 13 und 14 vorfindet. Die seitlichen Gränzrinne sind vorn scharf eingezogen, die ersteren 4 Urtirbel jederseits angelegt.	16. Viertes Stadium (Schluss). 27 St. bebrütet. Temp. 40–41°, den 5. Juni 67. 17. Fünftes Stadium. Bebrütungsdauer unbekannt. 18. Sechstes Stadium. 42 St. bebrütet, unregelmässige Temp., den 4. Oct. 66. 19. Sechstes Stadium. 46 St. bebrütet. Temp. 37°, den 20. Juni 67. 20. Siebentes Stadium (Beginn). Dritter Tag der Bebrütung.

Druck von J. B. HIRSCHFELD in Leipzig.

Fig. IV.

Fig. VI.

Fig. IX.

Fig. II.

Fig. I.

Fig. III.

Fig. V.

Fig. VIII.

Fig. VII.

Fig. VIII

Fig. I

Fig. II

Fig. III

Fig. IV

Fig. V

Fig. VI

Fig. VII

Fig. VIII

105 p.

Fig. 1

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

106 p.

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 11

Fig. 12

Fig. 13

Fig. 14

Fig. 15