

DIE PRIMITIVENTWICKLUNG DES HÜHNCHENS
NACH STEREOKINEMATOGRAPHISCHEN UNTERSUCHUNGEN,
KONTROLLIERT DURCH VITALE FARBMARKIERUNG UND
VERGLICHEN MIT DER ENTWICKLUNG
ANDERER WIRBELTIERE.

Von

LUDWIG GRÄPER
(Jena).

Mit 13 Textabbildungen und Tafel II.

Eines der interessantesten Probleme der Entwicklungsgeschichte ist das der Entwicklung der Keimblätter, die aufs innigste mit der Gastrulation und Chordulation verknüpft ist, und es haben sich, seit es eine wissenschaftliche Embryologie gibt, zu allen Zeiten bis in unsere Tage die besten Beobachter, die feinsten Köpfe und die hervorragendsten Experimentatoren gerade mit diesen Fragen beschäftigt. Aber es geht hier wie oft in der Wissenschaft: der Meinungen sind viele, und mein verehrter Lehrer C. RABL, der sich jahrelang mit der Lösung dieser Probleme beschäftigt hat, und den der Tod abrief, als er bei einer Reihe von Wirbeltieren wichtige deskriptive Vorarbeiten für die entscheidende Bearbeitung beendet hatte, pflegte, wenn er über diese Dinge vortrug und die Beobachtungen aufzählte, die für diese und die für jene Theorie sprechen, zu sagen: „Wir können nur aus einer Reihe von bekannten Zuständen auf den Ablauf des Vorganges schließen, aber das Resultat muß eine Theorie bleiben. Über den wirklichen Vorgang wissen wir nichts Sicheres; *denn wir sind nicht dabei gewesen*“. Wenn das ein so peinlicher Untersucher sagen mußte, der die Dinge, die er nach sorgfältiger Prüfung als tatsächlich erkannt zu haben glaubte, mit äußerster Energie, mit allen Waffen und mit lebhaftestem Temperament verfocht, ein Forscher, dessen „Theorie des Mesoderms“ die ganze Biologenwelt gefesselt hat, so deutet das wohl mit Sicherheit darauf hin, daß in den bestehenden Theorien wohl manches Körnchen Wahrheit steckt, daß wir aber doch von einer sicheren Erkenntnis noch weit entfernt sind.

Diesen Eindruck muß jeder unbefangene Leser der neueren Lehr- und Handbücher haben, von denen O. HERTWIGS Handbuch und CORNINGS Lehrbuch besonders hervorgehoben sein mögen. Der jüngste, der sich mit diesen Fragen auseinandersetzt, ist O. VEIT. Der Ausgangspunkt seiner sehr lesenswerten Darstellung sind zwar die Fische, aber er betont er-

freulicherweise immer das vergleichende Moment, und seine Ausführungen beanspruchen auch für die Amnioten Gültigkeit. Das Unbefriedigende der bisherigen theoretischen Darlegungen geht aus seiner Darstellung klar hervor. Seine Gedankengänge stehen denen von HUBRECHT sehr nahe. Er geht über die Leugnung der Spezifität der Keimblätter weit hinaus, indem er den Begriff „Keimblatt“ überhaupt fallen lassen möchte. Offenbar beeinflußt von den Darstellungen ASSHETONS, legt er auf dessen Wachstumszentren und die Wachstumsverschiebungen besonderen Wert. Da nun gerade die Darstellung von Wachstumsbewegungen die Domäne meiner Methode ist, möchte ich hierauf hinweisen.

Seit Jahren habe ich nun versucht, wirklich bei den Vorgängen „dabei zu sein“. Bei diesen Bestrebungen fand ich die vitale Färbbarkeit des Vogelembryos durch Neutralrot. Aus genau ausgemessenen Reihenaufnahmen desselben Hühnerembryos konnte ich schon 1911 einzelne Schlüsse ziehen. Immer aber war es die kinematographische, zeitraffende Darstellung des lebenden Embryos, von der ich mir besondere Fortschritte versprach. Die Hoffnung erfüllte sich zum Teil in den letzten Jahren. Von einer genaueren Veröffentlichung sah ich aber ab, weil die Tiefenlage der beobachteten Strömungen nicht sicher feststellbar war, und weil ich von einer stereoskopischen Kinematographie mit erhöhter Plastik weitere Aufschlüsse erhoffte. Nachdem die Überwindung der technischen Schwierigkeiten, bei der ich in vielen Punkten gänzlich neue Wege gehen mußte, einige Zeit gekostet hat, bin ich heute in der Lage einige positive Resultate mitzuteilen.

I. Literatur, Problemstellung.

Zuvor ist es aber nötig, kurz die Ansichten zu betrachten, die in der Literatur über die Keimblätterbildung und die Gastrulation der Wirbeltiere, speziell der Vögel, niedergelegt sind, um daran die einzelnen Punkte festzustellen, über die verschiedene Meinungen bestehen, und über die eine Entscheidung durch die Stereokinountersuchung getroffen oder angebahnt werden kann.

Vom Amphioxus kann ich hier absehen, weil die Vorgänge bei ihm kaum mehr zweifelhaft sind. Sie werden allgemein als mehrfache Invagination aufgefaßt. Auch bei den Cyclostomen und den Amphibien kann aus den klaren deskriptiven Bildern mit Sicherheit auf eine Invagination geschlossen werden, deren Verlauf in neuerer Zeit zudem durch die Markierungsversuche von ASSHETON mit im frühen Gastrulastadium eingestochenen Zobelhaaren, durch die photographischen Dauere Expositionen von KOPSCH, ganz besonders aber durch die Heterotransplantationen von SPEMANNS und seiner Schule und die lokalisierten Vitalfärbungen VOGTS bis ins einzelne geklärt ist. VOGT konnte als Resultat seiner Studien auf einem Schema eines Amphibienkeimes im Anfange der Gastrulation die

topographische Verteilung vieler präsumptiver Embryonalorgane auf der noch nicht differenzierten äußeren Keimschicht aufzeichnen. Auf dem letzten Anatomentage in Frankfurt zeigte KOPSCH die Invagination bei der Gastrulation des Axolotls im Zeitraffkinobilde. O. HERTWIG konnte durch Behinderung des Urmundschlusses *Spina bifida* erzeugen.

Auch die Bilder, die man bei den meisten Fischen erhält, dürften auf ähnliche Vorgänge zurückzuführen sein.

Die Selachier mit ihren dotterreichen Eiern zeigen zwar ganz andere Bilder, die aber durch zahlreiche ausgezeichnete Arbeiten und durch die Homologisierung des Keimscheibenrandes mit dem Urmund einwandfrei geklärt sind und in eleganter Weise eine Homologisierung mit der Gastrulation und Keimblätterbildung der vorerwähnten Wirbeltiere zulassen. An dieser interessanten Gruppe konzipierte HIS die Konkreszenztheorie, die durch KOPSCH experimentelle Unterstützung erfuhr, und C. RABL seine Mesodermtheorie, auf die wir unten zurückzukommen haben.

Bei den Reptilien deutet der nicht ganz glücklich als Mesoderm-säckchen bezeichnete Gang ebenfalls auf eine Invagination oder wenigstens auf einen eine Invagination markierenden Vorgang.

Über die Bildung des inneren Keimblattes bei den Vögeln ist wenig Sicheres bekannt. Man weiß nur, daß schon am unbebrüteten Keime, wo von einem Primitivstreifen oder einer Primitivrinne noch nichts zu sehen ist, doch unter der äußeren Keimschicht eine innere vorhanden ist, die allerdings noch nicht so klar wie später differenziert ist, und die DUVAL „entoderm primitiv“ nennt. PATTERSON hat sich auf Grund ausgedehnter deskriptiver und experimenteller Forschungen am Taubenei dahin ausgesprochen, daß die Bildung des Entoderm nach vorhergehender Verdünnung des hinteren Keimscheibenrandes durch Umkrepelung desselben nach unten geschehe, daß damit eine Art Invaginationsgastrula vorläge, und der hintere Keimscheibenrand der dorsalen Urmundlippe entspreche. Da ich zunächst nichts Neues über die erste Entodermbildung auszusagen habe, kann ich auf eine eingehende Literaturbesprechung, soweit sie diesen Punkt betrifft, verzichten.

Die größten Schwierigkeiten hat allen Forschern die Deutung des Primitivstreifens und die Bildung des Mesoderms bei den Vögeln und Säugern gemacht. Deshalb ist auch die Literatur hierüber groß und die Fülle der Meinungen verwirrend.

Die älteren Ansichten, daß die beiden Blätter des Mesoderms sich vom Entoderm und Ektoderm abspalten, kann ich, als heute restlos verlassen, ebenso übergehen als die Lehre von HIS, die einen Archiblast und einen Parablast unterschied. Auch die Ansicht HÄCKELS und DUVALS, daß der Rand der Hühnerkeimscheibe ähnlich dem der Selachierkeimscheibe die weitgeöffnete Urmundlippe darstelle, (von der aus sich das

Mesoderm entwickle), dürfte heute keine Verfechter mehr finden. Schon 1894 hat sich KIONKA ausdrücklich dagegen ausgesprochen und 1897 ASSHETON noch schärfer auf Grund seiner experimentellen Befunde. So viel ich sehe, hat RAUBER (bei KUPFFER ist das nicht ganz klar) zuerst die Primitivrinne für einen spaltförmigen Urmund erklärt, eine Ansicht, der besonders HUBBRECHT energisch entgegengetreten ist. RAUBER leitete den Primitivstreifen durch Abspaltung vom Keimscheibenrande, den er auch für Urmundgebiet hielt, ab. Es will mir scheinen als ob die Darstellung von KOLLER, der an der hinteren Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthofe des Hühnchens die „Sichelrinne“ beschreibt, und der den Primitivstreifen aus dem in ihrer Mitte gelegenen Sichelknopf hervorgehen läßt, unter dem Eindrucke der genialen aber — wie wir heute wissen — nur zum Teil richtigen Darstellungen RAUBERS geschehen seien. Ja, vielleicht verspürt man auch in C. RABLS Theorie des Mesoderms einen Hauch dieses Geistes. Immer wieder taucht in der Literatur die Behauptung von Autoren auf, daß sie nie etwas Ähnliches wie KOLLER gesehen hätten. Soeben behauptet DEHNEL auf Grund einer einzigen Lebendbeobachtung, bei der er den Primitivstreifen gegenüber der sehr charakteristischen „Plaque axiale“ (Sichelknoten) auftreten sah, daß diese keinerlei Bedeutung für die Primitivstreifenentwicklung habe, sondern eine Ansammlung von Dotter in der subgerminalen Höhle sei.

Im Gegensatze dazu bildet R. WETZEL einen Fall ab, in dem er vor Erscheinen des Primitivstreifens eine Stelle am hinteren Umfange der Keimscheibe markiert hatte, die sich mit der Bildung des Primitivstreifens nach vorn streckte. Auch PATTERSON kommt auf Grund von Versuchen mit elektrolytischen Marken, die er am hinteren Umfange junger Taubenkeimscheiben vor der Eiablage setzte, zu der Überzeugung, daß hier eine Konkreszenz wirksam ist, ähnlich wie sie sich HIS vorstellte, und wie sie KOPSCH aus seinen Markenexperimenten bei Selachiern schließt. Eine im entsprechenden Stadium genau in der Mitte des hinteren Randes angebrachte Marke findet sich später im Vorderkopfe des Embryos wieder, und weiter lateral am hinteren Rande gesetzte Marken liegen später in kaudaleren Teilen des Embryos. Das sind entschieden Parallelen zu den KOLLERSchen Resultaten, die, soweit es die damalige Chromsäuremethode erlaubte, sehr sorgfältig erarbeitet zu sein scheinen. Nach ihm wird die obere Keimschicht zum Ektoderm, die untere zum Entoderm, und nur derjenige Teil der oberen Schicht, den er als Sichelrinne und Sichelknopf bezeichnet, macht eine Ausnahme, indem letzterer durch Sprossung aus ersterer entsteht und den Primitivstreifen aus sich hervorgehen läßt, von dem aus das Mesoderm zwischen Ektoderm und Entoderm zentrifugal hineinwächst. Die bewußte oder unbewußte Parallele zur Selachierentwicklung ist nicht zu verkennen. Die Beteiligung der inneren Keimschicht an der Primitivstreifenbildung er-

scheint ihm wahrscheinlich. Bemerkenswert erscheint mir, daß KOLLER in seinen Medianschnitten unbebrüteter Keimscheiben — ohne es im Text zu erwähnen — an jenen Stellen, wo die äußere Keimschicht einer Verdickung der inneren, die er Sichel nennt, anliegt, an den basalen Seiten der Zellen der äußeren Schicht keine Zellgrenzen zeichnet.

Eine Sichel ist von SCHAUINSLAND in der Tat bei einer ganzen Reihe von Vögeln gesehen worden. Er bekämpft aber die Ansicht von KOLLER und DUVAL, indem er sagt, daß zuerst der Primitivstreifen und dann erst die Sichel entstände. Der Umstand, daß er sie Mesodermsichel nennt, läßt es mir, wie übrigens SCHAUINSLAND auch, angesichts der Abbildungen von KOLLER fraglich erscheinen, ob beide Autoren dasselbe meinen. Jedenfalls liegen hier bisher ungeklärte Differenzen vor, und es wäre also erstens mit meiner neuen Methode zu prüfen, ob zur Zeit des Auftretens des Primitivstreifens am hinteren Randwulst, wie es nach KOLLER sein soll, eine Wachstumsbewegung median- und cranialwärts, oder nach SCHAUINSLAND lateralwärts stattfindet. KÖLLICKER hat wohl zuerst den Primitivstreifen als die Quelle des Mesoderms angesehen.

Manche Autoren hat der Umstand, daß man schon am jungen Keime Mesoderm an topographisch verschiedenen Stellen findet, veranlaßt, von axialem und peripherem (RÜCKERT) oder, was fast dasselbe bedeutet, aber auch auf verschiedenen Ursprung hinweisen will, von gastralem und peristomalem (C. RABL) Mesoderm zu sprechen. (RABL läßt ersteres direkt „rechts und links aus der Chordaplatte hervorzuwachsen“.) Wir werden uns unten zweitens zu fragen haben, ob diese letztere Scheidung nach genetischen Gesichtspunkten begründet ist. Nach SCHAUINSLAND geschieht die erste Bildung des Mesoderms, das zwischen Ektoderm und Entoderm lateralwärts hineinwächst, ohne jede Beteiligung des Entoderms, und eine Verschmelzung desselben mit dem Primitivstreifen erfolgt erst später. Diese Angabe besteht ganz zweifellos zu Recht, und ihr folgt auch O. HERTWIG in seiner Handbuchdarstellung. Angaben, die davon abweichen, werden wohl auf Beobachtung zu alter Primitivstreifen beruhen. Damit erübrigt es sich auch, auf die Darstellung DISSER einzu-gehen, der ähnlich wie GOETTE den Primitivstreifen für eine Verdickung der unteren Keimschicht hält, entstanden durch zentripetale Zellverschiebung aus dem Keimwall.

Die Autoren sprechen immer von einem Herauswachsen des Mesoderms aus dem Primitivstreifen (O. HERTWIG erwähnt in seinem Handbuche in diesem Sinne die große Zahl der Kernteilungsfiguren im Ektoderm des Primitivstreifens) und sehen die Primitivrinne nur für eine mehr oder weniger nebensächliche Begleiterscheinung, als eine durch diese Wucherung veranlaßte sekundäre Einsenkung an. Wenn es auch richtig ist, daß der Vorgang ohne Rinne beginnt, so veranlassen mich doch meine Beobachtungen, hier die dritte Frage aufzuwerfen, ob diese Rinne

nicht doch eine besondere Bedeutung hat, und ob sie nicht darauf hinweist, daß die Masse des Primitivstreifens für die Mesodermerzeugung nicht ausreicht, und daher ein Zustrom von Material aus der noch nicht differenzierten äußeren Keimschicht erfolgt.

Ganz selbstverständlich muß das vordere Ende der Primitivrinne eine besondere Bedeutung haben. An ihm hat man ja die Merkmale der Gastrulation wieder erkennen wollen und den HENSENSchen Knoten mit dem gelegentlich vorkommenden Kanälchenrudiment dem Mesoderm-säckchen der Reptilien und damit dem Urdarm vergleichen wollen.

Den HENSENSchen Knoten sieht SCHAUINSLAND als einen weiteren Wachstumsherd des Mesoderms an, von dem aus der mesodermale Kopffortsatz nach vorn wächst, begleitet von seitlichen, weiter hinten entstandenen Mesodermteilen. Hier entsteht die wichtige Frage: was geschieht am HENSENSchen Knoten? Kommt hier eine wirkliche Einstülpung zustande und wächst der Kopffortsatz wirklich nach vorn? und was geht seitlich am Kopffortsatz vor? In dieser Frage tappen wir bis in die jüngste Zeit noch völlig im Dunkeln, und daran ändert auch die Tatsache nichts, daß durch die Untersuchungen zahlreicher, zum Teil hervorragender Forscher die Oberflächen- und Schnittbilder der entsprechenden Stadien aufs beste bekannt sind. Wir kennen wohl eine lückenlose Reihe dicht aufeinanderfolgender Zustandsbilder aufs genaueste, aber — ganz abgesehen von der großen individuellen Formvariabilität im Primitivstreifenstadium — wissen wir an entscheidenden Stellen nicht, welchen Punkten im vorhergehenden Stadium bestimmte Punkte des folgenden entsprechen. So war es bisher, wenn wir sahen, daß der Kopffortsatz länger und der Primitivstreifen gleichzeitig kürzer wird, unmöglich zu sagen, wird nun das Material des Primitivstreifens bei der Verlängerung des Kopffortsatzes sukzessive verbraucht und geht in diesen über, indem, etwa nach der Art der HISSchen Konkreszenztheorie, der auch O. HERTWIG nahe steht, die Ränder der Primitivrinne von vorn nach hinten miteinander verwachsen, so daß der HENSENSche Knoten aus weiter hinten gelegenen Primitivstreifenmaterial gewissermaßen immer neu gebildet wird, während er vorn immer abgebaut wird und die jüngsten Teile des Kopffortsatzes liefert, oder aber wächst der Kopffortsatz aus eigenen Mitteln in die Länge, während der Primitivstreifen aus anderen Gründen (Erschöpfung durch Mesodermlieferung) kürzer wird, oder verhalten sich etwa die ektodermalen Anteile der Kopffortsatzregion anders als die tiefer gelegenen? Das ist der fünfte große Fragenkomplex, der der Beantwortung durch die Stereokinountersuchung zugeführt werden kann.

Freilich liegen hier auch schon Versuche vor, auf Wegen, die nicht zu dem bisherigen deskriptiven Rüstzeug gehören, Antworten zu erhalten. Die ersten sind die umfangreichen statistisch aufgerechneten Messungen FISCHELS an fixierten Keimscheiben, die bescheidene Resultate ergaben.

In einzelnen Punkten kam ich (GRÄPER 1911) weiter durch die Ausmessung der Reihenaufnahmen je eines lebenden gefärbten Embryos, einen weiteren Schritt durch meine einfachen Kinoaufnahmen. Außerdem aber sind wichtige experimentelle Arbeiten von ASSHETON, PATERSON, FLORENCE PEEBLES, KOPSCH und R. WETZEL, die hier Wertvolles geleistet haben, zu erwähnen. Alle fünf Autoren haben Markenversuche gemacht. ASSHETON benutzte hierzu Zobelhaare, die er in die junge Keimhaut einstach. Eine im Zentrum der unbebrüteten Keimscheibe eingestochene Marke findet sich später am vorderen Primitivstreifenende, noch später im Kopf. ASSHETON schließt daraus, daß sich der Kopf aus der vorderen Hälfte der unbebrüteten Keimscheibe entwickle und der Körper aus dem Primitivstreifen. Im übrigen sind seine Resultate denen KOPSCHS ähnlich. Die am meisten variierten Versuche am Primitivstreifen hat wohl FLORENCE PEEBLES gemacht. Sie markierte mit Zobelhaaren, setzte Branddefekte mit der heißen Nadel und durchtrennte mittels Celluloidkeilen die Keimscheibe an den verschiedensten Stellen. Ihre Experimente und die gewonnenen Resultate sind so gut beschrieben und lassen sich durch die von mir gewonnene Vorstellung von der Primitiventwicklung des Hühnchens so gut erklären, daß ich unten ausführlich auf sie eingehen werde. KOPSCH hat seine früheren Markierungsversuche mit größerem Erfolge wiederholt, indem er den von mir schon vor zwanzig Jahren (GRÄPER 1907) gegebenen Hinweis auf den Wert meiner Vitalfärbung für experimentelle Arbeiten nunmehr benutzte. Er setzte kleine, elektrolytisch erzeugte Marken an verschiedenen Stellen von Hühnerkeimscheiben im Primitivstreifenstadium. Alle vor dem Primitivstreifen gelegenen Marken fanden sich später am Kopf, wie mir scheint vor dem ersten Urwirbelpaar. Etwa die vordere Hälfte des Primitivstreifens liefert den ganzen dorsalen Teil von Rumpf und Schwanz, sein drittes Viertel ventrale Teile der Schwanzknospe und Aftermembran, sein letztes Viertel Teile des Dottersackes. So wird man beim Lesen der KOPSCHSchen Arbeit — ohne daß er selbst darauf hinweist — unwillkürlich an die Kephalogenese und Notogenese HUBRECHTS bzw. an die Protogenese und Deutrogenese ASSHETONS erinnert. An der Tatsache der Lage der Marken in den betreffenden Embryoteilen kann gar kein Zweifel sein, trotzdem werden wir uns mit den KOPSCHSchen Schlußfolgerungen unten noch auseinander zu setzen haben. Deswegen soll auch die Menge der Fragen, die sich hier aufdrängt, jetzt nicht skizziert werden, weil das an dieser Stelle zu viel Raum beanspruchen würde. PATTERSON hat ebenfalls Versuche mit elektrolytischen Marken am Taubenkeim schon vor der Bebrütung gemacht. Das ist wichtig besonders in Anbetracht der Tatsache, daß die meisten von KOPSCH markierten Primitivstreifen ziemlich alt waren, ja, wie seine Abbildung zeigt, teilweise schon einen Kopffortsatz zeigten. Eine in der Mitte des hinteren Randes der Keimscheibe ge-

setzte Marke befindet sich am Embryo immer weiter hinten je älter das Operationsstadium war. (Bei Operation im zungenförmigen Entodermstadium im Gehirn, bei Operation in wenig älteren Stadien am zehnten Urwirbel und bei Operation in noch etwas älterem Stadium im Sinus rhomboidalis.) Aus diesen und anderen Lageveränderungen gesetzter Marken schließt PATTERSON auf eine Konkreszenz im Sinne von HIS, ähnlich wie sie KOLLER für die Primitivstreifenbildung des Hühnchens und KOPSCH nach seinen Selacherversuchen annimmt.

Angesichts des so sehr verschiedenen Ausfalls der Experimente bei nur sehr geringem Altersunterschied des Operationsstadiums muß man sich fragen, wie eine so genaue Altersbestimmung an der lebenden unbeebrüteten Keimscheibe möglich war, und wenn sie möglich war, wie der Autor die genaue Lokalisation (auf 50!) bestimmen konnte, zumal er die Vitalfärbung nicht kannte.

Auch R. WETZEL hat mit der VOGT'schen Methode den oben skizzierten Fragenkomplex angegriffen, indem er sich die Frage stellte: „Wandern tatsächlich einzelne Zellbezirke als abgegrenzte, nur aus sich heraus sich streckende und vergrößernde Form in andere Bezirke hinein, oder ist es vielleicht eine Bildungswelle, die, einmal im Gang, jeweils durch Vollendung eines bestimmten Formzustandes in einem Bezirk dem Nachbar den Anstoß gibt, dieselbe Entwicklung einzuschlagen . . .?“ Die Arbeiten von R. WETZEL, die leider noch nicht in ausführlicher Darstellung vorliegen, sind die einzigen, die außer meinen den wirklichen Nachweis von Wachstumsverschiebungen für sich beanspruchen können. Seine und meine Resultate, — auf verschiedenen Wegen gewonnen — lassen sich in allen Punkten zu einem gemeinsamen Anschauungsbilde vereinen und ergänzen sich in der schönsten Weise. Ich kann es nur tief bedauern, daß WETZEL wie ich höre, durch eine schwere Erkrankung längere Zeit von wissenschaftlicher Arbeit fern bleiben mußte¹. Seine Methode ist die sinngemäß angewandte VOGT'sche vitale Farbmarkierung. Ich kann hier einschalten, daß auch ich vor langen Jahren mit farbstoffgefüllten Kapillaren schon ähnliche Versuche unternommen, allerdings nach Mißerfolgen nicht mit der nötigen Konsequenz fortgesetzt habe. Die WETZEL'schen Resultate werde ich am besten mit zu der Besprechung der meinigen heranziehen. Ich habe im übrigen nach R. WETZEL'S Vortrag die Methode in vielen Fällen zur Kontrolle meiner Versuche angewandt und kann im allgemeinen seine Resultate bestätigen. Die Methode ist wirklich ausgezeichnet und leicht zu handhaben. Allerdings bin ich nicht so ganz fest überzeugt, daß die Farbe fest an die einmal gefärbten Partikel gebunden ist, und das Hellerwerden und Verwaschenwerden der

¹ Nach Ablieferung des Manuskriptes erfahre ich zu meiner großen Freude, daß R. WETZEL seine wissenschaftliche Tätigkeit wieder voll aufgenommen hat und in dieser Festschrift eine Zusammenstellung seiner Resultate bringen wird.

Markengrenzen ist sicher nicht allein auf das Auswandern von Zellen zurückzuführen. Ich möchte eine Farbstoffabgabe an Nachbarzellen oder Gewebsflüssigkeit durchaus für wahrscheinlich halten, zumal man oft weite Strecken des Dotters diffus hellblau gefärbt sieht; immerhin sind die Fehler nicht so groß, daß man nicht doch sehr wichtige Schlüsse aus der Methode ziehen könnte. Schon hier möchte ich darauf hinweisen, daß die Resultate KOPSCHS und ASSHETONS gegenüber WETZELS und meinen Resultaten am Hühnchen natürlich ähnliche Differenzen ergeben müssen, wie am Amphibium die Markierungsversuche ASSHETONS mit Zobelhaaren gegenüber der vitalen Farbmarkierung VOGTS, weil durch starre Marken ja verschiedene Schichten des Keimes aneinandergeschweißt werden können und deren Verschiebung gegeneinander, die, wie wir sehen werden, zum Teil sehr groß ist, dann natürlich nicht zum Ausdruck kommt, was zu schweren Mißdeutungen führen muß.

Kurz erwähnt mögen hier schließlich noch die zahlreichen Versuche HOADLEYS sein, der auch von ganz jungen Hühnchenkeimscheiben Stücke auf die Allantois älterer transplantierte, um ihre prospektive Potenz zu prüfen. Allzu sichere Schlüsse auf den Ablauf der Primitiventwicklung können daraus jedoch nicht gezogen werden.

II. Bildung der Primitivrinne.

Die erste Einsenkung zur Primitivrinne ist bei Embryonen zu bemerken, die mindestens 6 Stunden, höchstens 12 Stunden bebrütet worden sind. Tritt sie früher auf, so muß man annehmen, daß die Henne schon einige Zeit auf dem Ei gesessen hat. Ich besitze 6 Stereokinoaufnahmen, die für das Studium der Vorgänge bis zum Auftreten des Primitivstreifens verwertbar sind (*EK, FA, FJ, FL, FM*). Ein paar andere müssen aus verschiedenen Gründen ausscheiden (mangelhafte Entwicklung, zu häufige Korrektur der Einstellung oder Orientierung, mangelhafte Aufnahme). Drei der brauchbaren waren vor Beginn der Aufnahme unbebrütet. An diesen war nur recht wenig Bewegung zu sehen und vor allem lag von anderen Versuchen her die Erfahrung vor, daß eine Färbung am unbebrüteten Keim, auch wenn sie zunächst recht intensiv und an der Grenze der Toleranz ist, sehr rasch so stark abblaßt, daß sie unbrauchbar wird. Ich habe in solchen Fällen häufiger Nachfärbungen gemacht, aber die Kontinuität der Aufnahme ist damit immer so stark unterbrochen, daß solche Aufnahmen für die stereokinematographische Untersuchung meist nicht recht brauchbar sind. Deshalb habe ich die Eier für das Studium dieses frühen Stadiums meist etwas vorgebrütet. Von den brauchbaren Embryonen war je einer 2, 4 und 9 Stunden vorgebrütet.

Im folgenden will ich nun die Aufnahme des Embryos *FA* als Beispiel beschreiben.

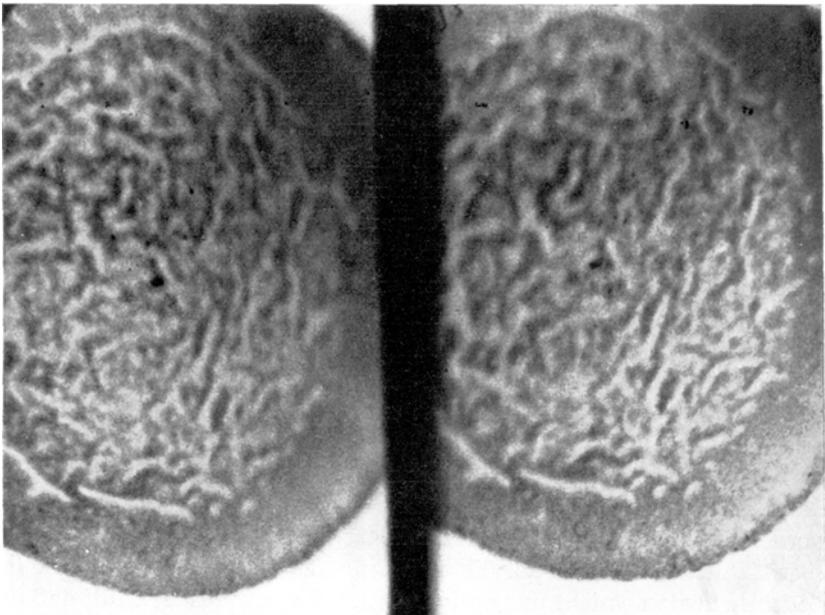
Der Embryo wurde 4 Stunden vorbebrütet und dann in der üblichen Weise gefärbt. Die „Area pellucida“ — ich gebrauche dieses Wort nur, weil es von älteren Autoren für jene kreisrunde, am unbebrüteten Ei sich deutlich abzeichnende Fläche von etwa 2 mm Durchmesser angewandt wird, obwohl ich mir bewußt bin, daß sie nicht in allen Punkten mit der schuhsohlenförmigen Area pellucida eines Embryos mit einer geringen Anzahl Urwirbel vergleichbar ist — hebt sich am gefärbten Embryo dieses Stadiums weniger gut von der umgebenden Area opaca ab. Sie zeigt ein dem Entoderm zugehöriges lederartiges Chagrin. Öfter sind die dunkleren Partien bis etwa 0,1 mm breit bandartig unregelmäßig mäandrisch verschlungen, so daß das Bild dem der Oberfläche eines Makaroni-gerichtes vergleichbar ist (Abb. 1). Im vorliegenden Falle ist das Chagrin viel feiner und auch nicht bandförmig (Abb. 2). Die stereoskopische Betrachtung läßt deutlich erkennen, daß die Oberfläche nicht sehr stark gefärbt ist und infolgedessen tiefere entodermale Partien sichtbar sind. Die hinteren Partien der Keimscheibe sind nur schwach oder gar nicht gefärbt. In der rechten und linken oberen sowie in der linken unteren Bildecke ist der Umwachsungsrand deutlich zu sehen. Der Gesamtdurchmesser der Keimscheibe ist etwa 3,7 mm. Die Grenze der Area pellucida gegen die Area opaca ist nicht erkennbar. Ein am vorderen Rande befindliches Entodermbläschen bleibt außerhalb des Gesichtsfeldes. Das Kinobild bleibt zunächst recht ruhig, nur in der Nähe des späteren hinteren Randes der Keimscheibe (in der Abb. 2 links unten) sieht man ganz langsam eine auf das Zentrum der Keimscheibe zu gerichtete Bewegung in Gang kommen. Gleichzeitig sieht man, daß das nach vorn strömende Material, das der oberflächlichsten Schicht angehört, ersetzt wird durch Material, das von den Seiten herzufließt und dieses wieder durch Material, das an den Seiten von vorn her rückwärts gleitet (Abb. 3). Der Vorgang ist ein Doppelwirbel, dem Teil der Polonäse vergleichbar, bei dem die Paare in zwei Säulen an gegenüberliegenden Seiten des Saales entlanggehen, am Ende zur Mitte einschwenken und, sich die Hand reichend, zu vierten durch die Mitte vorwärtsgehen. Während dieser Bewegung wird zuerst am hinteren Rande an vitalgefärbten Keimen die Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthofe sichtbar und zunehmend deutlicher (Abb. 4). Nach etwa 144 Bildern, also etwa $2\frac{3}{4}$ Beobachtungs- und $6\frac{3}{4}$ Bebrütungsstunden, tritt in der Abb. 4 links hinten fast im Zentrum der Strömungserscheinung eine kleine am Boden hellere längliche Grube auf.

Diese Grube erhält vorn einen immer schärferen fast überhängenden Rand. Auch die Seitenränder werden schärfer, und die strichförmig gewordene Grube vertieft sich durch Einströmen von seitlich gelegenen oberflächlichen Material über ihre scharfen Seitenränder. Dabei wird ihr Boden heller, was nicht nur optisch dadurch vorgetäuscht wird, daß die

Seitenbegrenzungen infolge des Materialzustromes und der Erhöhung der Wände dunkler werden. Nach hinten zu senkt sich die Primitivrinne — denn um deren Entstehung handelt es sich hier — flacher ein, verlängert sich hier aber ziemlich rasch dadurch, daß immer neue Stellen eingesenkt werden, gleichzeitig aber sicher auch dadurch, daß sie sich im ganzen in die Länge streckt. Das kann man dadurch feststellen, daß man zwei in gewisser Entfernung liegende markante Stellen gleichzeitig im Auge behält. Man wird dann bemerken, daß die Entfernung zwischen ihnen zunimmt. In Abb. 5 hat die Primitivrinne bereits eine Länge von 1,3 mm. Im vorliegenden Falle ist sie im vorderen Teil stark gekrümmt. Das ist eine Abweichung, die man nicht selten sieht, und die sich späterhin völlig ausgleichen und zur Bildung von normalen Embryonen führen kann. Ich habe diesen Embryo zur Besprechung gewählt, weil er im übrigen für die Besprechung am meisten geeignet ist.

Die oben gekennzeichnete Strömung wird immer lebhafter und nimmt tatsächlich die bereits gebildete Primitivrinne als Ganzes mit nach vorn. Im Stadium der ersten Grubenbildung war diese vom Vorderrand 2,3 mm und 248 Bilder d. h. $4\frac{3}{4}$ Stunden später (Abb. 5) war das Vorderende der Primitivrinne nur 1,6 mm vom Vorderrand entfernt. Diese Verschiebung von 0,7 mm nach vorn ist lediglich dadurch bedingt, daß das vorn und seitlich gelegene Material jener eben beschriebenen Strömung folgt und

Abb. 1. Stereobild, Vergr. $23\frac{1}{3}\times$. Chagrin einer unbebrüteten Hühnchenkeimscheibe bei Vitalfärbung mit Neutralrot.

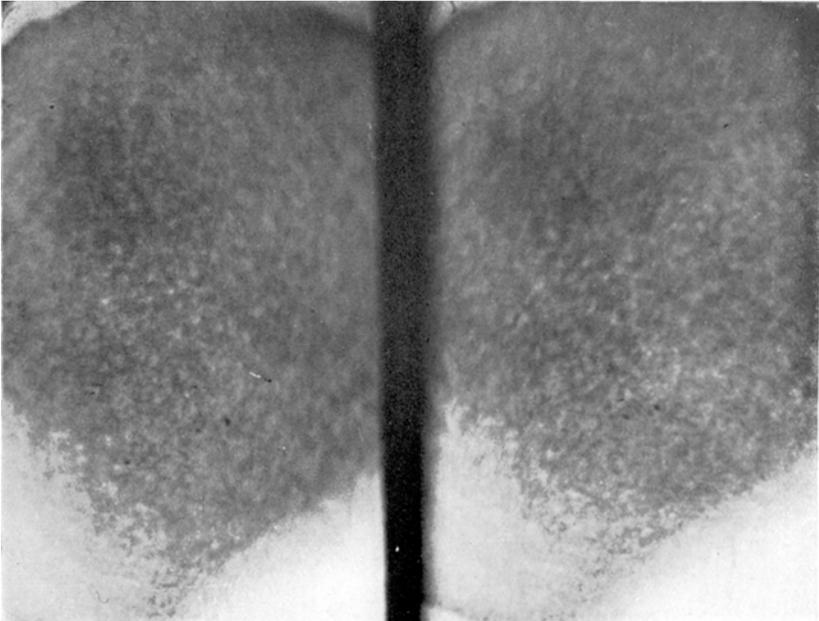


zum Zwecke der Verlängerung des Primitivstreifens nach hinten und zur Einstülpung in die Primitivrinne gebraucht wird. Wird es durch lebhaftes Wachstum im vorderen Bereiche der Keimscheibe ersetzt, so braucht unter Umständen eine nur geringe oder gar keine Wanderung des Primitivstreifens nach vorn zu erfolgen. Beide Grenzfälle dürften angesichts der längst bekannten großen Variabilität der Primitiventwicklung der Vögel im Bereiche des Normalen liegen und geradezu das Verständnis für diese Variabilität ermöglichen, da es sich eben um zeitliche Verschiebungen oder Quantitätsänderungen zweier voneinander in weiten Grenzen unabhängiger Vorgänge handelt, nämlich erstens dem der Zellvermehrung und zweitens dem der Materialverschiebung und Faltung.

Im vorliegenden Falle läßt sich die Materialverschiebung auch messend verfolgen. Im Stadium der ersten Grubenbildung (Abb. 4) ist etwa 1 mm von ihr eine unscharf abgegrenzte etwa 1 mm lange quere streifenförmige Verdichtung zu sehen. 4 $\frac{1}{2}$ Stunden später ist diese Verdichtung hufeisenförmig um das vordere Ende der Primitivrinne herumgebogen, und dabei haben die Mitten der Hufeisenenden eine Entfernung von etwa 1,4 mm voneinander.

Die Aufnahmen der übrigen fünf Embryonen dieses Entwicklungszeitraumes sind weitere Beläge für die bei *FA* geschilderten Materialverschiebungen. Insbesondere ist an ihnen der polonäseartige Doppel-

Abb. 2. Stereobild, Vergr. 23 $\frac{1}{3}$ ×. Hühnchen *FA*, 4 Stunden bebrütet.



wirbel bemerkbar. Bei allen, bei denen sie zu sehen ist, ist die erste Primitivgrube kurz, aber verhältnismäßig tief. Sie verlängert sich dadurch, daß am hinteren Ende sich immer neue Partien einsenken. Das vordere Ende bleibt materiell das gleiche, schiebt sich aber im Sinne der Strömung des median gelegenen Materiales langsam nach vorn.

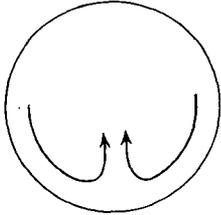
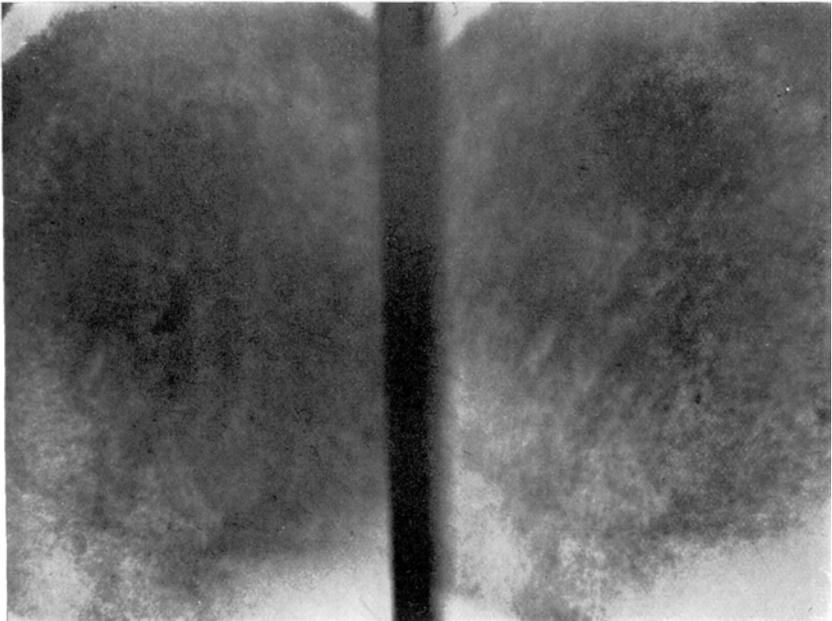


Abb. 3. Schema der polonäseartigen Doppelströmung bei der Bildung des Primitivstreifens.

Zur Kontrolle der Resultate nahm ich an unbebrüteten bzw. 3 Stunden bebrüteten Keimscheiben (teilweise doppelte) vitale Farbmarkierungen vor. Fünfmal wurde eine Nilblausulfatmarke in das Zentrum der Area pellucida gesetzt. In einem Falle fand innerhalb von 3 Stunden keine Veränderung statt, und einige Stunden später war der Embryo nicht mehr normal. In den übrigen Fällen zeigten die Marken eine auffallende Tendenz zum Verbreitern und Verschwimmen. Sie fanden sich im

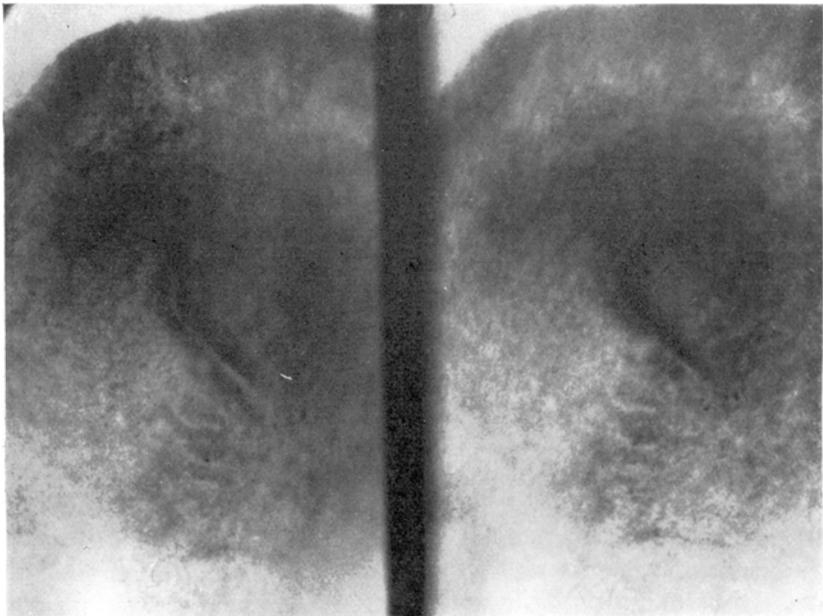
Stadium des mittellangen Primitivstreifens dicht vor dem vorderen Ende der Primitivrinne. Marken nahe dem Hinterrande der Keimscheibe verbreiterten sich entsprechend dem flächenhaften Wachstum der Keimscheibe und wurden heller. Sechsmal wurde eine strichförmige 1,5 bis 2 mm lange Marke quer zur Längsrichtung des Embryos (nach der Ei-

Abb. 4. Stereobild, Vergr. $23\frac{1}{3}\times$. Hühnchen F.A. $6\frac{3}{4}$ Stunden bebrütet. Erste Primitivgrube (Pfeil).



achse beurteilt) am hinteren Umfange der Area pellucida gesetzt. Drei von den Versuchen ergaben kein Resultat. Bei zwei unbebrütet markierten war nach 10 Stunden die Marke nach der Mitte zu zusammengezogen und aus ihrer Mitte war nach vorn zu, der Lage des Primitivstreifens entsprechend, ein schmaler blauer Strich ausgewachsen. Der dritte Embryo war nach 3stündiger Vorbebrütung mit einer 2 mm langen strichförmigen und außerdem noch mit einer kleinen dreieckigen Marke 0,9 mm von der strichförmigen entfernt in der Mitte der Area pellucida markiert worden (Abb. 6a). Nach 4 Stunden zeigte sich der linke Schenkel der strichförmigen Marke gegen das Zentrum der Area pellucida umgebogen (Abb. 6b), woraus ich schloß, daß in diesem Falle der Embryo mit seiner Längsachse nicht genau senkrecht zur Längsachse des Eies gestanden haben konnte, was sich weiterhin bestätigte, so daß die Marke mehr den rechten hinteren Rand (Abb. 6a) getroffen hatte. 7 Stunden nach der Bebrütung stand der blaue Strich 1,2 mm lang in der Richtung des Primitivstreifens, und nur ein ganz schwacher blauer Schein schloß sich in der ursprünglichen Lage der Marke dem rechten hinteren Rande der Area pellucida an. In einer Entfernung von 0,8 mm vom Vorderende des Striches war die andere Marke als blauer, seitwärts verwaschener Fleck zu sehen. An ihn hatte sich also das vordere Ende der hinteren Marke um 0,1 mm angenähert, das hintere hatte sich um 0,7 mm von ihm

Abb. 5. Stereobild, Verg. $23\frac{1}{2}\times$. Hühnchen F.A, $11\frac{1}{2}$ Stunden bebrütet. Primitivrinne.



entfernt. Es scheint also, daß jener bei allen drei Versuchen sich nach vorn erstreckende Markenfortsatz in Wirklichkeit nur eine geringe Vorwärtsbewegung machte, und gleichzeitig die seitlichen Teile des Hinterendes der Area pellucida sich bei ihrer Annäherung an die Mittellinie wohl durch Längenwachstum der ganzen Keimscheibe von der vorderen Marke entfernten. 22 Stunden nach der Markierung war die ganze rechte Lippe der Primitivrinne kräftig blau gefärbt, die linke nur schmal und blaß. Nach vorn von der Primitivrinne zog sich ein breiter bläulicher Schein, dessen Tiefenlage nicht festgestellt werden konnte und der zum Teil wohl sicher von der zentralen punktförmigen Marke abstammt, ob auch von der strichförmigen, etwa durch Einstülpung und Mesodermbildung, ließ sich nicht entscheiden.

Vergleichen wir nun die Resultate der Farbmarkierungskontrollen mit der direkten Beobachtung der Vorgänge am Stereokinobild, so müssen

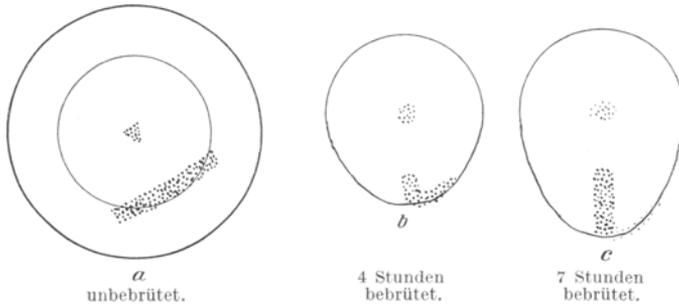


Abb. 6. Farbmarkierung an einer unbebrüteten Keimscheibe. Die Grenzen der Area pellucida sind nur annähernd richtig.

wir vollste Übereinstimmung konstatieren. Insbesondere bedeutet es keinen wesentlichen Unterschied, wenn wir bei der Ausmessung gewisse Differenzen finden. So hatten wir am Film ein Vorwärtswandern des vorderen Primitivrinnenendes in $4\frac{3}{4}$ Stunden um 0,7 mm feststellen können, während mit der vitalen Farbmarkierung die Annäherung der hinteren Marke an die im Zentrum der Area pellucida in einem sogar längeren Zeitraume (7 Stunden) nur 0,1 mm betrug. Wenn wir davon absehen, daß die vorderen Maßpunkte nicht die gleichen sind, so muß hier die ungeheure Variabilität der einzelnen Hühnchenprimitivstreifen verantwortlich gemacht werden. Als Grund hierfür muß ich die weitgehende Unabhängigkeit der Formbildungsvorgänge von den Wachstums- (Zellvermehrungs-) Vorgängen angeben. Wie mir zahlreiche Beobachtungen gezeigt haben, pflegen zwar rasch wachsende Embryonen auch die lebhafteste Formgestaltung zu zeigen. Aber es kommt auch vor, daß ein langsam wachsender Embryo sich rasch entwickelt, und es kommt sogar vor, daß verschiedene Teile des Embryos verschieden rasch sich ent-

wickeln. So sieht man z. B. bei Abkühlung den eigentlichen Embryo in seiner Entwicklung stärker zurückbleiben als den Gefäßhof. Wenn alle diese Verschiebungen nicht zu großen Umfang annehmen, so kann sich trotzdem in späteren Stadien ein völlig normaler Embryo ergeben. Nun können wir leider für die Beobachtung am lebenden jungen Embryo meine Vitalfärbung mit Neutralrot — gleichgültig ob die Farbe in wässriger, mehr oder weniger isotonischer Salz- oder Zucker- (WETZEL) Lösung oder Agarstückchen aufgebracht wird, nicht entbehren. R. WETZEL hat sie für unschädlich erklärt. Das habe ich nie getan, ebenso wie auch VOGT und KOPSCH die geringe Schädlichkeit kannten. Ich habe zwar zur Kontrolle einmal ein am Primitivstreifen intensiv gefärbtes Hühnchen bis kurz vor dem Ausschlüpfen leben lassen, bin mir aber immer bewußt gewesen, daß die Färbung doch kein gleichgültiger Eingriff ist, besonders wenn man starke Belichtung zum Zwecke der Photographie folgen lassen muß. Daher wird auch bei der Kinaufnahme, wie schon oben angedeutet, das rasche Vorwärtsdringen des vorderen Primitivstreifendes durch etwas verzögertes Wachstum weniger ausgeglichen worden sein als bei den nur sehr zart total gefärbten und dem Lichte wenig ausgesetzten vital markierten Embryonen. Beide Methoden lassen also für diese erste Entwicklung das Bestehen der polonäseartigen doppelten Gegenströmung klar erkennen.

Ziehen wir nun die früheren Arbeiten über die Primitiventwicklung der Vögel heran, um zu prüfen, ob deren Beobachtungen mit der von mir gegebenen Darstellung zu vereinigen sind. Zunächst weise ich hin auf die vielgeschmähte Beschreibung einer Ektodermwucherung in der Umgebung einer Rinne (Sichelrinne) am hinteren Umfange der Area pellucida durch KOLLER: „Aus dieser Anlage entsteht der Primitivstreifen durch einfaches Längenwachstum.“ Gewissermaßen zu seiner Ehrenrettung möchte ich sagen, daß ich in der Tat in allerdings ganz vereinzelt Fällen an der kritischen Stelle am lebenden Keime eine kleine rinnenartige Einsenkung gesehen habe. Meist ist sie nicht vorhanden, und darin haben die übrigen Autoren recht. Vielleicht hat sich KOLLER durch vereinzelte Beobachtungen verleiten lassen, zu verallgemeinern, vielleicht aber hatte er auch Eier einer Zucht, die diese Besonderheit in größerer Zahl zeigte. Bedauerlich ist nur, daß um dieser einen doch nebensächlichen nicht bestätigten Einzelheit willen das oben in Anführungszeichen wiedergegebene Hauptergebnis seiner Untersuchungen, das offenbar zutreffend ist, und völlig mit meiner Darstellung vereinbar ist, von den Autoren in Mißkredit gebracht worden ist. PATTERTON beschreibt übrigens an Taubeneiern vor der Ablage einen umgekrempelten hinteren Rand, also eine Rinne. PATTERSON markierte ferner mit elektrolytischen Marken den Hinterrand der Area pellucida von Taubenkeimen im „zungenförmigen Entodermstadium“. Eine median gelegene Marke liegt

später im Gehirn, eine 10⁰ weiter lateral am Rande der Area pellucida angebrachte am Mittelhirn, eine noch weiter draußen gelegene im Primitivstreifen. Auch die median gesetzte Marke liegt später immer weiter hinten, je älter das Operationsstadium war (z. B. in der Höhe des 10. Urwirbels oder sogar am hinteren Ende des Rhombus). Auch das ist durch den polonäseartigen Doppelwirbel erklärt.

ASSHETON stach in die unbebrütete Keimscheibe in der Medianlinie in gleichen Abständen vier Zobelhaare als Marken ein: eins im Zentrum der Area pellucida, eins in der Mitte zwischen Zentrum und hinterem Rande, eins am hinteren Rande der Area pellucida und eins etwa in der Mitte des diese umgebenden opaken Ringes. Im Primitivstreifenstadium lag die erste Marke am vorderen Ende des Primitivstreifens. Die Entfernung bis zur zweiten und die zwischen dritter und vierter war ungefähr die gleiche geblieben, während die zwischen zweiter und dritter sich erheblich vergrößert hatte. Das stimmt überein mit der von mir am Film und an vitalen Farbmarkierungen beobachteten Längsstreckung im Primitivstreifengebiete.

Es drängt sich nun von selbst die Frage auf, was dieser doch zunächst recht verwunderliche Doppelwirbel für die Entwicklung des Vogels zu bedeuten hat. Wie bei einer Polonäse hat er den Erfolg, daß Massen, die zunächst kaudal lagen, zur Mitte einschwenken und kranialwärts gelangen, während Massen, die ursprünglich weit kranial und lateral lagen, den ersteren folgen und infolgedessen an das kaudale Ende des Keimes gelangen. Sehen wir uns in der Wirbeltierreihe um, so ist das bekannteste Beispiel für ähnliche Vorgänge die Entwicklung der Selachier. Ganz allgemein sieht man den Rand einer jungen Selachierkeimscheibe als den weit offenen Urmund an. Von der Stelle der Randkerbe aus schiebt sich nun der Embryo nach vorn in die Keimscheibe, wobei die benachbarten Seitenränder der Keimscheibe folgen, indem sie sich in der Randkerbe vereinigen. Dieses Heranrücken der Seitenränder ist von KOPSCH vor Jahren durch die Beobachtung angebrachter Marken bestätigt worden. Diese Entwicklungsbewegung, die früher als in der Wirbeltierentwicklung einzig dastehend angesehen wurde, und daher von manchen nicht recht geglaubt, von anderen zwar geglaubt, aber als eine nicht zu verallgemeinernde Caprice der Selachier hingestellt wurde, entspricht genau dem von mir beim Hühnchen beobachteten Doppelwirbel.

Für die Knochenfische ist ebenfalls die Einbeziehung von Randpartien der Keimscheibe in den Embryo besonders durch die schönen Arbeiten von KOPSCH an der Forelle nachgewiesen. Und zwar kommen auch hier die am weitesten vorn seitlich gelegenen Randteile am weitesten nach hinten im Embryo zu liegen. VEIT betont zwar in seiner vorzüglichen Zusammenstellung über die Primitiventwicklung der Fische die Nebensächlichkeit der Beteiligung der seitlichen Teile an der Embryo-

bildung, gibt aber selbst die Abbildungen von ASSHETON von *Gymnarchus niloticus* wieder, die in schönster Weise zeigen, wie auch hier beim Ablösen des Embryos vom Umwachsungsrande durch einen meinem Doppelwirbel völlig entsprechenden Vorgang eine Art Primitivstreifen am hinteren Ende des Embryos gebildet wird. Dieser entspricht genau dem hinteren Drittel eines Hühnchenprimitivstreifens.

Die Primitiventwicklung der Reptilien ist, soviel ich sehe, niemals eingehend auf Materialverschiebungen hin untersucht worden. Dennoch scheint der Vergleich junger Keimscheiben, z. B. der von HERTWIG in seinem Lehrbuche reproduzierten jungen Keimscheiben von *Lacerta muralis* WILLS auf ähnliche Bewegungen wie beim Hühnchen hinzuweisen. Bei der jüngeren liegt die sogenannte Primitivplatte, in die sich später die Primitivgrube einsenkt, hinter dem sogenannten Embryonal schild, bei der älteren liegt sie in ihm. Sie wird also gegenüber den zuerst weiter vorn und seitlich gelegenen Teilen relativ nach vorwärts verschoben, worin man wohl eine Analogie zu meinem beim Hühnchen beschriebenen Doppelwirbel erblicken kann.

Daß bei Säugetieren nichts über derartige Bewegungen bekannt ist, ist bei der Schwierigkeit, sie lebend zu untersuchen, begreiflich. Freilich ist auch hier von BONNET eine Randkerbe am hinteren Ende junger Hundekeimscheiben und von FAHRENHOLZ eine solche beim Menschen beschrieben worden, die eine Ähnlichkeit mit der Kerbe der Selachier hat, und die damit das Recht gibt, induktiv auch hier einen Doppelwirbel anzunehmen. Sie darf aber niemals als alleiniger Beweis für ein Bestehen einer solchen Strömung bei den Säugern angesehen werden. Sie wird aber doch die Annahme wahrscheinlich machen, daß nach dem Nachweise des Wirbels bei anderen Wirbeltieren, insbesondere bei den Vögeln, deren Primitivstreifenstadien ja eine fast völlige morphologische Übereinstimmung mit denen der Säuger zeigen, auch in der Säugerentwicklung ein derartiger Doppelwirbel eine wichtige Rolle spielt. Ganz besonders bestärken mich in dieser Auffassung die an einem großen Materiale unternommenen schönen Untersuchungen von STREETER. Ein Blick auf seine Tafel 4 läßt die außerordentlich weitgehende Parallelität zur Entwicklung des Primitivstreifens und des Mesoderms beim Hühnchen erkennen. Zunächst umfaßt das Primitivstreifenmaterial sichelförmig den hinteren Umfang der Area pellucida. Aus der Mitte dieser Sichel entwickelt sich dann der Streifen nach vorn, indem sich die Seitenhörner der Sichel mehr und mehr an sein Hinterende heranziehen.

Schwieriger ist es, das Bestehen einer dem Doppelwirbel vergleichbaren Bewegung bei anderen, besonders niederen Wirbeltieren, aufzuzeigen.

Bezüglich der Amphibien möchte ich W. VOGTS schematische Seitenansicht eines *Triton*-Keimes vor der Gastrulation mit topographischer

Eintragung der prospektiven Bedeutung der einzelnen Keimbezirke in den Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft Freiburg 1926, S. 72, heranziehen (Tafel II, Abb. P 3). Oben, etwas links der Mitte ist das spätere vordere Körperende. Rechts bei *Eg* liegt das Hinterende des Medullarrohres, das freilich durch Längsstreckung weiter kaudal verschoben wird. Die Chordaanlage liegt gerade umgekehrt: das spätere kraniale Ende unten nicht weit von der Invaginationsrube. Hier liegen zu Seiten auch die ersten Ursegmente, während die letzten und das Schwanzmesoderm weit vorn (in der Figur links) und lateral liegen. Verfolgen wir die Bewegungen der Ursegmente bei der Einstülpung, so ist der gleiche Doppelwirbel wie bei Vogelembryonen zu erkennen. Das zeigt Tafel II, Abb. P 1 in der Ansicht von dorsal her durch Pfeile angedeutet. Auch hier wird hinten gelegenes Material von beiden Seiten vereint durch die Mitte nach vorn geführt, allerdings — und das wird später zu erklären sein — unter einer oberflächlichen Schicht, während diese Bewegung beim Hühnchen an der Oberfläche erfolgt.

Ähnlich dürften die Vorgänge bei Cyklostomen und vielleicht auch bei Ganoiden sein.

Der Vergleich der Gastrulation der Amphibien mit der des Amphioxus ist so eingebürgert, daß es nunmehr nicht schwer fallen wird, auch beim Amphioxus dieselbe Bewegung zu erkennen. Auch hier liegt das spätere kraniale Chordaaende zunächst weit kaudal und gelangt durch die Invagination erst kranialwärts (Tafel II, Abb. A 1 und A 2). Den gleichen Gegenzug muß das seitlich davon gelegene prospektive Mesoderm machen. Ob es an der Blastula ähnlich weit seitlich liegt, wie an einer Amphibienblastula, wissen wir zur Zeit nicht, ich möchte es aber für durchaus möglich, vielleicht für wahrscheinlich halten.

Demnach dürfen wir jene gegenzügige, polonäseartige Wirbelströmung der Vögel für eine Teilbewegung der Gastrulation halten, die wie bei allen Wirbeltieren den Zweck hat, das prospektive Material für Chorda und Mesoderm, das zunächst in axial umgekehrter Reihenfolge angeordnet ist, zu dem prospektiven Medullarrohrmaterial in richtige Anordnung zu bringen¹. Daß bei den Vögeln diese Umordnung in einer oberflächlichen Schicht und nicht gleichzeitig auch ein Unterschieben unter die Medullaranlage, also eine typische Invagination, erfolgt, ist durch den Dottergehalt der Eier und die dadurch zwangsmäßig hervorgerufene

¹ Wenn ich hier von „Zweck“ spreche, so meine ich das nicht im teleologischen Sinne. Ich will damit auch keineswegs gesagt haben, daß ich die prospektive Bedeutung im Sinne einer festen Determination auffasse. Ich halte es vielmehr durchaus für wahrscheinlich, daß erst die Verlagerung die Determination für das verlagerte Material mit sich bringt. Von den Erörterung aller Determinationsfragen möchte ich aber in dieser Abhandlung grundsätzlich absehen und mich nur auf die Beschreibung und Vergleichung der Vorgänge beschränken.

auch anderweit zu beobachtende Veränderung des Entwicklungsganges bedingt, Vorgänge, auf die wir in einem späteren Abschnitte zurückzukommen haben.

III. Die Vorgänge am Primitivstreifen.

Im vorhergehenden Abschnitte habe ich dargestellt, wie sich der Primitivstreifen durch doppelte Gegenströmung bildet und dabei schon darauf hingewiesen, daß er sich sowohl durch diese Bewegung verlängert, indem ihm hinten immer neues Material von den Seiten her hinzugefügt wird, als auch, indem er sich selbst in die Länge streckt. Beide Vorgänge führen dazu, daß die ursprünglich kreisrunde Area pellucida, während sie in der vorderen Hälfte zwar ihre Kreisform beibehält, in der hinteren Hälfte mehr und mehr in die Länge gestreckt und birnförmig wird. Die Primitivrinne erlangt schließlich eine Länge von über 2 mm. Bis zu diesem Stadium und noch darüber hinaus ist jene doppelte Gegenströmung immer noch nachweisbar, wenn sie sich auch immer mehr auf die hintersten Teile beschränkt und immer schwächer wird. Schon vom ersten Auftreten der Primitivrinne an geht sie unmerklich in eine zweite Bewegung über, die bald das ganze Bild beherrscht, und deren Studium ich eine große

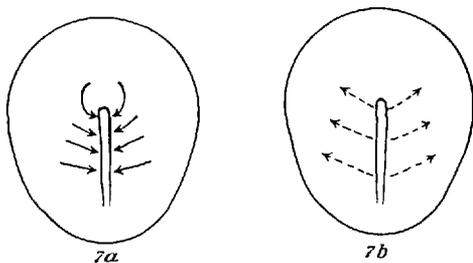


Abb. 7. Schema der Strömungen an einem jungen Primitivstreifen, *a* in der oberflächlichen Schicht, *b* in der tieferen Schicht.

Anzahl von Aufnahmen gewidmet habe. Es sind die 50 Stereokinoaufnahmen *AA, AE, AF, AG, AH, AI, AK, AM, AN, AO, BD, BE, BH, BI, BK, BL, BM, BN, BO, CB, CD, CH, CK, CL, CM, DA, DB, DC, DE, DF, DH, DI, DL, DM, EA, EB, ED, EL, EF, EG, EH, EJ, FC, FB, FD, FE, FF, FH, FJ, FM*. Unter ihnen befinden sich einzelne, die auch zum Studium des Doppelwirbels gedient haben.

Wie ich schon bei der Schilderung des ersten Auftretens der Primitivrinne angegeben habe, wird diese nicht durch eine einfache Faltung der Keimscheibe gebildet, sondern dadurch, daß über die Ränder der Grube Material des oberflächlichen Blattes von den Seiten herzuströmt und in die Tiefe verschwindet. Diese Strömung ist an jungen Primitivrinnen vorn am lebhaftesten und bringt Material heran, das seitlich vor ihrem vorderen Ende liegt (Abb. 7a). Mit dem Längerwerden des Primitivstreifens wird die Strömung vorn schwächer und schwächer, während sie hinten noch andauert. An der normalen Existenz dieser oberflächlichen Materialverschiebung kann nach den zahlreichen Fällen, in denen ich sie

einwandfrei beobachtet habe, keinerlei Zweifel bestehen, und sie war auch an einzelnen der 1926 in Freiburg von mir projizierten Embryonen sichtbar.

Gestört wurde die Beobachtung an diesen Aufnahmen allerdings dadurch, daß ganz offenbar eine entgegengesetzte Strömung in wahrscheinlich anderer Schicht gleichzeitig mit abgebildet wurde und so ein unauf lösliches Durcheinander entstand. Das Bestreben zur Auflösung führte dann im Jahre 1927 zur stereokinematographischen Methode und damit zum Erfolg.

Schon im ersten Durchsichtsprotokoll ist bei 23 der obigen Embryonen eine Strömung notiert, die der oben beschriebenen entgegengesetzt läuft (Abb. 7b), und in den meisten Fällen läßt sich bei stereoskopischer Betrachtung auch feststellen, daß die von der Medianlinie nach außen und etwas nach vorn wandernden Partien tiefer liegen als jene andere Schicht, in der die mediopetale Strömung beobachtet wird, und die sich als die äußere Keimschicht unschwer feststellen läßt.

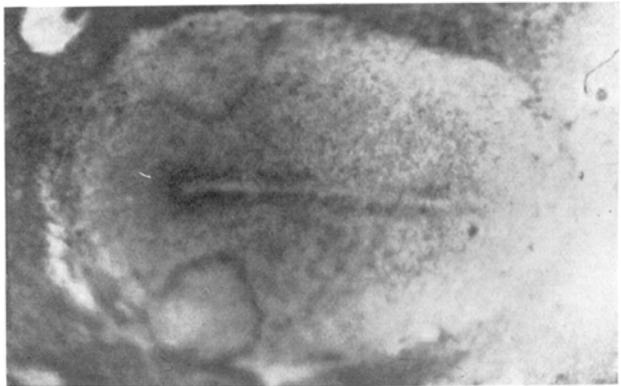
Aus der Fülle der Beispiele wähle ich die Stereokinoaufnahme des Embryos *CM* nicht, weil etwa in ihm die Strömung besonders lebhaft und die Tiefenlage besonders gut feststellbar wäre, sondern, weil er in einer tieferen Schicht ganz zufällig eine Zelle enthält, die durch die Masse der in ihr gefärbten Partikelchen auf jedem Bilde wieder erkannt und identifiziert werden kann, so daß dieser Fall sich besonders zur Publikation eignet.

Der Embryo *CM* wurde nach 17 stündiger Vorbebrütung in der beschriebenen Weise gefärbt und zugedeckt und dann 9 Stunden lang kinematographiert, in welcher Zeit er sich von einem 1,8 mm langen kurz vor der Kopffortsatzbildung stehenden Primitivstreifen bis zu einem Primitivstreifen mit 0,6 mm langem Kopffortsatz entwickelte. Die Abb. 8a zeigt den Embryo 30 Minuten nach Beginn der Aufnahme, in welcher Zeit die durch die kaum vermeidbare Abkühlung unter Umständen hervorgerufene Zusammenziehung der Keimscheibe sich wieder ausgeglichen hat. Aus Gründen der Sparsamkeit bei der Publikation gebe ich nur das linke Teilbild dieser Stereoaufnahme wieder. Dagegen ist eine 18 Minuten später gemachte Stereoaufnahme in dem Bildpaar Abb. 8b, c wiedergegeben. Bei der Stereobetrachtung wolle man beachten, daß alle zufälligen Flecken und Fehler der Aufnahme hoch über der Bildebene zu schweben scheinen und nach kurzer Gewöhnung nicht mehr wahrgenommen werden, ferner daß die über dem Embryo liegenden Medien (Eiweißschichten und Gelatineplättchen) nie völlig sauber sind und deswegen häufig über der Keimscheibe kleine Teilchen schwebend zu sehen sind. Die Keimscheibe selbst scheint zunächst keine sehr große Tiefe zu haben. Man möge aber bedenken, daß eine fixierte Keimscheibe bei einem Querdurchmesser der *Area pellucida* von über 2 mm innerhalb

Abb. 8. Hühnchen C.M., Vergr. 23 $\frac{1}{2}$ X.

a und b stereoskopisch vereinigt ergeben einen Bewegungsnachweis: oberflächlich erscheinende Dinge haben sich nach links, tief erscheinende nach rechts bewegt.

a 17 $\frac{1}{2}$ Stunden bebrütet,
linkes Bild

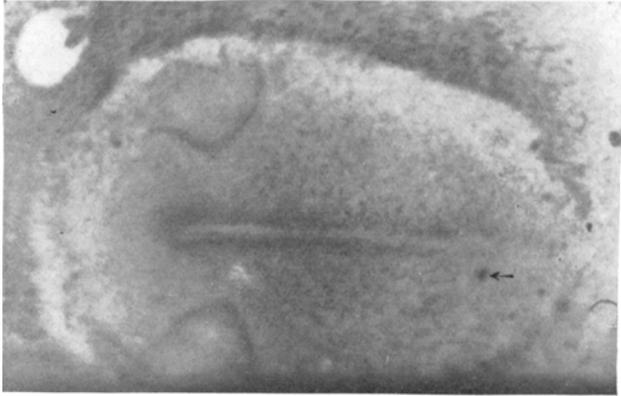


b 17 $\frac{3}{4}$ Stunden bebrütet,
linkes Bild



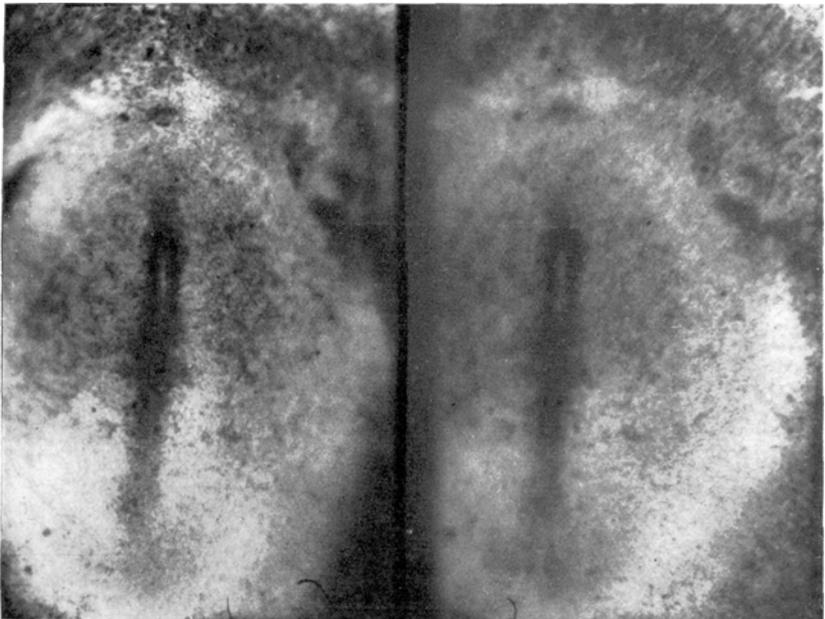
b und c stereoskopisch vereinigt ergeben ein normales Stereobild, das die wirkliche Tiefenlage der Schichten erkennen läßt.

c 17 $\frac{3}{4}$ Stunden bebrütet,
rechtes Bild



derselben eine maximale Dicke von 0,1 mm hat, und daß die Dicke von äußerer Keimschicht und Mesoderm zusammen in der Nähe des Primitivstreifens 0,06 mm beträgt. Die Oberflächen der Keimschichten als solche sind nicht erkennbar, da die Schichten ja unsichtbar sind und die in ihnen verteilten gefärbten Partikel in sehr verschiedener Höhe in den Zellen liegen. Da nun in diesem Stadium die Keimschichten unmittelbar aneinander liegen, so ist bei der gewöhnlichen Stereobetrachtung eine scharfe Scheidung zwischen äußerer Keimschicht und Mesoderm nicht möglich. Man sieht vielmehr wie in einer Aufschwemmung eine ziemlich gleichmäßige Tiefenverteilung der gefärbten Körnchen. Ein Kunstgriff, doch zu einer stereoskopisch reinlichen Schichtenscheidung zu kommen, wird weiter unten besprochen werden. Um sich an das Tiefensehen zu gewöhnen, betrachtet man am Bildpaar 8b, c am besten zunächst den vorderen rechten Rand der Area pellucida. Besonders die rechte der beiden in diesem Falle vorhandenen nicht seltenen Entodermblasen gibt einen beträchtlichen Tiefeneindruck. Nun gehe man langsam rechts seitlich vom Primitivstreifen nach hinten, und man wird auch hier die kleinen dunklen Körnchen in verschiedener Tiefe schweben sehen. Nun betrachte man das durch einen Pfeil bezeichnete größere (0,05 mm) Klümpchen, das 0,2 mm, 18 Minuten früher (Abb. 8a) sogar nur 0,15 mm seitlich von der Mitte des hintersten Teiles der Primitivrinne liegt, und

Abb. 9. Stereobild, Vergr. $23\frac{1}{3}\times$. Hühnchen *CM* etwa 25 Stunden bebrütet.



man wird feststellen, daß es den tieferen Schichten, aber nicht der tiefsten, angehört. In Abb. 9 etwa 7 Stunden später, in der ein 0,35 mm langer Kopffortsatz vorhanden ist, ist das Klümpchen 0,5 mm von der Mitte des Primitivstreifens entfernt und verläßt den linken Rand des rechten Bildes. Etwa 8 Stunden (Abb. 10) nach der ersten Aufnahme hat der Kopffortsatz die Länge von 0,65 mm und das Klümpchen ist 0,65 mm von der Mediane entfernt, ist also in diesen 8 Stunden 0,5 mm lateralwärts gewandert. Einige Minuten später hat es auch den linken Rand des linken Bildes mit zunehmender Geschwindigkeit verlassen. Durch Betrachten des Laufbildes kann man sich überzeugen, daß das Klümpchen auf allen Aufnahmen dasselbe ist und in tieferen Schichten lateralwärts wandert. Diese Wanderung dürfte durch die beigefügten Abbildungen hinreichend belegt sein.

Die Wanderung eines solchen einzelnen Körperchens hat aber keine besondere Bedeutung, sie könnte durch irgendeine Zufälligkeit bedingt sein. Im Stereokinobild sieht man aber eine ganze tiefere Schicht in gleicher Geschwindigkeit seitwärts wandern, und das ist natürlich von besonderer Bedeutung. Ich habe auch darüber nachgesonnen, ob es mög-

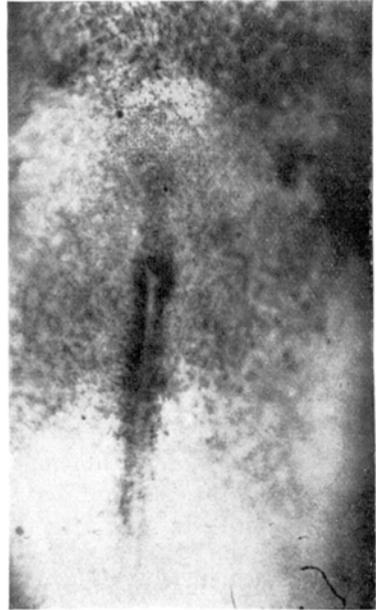


Abb. 10. Vergr. $23\frac{1}{3}\times$. Hühnchen *CM*
25 $\frac{1}{2}$ Stunden bebrütet.

lich ist, in einer Publikation die Wanderung dieser ganzen Schicht einzeln schwer wieder erkennbarer Körperchen bildmäßig zu belegen.

Tiefeneindruck: $\begin{matrix} t \\ + \\ o \end{matrix}$

zugehörige Stereobilder: $\begin{matrix} + \\ to \\ \text{linkes Bild} \end{matrix}$

$\begin{matrix} + \\ ot \\ \text{rechtes Bild} \end{matrix}$

In dem oben stehenden Schema sei *o* ein im Vergleich zu dem $+$ oberflächlich, *t* ein tiefgelegenes Objekt. In den zugehörigen Stereobildern, die sich stereoskopisch vereinigen lassen, wird in dem Teilbild für das rechte

Auge das Bild von *t* gegen das Bild von *o* nach rechts verschoben sein. Umgekehrt wird, wenn man zwei einfache nicht stereoskopische zeitlich hintereinander folgende Kinobilder so stereoskopisch vereinigt, daß man das vorhergehende mit dem linken Auge, das spätere mit dem rechten betrachtet, ein in dem zeitlichen Zwischenraum nach rechts verschobener Bildteil tiefer erscheinen müssen, ein nach links verschobener oberflächlicher.

Wenn man das Bildpaar Abb. 8a und b stereoskopisch miteinander vereinigt, von denen a 18 Minuten früher aufgenommen ist als das andere, die aber beide die linken Teilbilder der Stereoaufnahmen darstellen, die also stereoskopisch vereinigt bei Bewegungsruhe ein ebenes Bild geben müßten, so sieht man sofort, daß jenes dunkle Körperchen dem Beschauer erheblich näher zu liegen scheint. Das heißt nach unserer obigen Auseinandersetzung, daß es sich im Aufnahmeintervall relativ nach links verschoben hat. Bei genauerer Betrachtung wird man dann auch weiter hinten in der Nähe des Randes der Area pellucida zwei Körperchen sehen, die in gleicher Ebene und — worauf ich unten noch zurückkommen werde — höher als dieser Rand liegen; d. h. sie bewegen sich schneller lateralwärts als dieser Rand. Schließlich wird man bei längerer Betrachtung eine ganze in gleicher Höhe liegende Schicht allerdings unscharf abgebildeter Körperchen sehen, die sich also alle gleichmäßig nach lateral bewegen. Die Lateralbewegung, die auf der linken Seite der Keimscheibe nach links geht, geht auf der rechten nach rechts. Wir werden also auf der rechten Seite nach lateral verschobene Massen tiefer als andere zu sehen glauben. Dies sieht man am leichtesten an den beiden Entodermblasen rechts und links vom vorderen Primitivstreifenende. Die linke scheint näher, die rechte ferner zu liegen als der Hauptteil des Embryos. Im Anschluß an die rechte Blase wird es dann gelingen, durch die oberflächlichen stark gefärbten Massen hindurch auch eine Schicht tieferer Körnchen zu sehen. Durch Vergleich mit dem normalen Stereobildpaar 8b, c wird man sich leicht überzeugen, daß diese Schicht hier auch tief liegt, daß also diese Lateralbewegung wirklich einer tiefen Schicht des Embryos zukommt.

Es entsteht nun die Frage, ob die beiden beschriebenen, in Abb. 7a und b schematisch durch Pfeile bezeichneten Strömungen, von denen die erste in der oberflächlichen Schicht läuft und tief in die Primitivrinne verfolgt werden kann, und die zweite von den Seiten der Primitivrinne ausgeht, ob diese beiden eine einheitliche Gegenströmung des gleichen Materiales in verschiedenen Tiefen sind. Trotz der zahlreichen Aufnahmen ist es mir nicht gelungen, auch nur einmal ein besonders auffälliges Körperchen in die Primitivrinne einwandern und wieder nach seitwärts laufen zu sehen, weil die Wände der Primitivrinne steil sind und die gefärbten Körperchen so dicht liegen, daß sie sich nicht mehr abgrenzen

lassen. Wenn nun nach einiger Zeit in der Nähe der Stelle, wo ein dunkles Körperchen verschwunden ist, wiederum eines auftaucht, wie ich das mehrfach sah, so ist seine Identität mit dem ersteren nicht zu beweisen. Man sieht aber doch so beträchtliche Mengen von Material der oberflächlichen Schicht in die Primitivrinne hinein verschwinden, daß es nicht wahrscheinlich ist, daß dies Material ganz zum Verstärken der axialen Teile verwendet wird, sondern daß es auch wieder irgendwohin abwandern muß. Somit bleibt als natürlichste Deutung nur die übrig, daß das oberflächlich mediopetal heranströmende Material in die Primitivrinne einströmt, um in der Tiefe umzukehren und mediofugal wieder abzufließen. Das heißt, ein tiefes Blatt wird durch Einwandern eines oberflächlichen gebildet.

Es fragt sich nun, ob dieses tiefere Blatt das Entoderm oder das Mesoderm ist. Durch Betrachten der Stereoaufnahmen ist das nicht sicher zu eruiieren. Immerhin spricht aber die Lage und Dicke der Schicht für die Annahme, daß es das Mesoderm ist. Das Entoderm wird während der Vergrößerung der Area pellucida immer dünner und bedarf kaum eines wesentlichen Zellzuschusses, und den kann es leicht vom äußeren Rande her erhalten. Wenn sie aber wirklich dem Entoderm zugehörte, dann würde die Geschwindigkeit der mediofugalen Strömung nicht größer sein als die des zurückweichenden Opakarandes, und das ist sie tatsächlich, wie wir unter anderem auch aus dem Höherliegen der bewegten Körnchen bei der Stereobetrachtung von Abb. 8 a, b gesehen haben. Daraus folgt, daß die mediofugale Strömung tatsächlich dem Mesoderm angehört.

Zur Kontrolle der eben beschriebenen Bewegung nahm ich vitale Farbmarkierungen vor. Das Herangleiten der oberflächlichen Schicht an die Primitivrinne und das Einströmen des Materiales in diese ist immer sehr leicht festzustellen. Ich verzichte daher auf die Beschreibung von Einzelfällen. Seitliche runde Marken rücken an die Primitivrinne heran und bekommen hier einen gradlinigen, scharfen Rand. Marken, die über die Rinne hinweggreifen, zeigen schon nach wenigen Minuten in der Tiefe der Rinne eine Aufhellung, ob durch Veränderung oder Auswanderung der Farbe oder Seitwärtswandern der Zellen, sei hier nicht entschieden. 23 Embryonen wurden im Stadium des noch nicht voll ausgewachsenen Primitivstreifens dicht neben der Rinne markiert. 6 möchte ich vorläufig ausschalten, weil sie am vorderen Ende markiert wurden und zur Prüfung einer anderen Beobachtung dienen sollten. Einige von den übrigen 17 waren übrigens mit Nilblau leicht angefärbt und mit Neutralrot markiert. Bei 7 von den 17 konnte nach dem Einströmen in die Rinne eine Ausbreitung der Färbung beobachtet werden. Bei 3 von ihnen konnte man am abgehobenen aber lebenden Keime sicher eine Färbung der tieferen Schichten seitlich von der Rinne feststellen. Aber in 2 Fällen war die Färbung so blaß und über so weite Strecken verbreitet

und zwar besonders an runde Kugeln gebunden, daß ich mich nicht zu einem festen Urteil entschließen kann. Nur in einem Falle, wo an einem 12 stündigen Primitivstreifen die mittlere Region ohne Mitfärbung seitlicher Teile gefärbt worden war, fand ich am anderen Tage bei einem Embryo von etwa 8 Urwirbeln, geschlossenem Medullarrohr und kugelförmigem Vorderhirn ein kurzes Stück Primitivstreifen hinter dem Knoten gefärbt, und von hier aus gingen zwei 1 mm lange Fortsätze nach seitlich und vorn, im ganzen ein Hufeisen von 0,9 mm Breite bildend. Diese Schenkel lagen mit Sicherheit tiefer als das Ektoderm.

Allerdings würde ich allein auf Grund meiner Befunde bei der vitalen Farbmarkierung niemals mit Sicherheit auf das Vorhandensein einer vom Primitivstreifen mediofugal laufenden Mesodermströmung schließen. Auch R. WETZEL, der eine solche ebenfalls vermutet, schreibt, daß ihm der Nachweis nicht gelungen sei. Trotzdem sprechen diese Versuche in Ergänzung der stereokinematographischen Betrachtungen für die Richtigkeit der oben ausgesprochenen Ansicht, daß die oberflächliche Schicht am Primitivstreifen in die Tiefe wandert und vielleicht nach einer Pause, in der das Material sich staut, sich seitwärts wieder als Mesoderm ausbreitet.

Sehen wir uns in der Literatur nach Beobachtungen über die beschriebene Strömung um, so ist mir über die erste oberflächliche mediopetale, wenn man nicht in dem von HOADLEY als Kondensation des breiten Primitivstreifens beschriebenen Vorgange etwas Ähnliches erblicken will, nur jene zitierte ganz beiläufig gemachte Angabe R. WETZELS bekannt, die mir eine große Freude war, weil sie Tatsachen, die meine Filme zeigten, bestätigte. Beide Beobachtungen sind selbstverständlich gänzlich unabhängig und mit gänzlich verschiedenen Methoden errungen. Für den zweiten Teil der Bewegung, den mediofugalen, tiefen, liegen tatsächliche Beweise seines Bestehens von anderer Seite, soviel ich sehe, nirgends vor. Allerdings nehmen wohl die meisten Autoren (KÖLLICKER, HERTWIG, RABL, RÜCKERT und andere) und mit ihnen die herrschende Lehrmeinung an, daß wenigstens ein Teil des Mesoderms aus dem Primitivstreifen seitwärts hervorwächst, und daß damit der Primitivstreifen ein Wachstumszentrum ist (reichliche Mitosen sind beschrieben), aber alle diese Autoren wußten nichts von dem ersten mediopetalen oberflächlichen Teil der Strömung.

Fragen wir uns nun nach der Bedeutung dieser Bewegung, so ist zunächst als ihr Erfolg zu konstatieren, daß das zuerst oberflächlich liegende prospektive bzw. präsumptive Mesoderm in eine tiefere Schicht überführt wird und zwar so, daß zuerst die präsumptiven Seitenplatten, die offenbar zunächst medial liegen, und erst dann die offenbar zuerst lateral liegenden präsumptiven Urwirbel anrücken. Ihnen folgt das präsumptive Medullarrohr und die Epidermis, die zunächst recht weit

lateral und vorn gelegen waren und die auf diese Weise zur Deckschicht des Mesoderms werden.

Zum Verständnis dieses Verhaltens müssen wir uns nach ähnlichen Vorgängen bei der Entwicklung anderer Wirbeltiere umschauen.

Für die Amphibien möchte ich zu diesem Zwecke wieder die schönen Feststellungen W. VOGRS und das Schema heranziehen, das er in Abb. 8 seines Vortrages auf der Freiburger Anatomenversammlung gegeben hat (etwas vereinfacht in meiner Tafelbildung *P 2* wiedergegeben). Mit *U* ist die spätere Urmundrinne bezeichnet, die dem Rande der Primitivrinne vergleichbar ist. Lateral davon folgen die präsumptiven Seitenplatten, dann die präsumptiven Urwirbel, dann — wenn wir von einem schmalen Zipfel Chorda zunächst abschen — das präsumptive Medullarrohr und das präsumptive Hautektoderm. Diese Gebilde kommen nun während des weiteren Fortschreitens der Gastrulation durch Herumwandern um den Urmundrand *U* sukzessive zur Invagination. Der Vorgang ist bis in die Einzelheiten dem beim Hühnchen von mir beschriebenen vergleichbar, nur daß hier die beiden Umschlaggränder kein breites Entodermfeld umfassen, sondern über dem (nach PATTERSON zungenförmig) darunter liegenden Entoderm eng aneinander geschlossen sind. Wenn man jenen Vorgang beim Amphib als Gastrulation bezeichnet, so muß dieser beim Hühnchen natürlich auch als Gastrulation bezeichnet werden. Freilich sehen wir beim Hühnchen die beiden Vorgänge, nämlich die im vorhergehenden Teile beschriebene polonäseartige Gegenströmung und die hier beschriebene Invagination des Mesoderms unter das Ektoderm, als zwei völlig verschiedene, zeitlich aufeinander folgende Vorgänge, während beim Amphibium beide Vorgänge in einer einzigen gemeinsamen resultierenden Bewegung ablaufen. Daß dabei im Querschnitte Bilder entstehen, die der Mesodermbildung durch Ausstülpung vom geschlossenen Urdarm beim Amphioxus vergleichbar sind, beweist nur wieder die prinzipielle Gleichartigkeit der Vorgänge.

Bei den Selachiern wird der Keimscheibenrand als Urmundrand angesehen, und es ist allgemein angenommen und besonders von C. RABL studiert, daß von ihm aus das Mesoderm sich zwischen die beiden primären Keimblätter hineinschiebt. Eigene Erfahrungen am lebenden Selachierkeime fehlen mir, so daß ich nicht in der Lage bin, zu der Ansicht C. RABLS, daß das Mesoderm aus der tieferen Schicht (Entoderm) hervorgeht, Stellung zu nehmen. Es könnte hier doch auch so sein wie bei den Vögeln, daß das präsumptive Mesoderm in der Oberflächenschicht liegt und über den Keimscheiben-(Urmund-)rand hinweg invaginiert wird. Um das zu entscheiden müßte man mit modernen Methoden den lebenden Keim untersuchen. Beide Annahmen würden aber trotzdem keine prinzipielle Verschiedenheit bedeuten, wie unten näher zu erörtern sein wird.

Bei den Cyclostomen dürften die Vorgänge ähnlich wie bei den Amphibien sein. Bei den übrigen Fischen sind mir ähnliche Strömungen nicht bekannt, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß sie nicht vorhanden sind.

Beim Amphioxus muß man die segmentale Ausstülpung des Mesoderms aus der Urdarmwand zwischen Ektoderm und Mesoderm hinein diesen Vorgängen für homolog erklären, denn das Resultat beider ist das Hineingelangen des Mesoderms zwischen Ektoderm und Entoderm. Auch darauf komme ich unten zurück.

Auch für die Mesodermbildung der Säugetiere haben wir genügend Anhaltspunkte, um die Einheitlichkeit der Vorgänge zu erkennen. Auch hier sind es hauptsächlich die schönen Untersuchungen von STREETER, die erkennen lassen, daß das Mesoderm zunächst unter dem Primitivstreifenmaterial auftritt, sich von da zunächst etwas nach hinten, dann aber sehr energisch nach lateral vorn ausbreitet und schließlich nur eine kleine Zone vor dem Kopfe mesodermfrei läßt.

Aus dem vorhergehenden geht klar hervor, daß die Involution oberflächlichen Materiales über die Primitivrinnenränder hinweg mit allergrößter Wahrscheinlichkeit als Mesodermbildung aufzufassen und der Mesodermbildung anderer Wirbeltiere vergleichbar ist, und da wir die Mesodermbildung bei den höheren Wirbeltieren von der Gastrulation nicht trennen können, so müssen wir sie als eine weitere dritte Phase der Gastrulation der Vögel ansehen.

IV. Chordabildung.

Die Ausbildung des Primitivstreifens bis zur Länge von über 2 mm erfordert bis zum Auftreten des ersten Anzeichens eines Kopffortsatzes etwa 18 Bebrütungsstunden. Freilich ist sie damit keineswegs abgeschlossen, und man kann gelegentlich noch an Embryonen, an denen sich die Medullarfalten schon erhoben haben, am hinteren Ende Andeutungen der beschriebenen typischen Strömungen bemerken. Das erste Auftreten des Kopffortsatzes ist überhaupt recht schwer zu bestimmen, denn das Material, das ihn bildet, ist sicher schon einige Zeit an Ort und Stelle, bevor er als verdichteter Gewebsstrang vor dem vorderen Primitivstreifen sichtbar ist.

Da die Vorgänge am HENSENSchen Knoten, wie zum Teil ja auch aus der literarischen Einleitung zu ersehen ist, immer ein ganz besonderes Interesse beansprucht haben, und die meisten Forscher sie sich zweifellos als irgendwie geartete lebhaft Invagination vorgestellt haben, habe ich in ihrem Studium eine große Reihe von (38) Stereokinaufnahmen gewidmet. Es sind dies, von unbrauchbaren abgesehen, die Aufnahmen: *AB, AC, AD, AE, AF, AG, AL, AN, AO, BB, BC, BF, BG, BK, BL, BN, BO, BP, PQ, CJ, CM, DA, DB, DC, DE, DH, DK, DL, DM, EA,*

EB, EC, ED, EE, EF, EH, FE, FF. Unter diesen befinden sich einzelne, bei denen der Kopffortsatz schon länger war und die Medullarfalten sich bereits erhoben.

In der Abb. 8 ist vor dem vorderen Ende der Primitivrinne ein zarter Schatten zu sehen. Dieser Schatten ist der Beginn des Kopffortsatzes. Die Art seiner Entstehung kann man aber besser an etwas späteren Stadien beobachten, weil hier die Bewegungen lebhafter sind. Man sieht dann deutlich, wie der HENSEN'sche Knoten sich rasch nach hinten zu verschiebt. Diese Verschiebung machen die folgenden Teile des Primitivstreifens mit, und zwar um so weniger, je weiter hinten sie liegen und je tiefer sie in der Primitivrinne liegen, d. h. die Oberkante der Rinne geht nach hinten, um so schneller, je weiter vorn sie liegt. Diese Bewegung nimmt an Geschwindigkeit zu bis auf 0,2 mm in der Stunde und mehr und hält mindestens bis zur Abhebung des Schwanzes von der Keimscheibe an. Manchmal verschiebt sich anfangs das Ektoderm in breiter Front gleichzeitig mit dem HENSEN'schen Knoten, aber nur so lange, bis die ersten Andeutungen der Medullarfalten erkennbar sind. Dann beschränkt sich die Bewegung stets auf die axialen Teile. Da die Medullarfalten z. B. bei etwas verzögerter Entwicklung im Verhältnis zum Kopffortsatz relativ früh auftreten können, so ist hier ein

Abb. 11. Vergr. $23\frac{1}{3}\times$. Hühnchen (M. Zwei linke Teilbilder, *a* eine Stunde früher aufgenommen als *b*. Stereoskopisch vereinigt ergeben sie einen Bewegungsnachweis. Oberflächlich erscheinende Gebilde haben sich nach links, tiefer erscheinende nach rechts bewegt.



individuell variierendes Verhalten festzustellen. Auch der in der tiefen Schicht liegende Kopffortsatz folgt dieser Verschiebung, indem jedoch die einzelnen Teilchen immer weniger rasch folgen, je weiter sie kranial liegen. Der Vorgang ist genau dem des Ausziehens der Post beim Röhrenziehen der Glasbläser zu vergleichen, zumal der Kopffortsatz dabei schmaler wird und die Chorda bildet. Dieses Schmalwerden ist als mediopetale Bewegung im Kinobild direkt sichtbar, und ich habe trotz genauester Beachtung niemals eine mediofugale Bewegung vom Kopffortsatz ausgehen sehen. Jedenfalls kann ich mit Bestimmtheit behaupten, daß eine Mesodermentwicklung vom Kopffortsatz nach der Seite hin niemals stattfindet. Alles Mesoderm seitlich vom Kopffortsatz stammt vom Primitivstreifen und ist durch seine relative Vorverlagerung bzw. durch Rückverschiebung des HENSENSchen Knotens erst auf die Seite des Kopffortsatzes gekommen. Wenn man also mit C. RABL von gastralem und peristomalem Mesoderm sprechen will, so darf man diese Ausdrücke zum mindesten beim Hühnchen nicht im Sinne einer Ursprungsbezeichnung, wie es C. RABL wollte und wie es wohl auch HERTWIG und andere getan haben, sondern nur im rein topographischen Sinne gebrauchen, denn alles Mesoderm des Hühnchens kommt vom Primitivstreifen, und das meiste muß über den Primitivrinnenrand, d. h. über den Urmundrand und ist somit peristomales Mesoderm. Wie weit das auch für andere Wirbeltiere gilt, soll weiter unten erörtert werden.

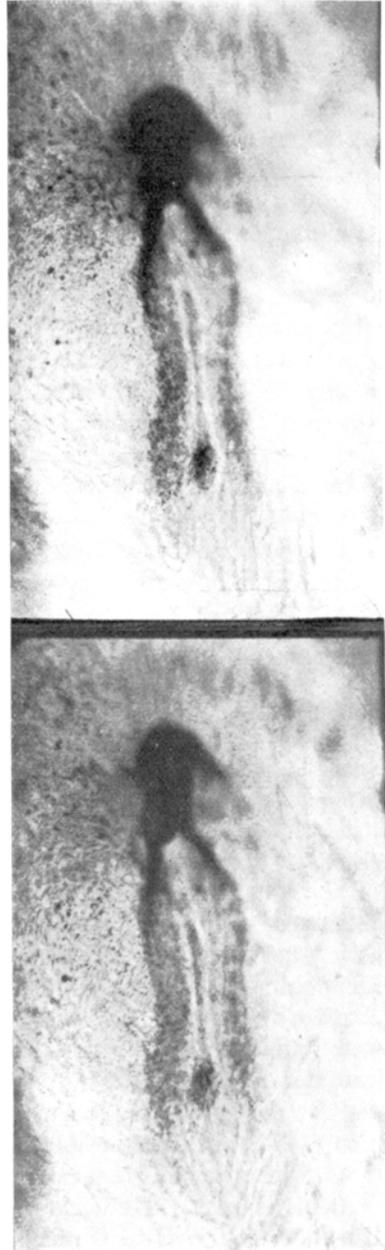
Besonderes Augenmerk habe ich nun darauf gerichtet, ob, wie etwa an der dorsalen Urmundlippe der Amphibien, an der mit dieser so gern verglichenen vorderen Begrenzung der Primitivgrube eine lebhaftere Einrollung stattfindet. Tatsächlich habe ich auch von den seitlichen Teilen des HENSENSchen Knotens — aber nur sehr unsicher — in der Medianebene einzelne kleine gefärbte Körnchen um die Lippe herumwandern und später in der Chorda erscheinen sehen. Während dieser Zeit, in der das Körnchen relativ zur Urmundlippe kaum mehr als 0,1 mm zurückgelegt hatte, war der HENSENSche Knoten um über 1 mm nach hinten gewandert. Dabei hatte ich den Eindruck, als ob Körnchen, die in den tieferen Teilen der Primitivrinne und verhältnismäßig weit hinten gelegen hatten, beim Zurückwandern des HENSENSchen Knotens in diesen aufgenommen und zum Aufbau der Chorda verwandt wurden, d. h. also, daß die Chordaanlage früher ein schmaler, um das vordere Ende der Primitivgrube herumgebogener Streifen der äußeren Schicht war.

Um diese Längsbewegungen im Bilde zu demonstrieren, habe ich die linken Teilbilder zweier etwa 1 Stunde auseinanderliegender Aufnahmen desselben Embryos, von dem auch die Abb. 8, 9 und 10 stammen, in Abb. 11 so nebeneinander gesetzt, daß die Längsachse des Embryos quer steht. Das linke Bild ist das frühere, das rechte das spätere. Nach dem oben erörterten Prinzip müssen alle dem Beschauer näher erscheinenden

Punkte sich gegenüber den übrigen nach links bewegt haben. Die Stereobetrachtung ist dadurch etwas erschwert, daß in dem Intervall zwischen den Aufnahmen Bewegungen ja nicht nur in der Längsachse des Embryos, sondern auch senkrecht dazu stattgefunden haben. Trotzdem ist stereoskopische Vereinigung möglich, und dann erscheint die vordere Umgrenzung der Primitivrinne bei weitem am nächsten. Die Primitivfalten selbst fallen von dieser Höhe nach hinten bis zu dem Niveau der übrigen Keimscheibe ab, d. h. die vorderen Teile des Primitivstreifens wandern schneller rückwärts als die hinteren, und das heißt wieder, daß der Primitivstreifen sich verkürzt, indem er schrumpft. Die beträchtliche stereoskopische Tiefe des HENSENSchen Knotens und der angrenzenden Primitivrinne zeigt aber, daß nicht alle Teile mit der gleichen Geschwindigkeit nach rückwärts rücken; und zwar sind das die körperlich tiefer gelegenen Teile des Knotens, die also auf diese Weise in den Kopffortsatz gelangen müssen. Der Kopffortsatz fällt ebenfalls vom höchsten scheinbaren Niveau rasch auf ein tieferes ab, jedenfalls seine nach kranialwärts rasch abnehmende

Wanderungsgeschwindigkeit nach kaudal dokumentierend. Seitwärts vom Primitivstreifen und Kopffortsatz fällt die Scheinfläche rasch steil ab, ein Zeichen dafür, daß an der

Abb. 12. Vergr. $23\frac{1}{3}\times$. Hühnchen *F. E.*. Stereoskopischer Bewegungsnachweis für die Caudalverschiebung des HENSENSchen Knotens. Zwei linke Teilbilder, α 30 Minuten früher aufgenommen als β . Alle Gebilde, die oberflächlich zu liegen scheinen, haben sich nach links (caudal) verschoben.



Kaudalbewegung fast nur die axialen Organe teilnehmen. Weiter seitlich sieht man mehrere Scheinschichten, weil sich dort die Keimblätter als Ganzes gegeneinander verschieben. Doch sollen diese Vorgänge, sowie die am Rande der Area pellucida und an anderen Stellen, aus der jetzigen Betrachtung vorläufig ausgeschaltet sein. Übrigens können derartige Bilder wie Abb. 11 a, b durch sorgfältigen Vergleich mit orthostereoskopischen Bildern der gleichen Aufnahmen unter Umständen auch die genauere Unterscheidung der einzelnen Keimblätter ermöglichen.

Das Bildpaar Abb. 12 a, b ist in ähnlicher Weise von einem etwas älteren Embryo entnommen. Die beiden Aufnahmen sind noch nicht $\frac{1}{2}$ Stunde zeitlich voneinander entfernt. Soweit der Primitivstreifen im Bilde liegt, scheint er den First eines hohen, steilen Daches zu bilden, und am First des Giebels liegt der HENSENSche Knoten, d. h. diese beiden Gebilde wandern mit beträchtlicher, annähernd gleicher Geschwindigkeit nach hinten, während die lateral angrenzenden Teile, je weiter sie lateral liegen desto langsamer folgen. Betrachtet man die Chorda, so scheint sie von dem HENSENSchen Knoten kranialwärts wie ein vom Giebel des Hauses herabgespanntes Seil gerade zu dem tieferen Niveau der übrigen Keimscheibe herabzuziehen. Das besagt, daß sie sich in ihren kranialen Teilen nicht gegen die übrigen Teile des Embryos verschiebt, kaudal dagegen mit dem HENSENSchen Knoten nach hinten wandert, d. h. sie wird von ihm wie beim Röhrenziehen ausgezogen. Die Medullarfaltenbewegungen interessieren in diesem Zusammenhange nicht, es sei nur nebenbei erwähnt, daß auch sie in der Nachbarschaft des HENSENSchen Knotens rückwärts wandern, wenn auch mit geringerer Geschwindigkeit als dieser.

Auch die in diesem Abschnitte geschilderten Vorgänge habe ich an einer Anzahl von vitalen Farbmarkierungsversuchen kontrolliert, obgleich die Resultate der Stereokinomethode hier alle wünschenswerte Klarheit besitzen. Es liegen mir 12 Protokolle mit einschlägigen Versuchen vor. Aus ihnen geht hervor, daß man stets Chorda gefärbt erhält (Erhaltung der Farbe und Weiterentwicklung vorausgesetzt), wenn man den HENSENSchen Knoten bzw. das vordere Ende des Primitivstreifens bei Embryonen von etwa 12 Bebrütungsstunden an anfärbt. Bei voller Entwicklung des Primitivstreifens (etwa 18 Bebrütungsstunden) müssen Marken, die wenigstens teilweise in die Chorda übergehen sollen, im kranialen Drittel der Primitivrinne liegen. Meistens werden Teile des Medullarrohres mitgefärbt. Nur in einzelnen Fällen ist es mir gelungen, nur die Chorda gefärbt zu erhalten. Nicht gefärbt wird die Chorda, wenn man die Marke etwas vor dem vorderen Ende der Primitivrinne oder in ihren hinteren zwei Dritteln anbringt. Bei der gleichzeitigen Anfärbung von Chorda- und Medullarrohranlage kann man regelmäßig das schnellere Rückwärtswandern des Chordaanteiles beobachten, der sich dabei in die

Länge zieht. Die Resultate der Farbmarkierungen lassen sich also völlig mit denen der Stereokinomethode vereinen.

Die Literatur kennt den geschilderten Vorgang nur sehr ungenau. Viele Forscher haben zwar auf Grund der messenden Vergleichung älterer und jüngerer Vogelkeimscheiben den Schluß gezogen, daß der Kopf fortsatz sich auf Kosten des Primitivstreifens verlängert, aber eine objektive Unterlage, ob es sich hierbei um eine Bildungswelle, bei der das Material an seiner Stelle liegen bleibt, oder um eine wirkliche Materialverschiebung handelt, sind mit einer Ausnahme nicht beigebracht worden.

Der einzige, der die rasche Verschiebung des HENSENSchen Knotens gegenüber den seitlich von ihm gelegenen Teilen der Keimscheibe mit objektiven Beobachtungen nachweisen konnte, ist R. WETZEL. Sein kurzer 1925 in Wien gehaltener Vortrag läßt das klar erkennen. Das ist so bedeutungsvoll, daß die Unklarheiten, die der Vortrag birgt und die durch spätere Publikationen teilweise beseitigt sind, nicht hervorgehoben zu werden brauchen. Ich besaß damals schon die ersten nicht stereoskopischen Filme, die die Rückwärtsbewegung zeigten. Eine Deutung glaubte ich aber aufschieben zu sollen, bis ich Aufschlüsse über die Tiefenlage der Vorgänge haben würde, die erst durch die stereoskopische Kinetographie möglich wurden. WETZELS und meine Untersuchungen sind in Inspiration, Planung, Durchführung und Auswertung absolut unabhängig voneinander und jeder von uns hat es vermieden, speziell die Deutung mit dem anderen zu erörtern, und so ist es doppelt erfreulich, daß unsere Resultate durchaus die gleiche Deutung zulassen.

Auf dem Wege zur richtigen Erkenntnis scheint übrigens auch FLORENCE PEEBLES gewesen zu sein, sagt sie doch wörtlich: „Die Experimente scheinen zu beweisen, daß ein beträchtliches Quantum des Bildungsmateriales des Embryos von den Seiten herkommt, indessen die axiale Region durch die Tätigkeit des Primitivstreifens allein gebildet wird.“ Wir werden im folgenden sehen, daß dieser Satz ein merkwürdiges Gemisch von richtiger Erkenntnis und falscher Vorstellung erkennen läßt. Wenn sie an Stelle von „Primitivstreifen“ „HENSENScher Knoten“ gesagt hätte, wäre sie der Wahrheit näher gekommen. Ihre Experimente, aus denen sie die Schlußfolgerung zieht, sind außerordentlich schön und interessant. Die Markierungen in der Mittellinie zeigen, wie auch diejenigen von KOPSCH, daß etwa die vorderen $\frac{2}{3}$ eines Primitivstreifens die dorsalen Teile des Embryos selbst liefern, während ausgedehnte Teile des Kopfes vor dem Primitivstreifen angelangt sind. Daß hier die Angaben schwanken, dürfte an der großen Schwierigkeit liegen, das Stadium des Primitivstreifens (ob ausgewachsen oder nicht) richtig abzuschätzen. Weiterhin lagen PEEBLES' seitlich angebrachte Marken später häufig im Embryo. Verletzungen des vorderen Endes des Primitivstreifens ver-

hinderten die Bildung des Kopffortsatzes. Manchmal bekam sie Embryonen mit *Spina bifida*. Interessant ist, daß durch parallele Schnitte links und rechts von der Mittellinie die Bildung der Urwirbel und des Medullarrohres bis auf einen schmalen Streifen des Bodens verhindert werden konnte, die Chorda aber wohl ausgebildet wurde. Das alles, sowie auch die hier nicht erwähnten Querschnittsexperimente, steht in vollster Harmonie mit der von mir vorgetragenen Anschauung.

Die Deutung kann nur folgende sein: Wir hatten im vorhergehenden Abschnitte gesehen, daß der Primitivrinne die Aufgabe zukommt, das zunächst noch oberflächlich liegende präsumptive Mesoderm über ihre Ränder hinweg in die Tiefe und zwischen Entoderm und oberflächliches Blatt nach den Seiten hineinwandern zu lassen. Die Chordaanlage und weiterhin die Medullar- und die Epidermisanlage müssen nachrücken, und es wird ein Stadium entstehen (Tafel II, Abb. V 4), in dem das vordere Drittel der Primitivrinne oberflächlich nicht mehr von präsumptivem Mesoderm, sondern von präsumptiver Chorda umgeben ist. Die Primitivrinne selbst gibt uns einen Einblick in den Keim hinein, und theoretisch liegt hier das Entoderm in der Tiefe des Spaltes frei. Es wird nun dieser Spalt von Ektoderm verschlossen werden müssen. An sich wäre es nun nicht einzusehen, warum dieser Verschluß nicht dadurch erreicht werden könnte, daß, nachdem alles präsumptive Mesoderm in die tieferen Schichten eingewandert ist, das nachrückende Ektoderm von beiden Seiten her sich über der Primitivrinne zusammenschließt. Da dies aber nicht der Fall ist, sondern der Verschluß so erfolgt, daß, während sich darunter die Chorda bildet, ein schmaler Streifen Ektoderm, von dem HENSENSchen Knoten mitgezogen, sich über die Primitivrinne nach kaudal zu hinzieht, so müssen hierfür besondere Umstände maßgebend sein, die sich zur Zeit noch nicht sicher überblicken lassen, die aber sicher mit der Entwicklung der Chorda aufs innigste zusammenhängen. Begünstigt mag das dadurch werden, daß die Invagination des Mesoderms in den kranialen Teilen zuerst vollendet ist und somit hier der Chordabildung und dem Verschluß der Primitivrinne durch Medullarrohrboden nichts mehr im Wege steht, während hinten die Mesoderminvagination noch in vollem Gange ist. In dem Maße nun, wie die Vollendung dieses Vorganges kaudalwärts fortschreitet, kann auch die Chordabildung folgen. Nebenbei möchte ich bemerken, daß ich für die Verlötung an der vorderen Darmporfte schon 1911 (S. 316) in 2 Abbildungen ein Schema gegeben habe, das ich auch für den Verschlußmechanismus der Primitivrinne als gültig ansah. In der Tat verhält es sich nach meinen neuen Untersuchungen so ähnlich, nur mit dem Unterschiede, daß der verschmolzene Teil in die Länge gezogen wird. Jedenfalls ist dieser Verschluß der Primitivrinne, die dem Urmund entspricht, durch Medullarrohrboden ein Teil, und zwar der vierte und letzte Teil des Vorganges, den man als

Gastrulation zu bezeichnen hat, und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß er denjenigen Vorgängen entspricht, die bei den übrigen Wirbeltieren als Schluß des Urmundes hinreichend bekannt sind.

Ähnliche Vorgänge, wie die in diesem Abschnitte beschriebenen, finden sich auch bei niederen Wirbeltieren. Meine Untersuchungen hierüber sind aber noch nicht so weit abgeschlossen, um darüber berichten zu können.

Kein Zweifel kann aber darüber bestehen, daß wir, wenn wir diese Vorgänge beim Hühnchen klar erkannt haben, diese Erkenntnis voll und ganz auf die Säugetiere übertragen können. Das lehren die zahlreichen Abbildungen von Säugetierprimitivstreifen mit längerem und kürzerem Kopffortsatz und Schnitte durch sie und besonders wieder die schon mehrfach zitierte Untersuchung von STREETER am Schwein, in der die Verkürzung des Primitivstreifens bei gleichzeitiger Verlängerung der Chorda augenfällig dargetan wird. Die Verhältnisse sind denen bei Vögeln prinzipiell völlig, ja sogar faktisch beinahe gleich.

V. Primitivschemaschemata.

Im folgenden möchte ich nun versuchen, an schematischen Abbildungen die Primitiventwicklung der wichtigsten Wirbeltiergruppen unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zu betrachten.

Dafür ist es erforderlich, daß wir über den Gang der Entwicklung so genau wie möglich informiert sind, und daß wir möglichst genau wissen, welche Stellen eines Keimes im Blastulastadium die einzelnen primitiven Organe eines frühen Keimes mit Ursegmenten aus sich hervorgehen lassen. Mit anderen Worten: Wir müssen die Topographie der präsumptiven Organe im Blastulastadium kennen. Für die Amphibien hat W. VOGT mit seiner vitalen Farbmarkierung die Topographie bis ins einzelne klargestellt, und die Abbildungen *P 2* und *P 3* sind die etwas vereinfachte Wiedergabe seiner Schemata für die Verhältnisse bei Pleurodeles. Die Farben stellen dar: Weiß Hautektoderm, blau Medullarrohr, grün Chorda dorsalis, gelb Entoderm, dunkelorange präsumptives, an der Oberfläche gelegenes Mesoderm, hellrot bereits eingestülptes, zwischen oberflächlichem und tiefem Blatte liegendes Mesoderm. In Abb. *P 1* gebe ich ein Schema desselben Stadiums, wie es sich in der Ansicht von dorsal her darstellen würde, so daß man vom Entoderm nur hinten ganz wenig sieht, weil diese Ansicht sich besser zum Vergleich mit den übrigen Wirbeltieren eignet. Der Modus der Invagination ist von VOGT eingehend beschrieben, so daß ich ihn nicht nochmals zu schildern brauche. Jedenfalls gelangt das Stück der Chordaanlage (grün), das von dem mit *1* bezeichneten präsumptiven Urwirbelpaar flankiert ist und primär von dem vorderen Ende der Medullaranlage (blau) am weitesten entfernt ist, durch diese Invagination am weitesten nach vorn unter die Medullarrohranlage, wie es durch die Pfeile angedeutet ist.

Stellen wir uns diese Vorgänge bei einem Amphioxus vor, so dürften rein schematisch die Abb. A 1 und A 2 die präsumptiven Bezirke auf der Blastula darstellen, und zwar Abb. A 1 in der Ansicht von dorsal her, Abb. A 2 in der Ansicht von links her. Die Invagination erfolgt nach Art eines eingedrückten Gummiballes, und man erkennt sofort, daß dabei diejenigen Partien der Chorda und des Mesoderms, die präsumptiv ganz entgegengesetzt lagen, unter kraniale Teile der Medullaranlage kommen. Der Weg, den sie dabei gehen, ist schematisch durch Pfeile bezeichnet. Auf die erste Invaginationsbewegung folgt bald eine zweite, indem das Mesoderm sich lateralwärts durch eine Einstülpung zwischen das äußere und innere Keimblatt in der bekannten Weise einschiebt. Diese Invaginationsstelle wird dann durch Unterschieben des Entoderms verschlossen, wobei auch die Chorda zur Abschnürung vom Darm kommt.

Daß bei Eiern, die durch enorme Dottermengen belastet sind, und die sich daher auch nur partiell furchen können, diese Vorgänge völlig anders verlaufen müssen, ist klar. Zur Betrachtung der Verhältnisse beim Hühnchen mögen die Schemata V 1—V 5 dienen. Ich betone ausdrücklich, daß sie reine Schemata darstellen, wie ich sie mir auf Grund der beobachteten Bewegungsvorgänge vorstelle. Sie geben nur ganz ungefähren Anhalt für die Lage der präsumptiven Organe, deren genaue Abgrenzung mir zur Zeit noch nicht möglich ist. Die Chorda nimmt im Verhältnis zu den niederen Tieren wegen ihrer geringen Ausbildung einen geringeren Raum ein.

V 1 ist das Schema einer Keimscheibe vor der Eiablage. Nach PATTERSON muß das präsumptive Entoderm den hinteren Rand der „Area pellucida“ sichelförmig umfassen und gelangt noch vor der Eiablage, der Bewegung des Pfeiles folgend, unter die oberflächliche Schicht, wo es sich zungenförmig ausbreitet. Solch in der Tiefe liegendes Entoderm ist in den Abbildungen nicht mehr dargestellt.

Vor dem präsumptiven Entoderm liegt ein kleines Chordafeld, an das sich vorn das große Feld für das Medullarrohr anschließt, wobei es unerörtert bleiben mag, ob die Kreisform der Wahrheit am nächsten kommt, oder ob das Feld queroval vielleicht sogar die seitlichen Ränder der „Area pellucida“ erreicht. Seitlich von der Chorda ziehen sich um den hinteren Teil des Medullarrohrfeldes nach vorn zu in unbekannter Ausdehnung die Felder des präsumptiven Mesoderms, wobei der später segmentierte Teil medial und der erste Urwirbel kaudal liegt, ähnlich wie das bei den Amphibien (Abb. P 1) der Fall ist. Es setzt nun die polonäseähnliche Gegenströmung ein, die, den Pfeilen in Abb. V 2 entsprechend, das Chordamaterial und das für das kraniale Mesoderm nach kranial führt unter Auseinanderdrängung des Medullarmaterials, so daß etwa ein Lagebild wie das der Abb. V 3 entsteht, wobei nun natürlich die präsumptiven Urwirbel lateral, die präsumptiven Seitenplatten medial liegen. Es soll

übrigens mit dem Schema nicht die Annahme ausgedrückt sein, daß alles präsumptive Mesoderm hier noch in der oberflächlichen Schicht liegt. Es dürfte vielmehr so sein, daß schon während des medianen Vorwärtsrückens des Primitivstreifens sich von seiner Unterseite Mesoderm ablöst und zwischen äußere Schicht und Entoderm gelangt und auch in Abb. V 4 vielleicht schon einen wesentlich breiteren Raum einnimmt. Nunmehr entsteht die Primitivrinne. Das präsumptive Mesoderm gleitet um ihre Seitenränder in die Tiefe und breitet sich rasch zwischen Ektoderm und Entoderm aus, wie es in Abb. V 4 und V 5 rosa dargestellt ist.

Aus dieser Beschreibung folgt mit Sicherheit, daß man die oberflächliche Keimschicht, soweit sie in Abb. V 3 schematisch dunkelrot dargestellt ist, nicht als Ektoderm bezeichnen darf, denn dann würde ja bei den Vögeln das Mesoderm aus dem Ektoderm, bei den Amphibien und anderen aus dem Entoderm entstehen. Vielleicht wird man überhaupt gut tun, das präsumptive Mesoderm auch als solches zu bezeichnen. Dann kommt man um alle Schwierigkeiten herum. Viertens folgt dann zum Schluß der Abschluß des Urmundes (Primitivrinne) durch den Medullarrohrboden und die Chordabildung durch Kaudalwärtswandern des HENSENSCHEN Knotens (Tafel II, Abb. V 5).

Wenn ich nun auch noch die Selachier heranziehe, über deren Primitiventwicklung wir gut orientiert sind, so werden die Abb. S 1 und S 2 wohl eine den wirklichen Verhältnissen wenn auch grob angenäherte Darstellung ergeben. Auch hier ist es so, daß der junge Keim an seinem Hinter- und Seitenrande eine ausgedehnte aber schmale Sichel von präsumptivem Entoderm haben muß, an das sich das präsumptive Mesoderm in der Weise anschließen muß, daß zunächst das Seitenplattenmesoderm und dann erst die präsumptiven Urwirbel folgen. Dabei ist es nun ganz gleichgültig, ob man annimmt, daß zuerst nur das Entoderm unter die Keimscheibe herunterwandert und dann das präsumptive Mesoderm sich über den Keimscheibenrand (Urmundrand, Primitivinnenrand der Warmblüter) direkt zwischen äußeres und inneres Blatt hineinschiebt, oder ob man annimmt, daß es zuerst völlig mit in die untere Schicht einbezogen wird und dann erst vom Rande der Keimscheibe aus durch eine Invagination (in Analogie zu Amphioxus) zwischen äußeres und inneres Keimblatt hineingelangt, wofür manche Beobachtungen C. RABLS sprechen. Aber gerade, weil hier beide Vorstellungen möglich sind, und vielleicht auch von verschiedenen Selachiern die eine, von anderen die andere verwirklicht wurde, läßt die Bedeutung der Selachier als Übergangsform von den niederen zu den höheren Wirbeltieren erkennen. Jedenfalls muß bei den Selachiern ein ontogenetisches Stadium vorhanden sein, das der schematischen Abb. S 2 entspricht. Hier nimmt die Chorda den Rand der Keimscheibe ein, nach der Mitte zu folgen dann im oberflächlichen Blatte Medullarrohr- und Hautektoderanlage, in der

mittleren Schicht Ursegment- und Seitenplattenanlage. Aber diese präsumptiven Urwirbel müssen dann genau wie bei allen anderen Wirbeltieren in verkehrter (wenn auch zur Medullaranlage in richtiger) Reihenfolge liegen, nämlich der erste kaudal. Und so sieht man bei Selachiern dieselbe polonäseartige Bewegung auftreten, die wir beim Hühnchen und bei anderen Wirbeltieren beobachten. An ihrem Bestehen kann nach den Untersuchungen von KOPSCH gar kein Zweifel sein, wenn auch immer wieder von einzelnen hervorgehoben wird, daß der Selachierembryo auch über den hinteren Keimscheibenrand hinauswachsen könne. Das mag wohl sein, verträgt sich aber durchaus mit den erörterten Anschauungen, worauf ich hier jedoch nicht eingehen kann. Da man bei manchen Fischen als Abschluß der Embryobildung durch mediane Vereinigung der Umwachsungsränder eine Art Primitivrinne entstehen sieht, ist die Vergleichbarkeit beider polonäseartiger Bewegungen nur um so wahrscheinlicher.

Wenn man nun die Schemata *A 1*, *P 1*, *S 1* und *V 1* von Amphioxus, Amphib, Selachier und Vogel vergleicht, so ist aus ihnen die Ähnlichkeit des Organisationsplanes ohne weiteres zu erkennen. Ebenso ist die Gleichheit des Organisationsplanes etwa im Stadium der Kiemenspalten so augenfällig und von berufenster Seite zum Ausdruck gebracht, daß ich hierauf kaum hinzuweisen brauche. Wir haben also in der Primitiventwicklung der einzelnen Wirbeltiere den gleichen Ausgangspunkt und das gleiche Ziel. Nur die Wege, auf denen dieses Ziel erreicht wird, sind verschieden und zwar so verschieden, daß es jahrzehntelanger Forschungsarbeit bedurft hat, Vergleichspunkte zu finden. Diese verschiedenen Wege und ihre wissenschaftliche Durchforschung sind im höchsten Grade interessant, denn sie zeigen uns die Mannigfaltigkeit der Natur bei gleichem Organisationsplane, aber nichts ist an diesen Wegen verwunderlich; denn sie wurden ja nicht mit einem Sprunge neu begangen, sondern die Neubahnung der Wege geschah ganz allmählich, indem diejenigen, die nicht zum Ziele führten, nicht gegangen werden konnten, weil die betreffenden Geschöpfe vor ihrer Vollendung zugrunde gehen mußten.

So hat es denn für das Wesen des Organisationsplanes nichts zu bedeuten, ob nun ein Wirbeltier, das mit allen anderen Wirbeltieren doch im wesentlichen die gleiche Topographie der präsumptiven Organe im Blastulastadium und die gleiche Topographie der fertigen Primitivorgane im dreiblättrigen Stadium besitzt, die Bewegungen, die zur richtigen Anordnung dieser Primitivorgane erfolgen müssen, zeitlich in der gleichen Reihenfolge bewerkstelligt oder nicht.

Das Wesentliche der Blastulastadien aller Wirbeltiere ist:

1. Anordnung aller präsumptiven Primitivorgane in einer Fläche (Kugelfläche oder Ebene).

2. Charakteristische Zuordnung dieser präsumptiven Primitivorgane, wobei insbesondere das spätere Kopfmesoderm weit hinten kaudal und medial, das übrige Mesoderm mehr kranial und lateral liegt. Daraus ergeben sich folgende bei allen Wirbeltieren wiederzufindende Bewegungen: a) Verlagern des Entoderms in die tiefste Schicht. b) Verlagern der Chorda und des Mesoderms zwischen Ektoderm und Entoderm. c) Rangieren des Kopfmesoderms und des Kopfteils der Chorda unter die Gehirnanlage. d) Schluß des Urmundes.

Die Bewegung a, das Verbringen des Entoderms in die tiefste Schicht, geschieht als zeitlich erster Vorgang beim Amphioxus (bei dem allerdings gleichzeitig das präsumptive Mesoderm und die Chorda mit eingestülpt werden) ferner bei den Selachiern und bei den Vögeln. Bei den Amphibien beginnt dieser Vorgang zwar auch sofort, er läuft aber mit den übrigen Bewegungen gleichzeitig ab.

Der Vorgang b des Verlagerns des Mesoderms zwischen die beiden primären Keimblätter schließt sich dem Vorgange a meist unmittelbar an. Wenn bei diesen auch das präsumptive Mesoderm und die Chorda mit dem Entoderm in die Tiefe gelangt waren, wie beim Amphioxus und vielleicht bei einzelnen Selachiern, muß diese Bewegung aus dem Urdarmdach heraus geschehen. Bei den Vögeln und vielleicht auch einigen Selachiern; wo es nicht mit dem Entoderm in die tiefere Schicht hineingelangt, sondern zunächst an der Oberfläche bleibt, muß es von dieser aus sich zwischen die primären Keimblätter einschieben, wobei bei den Vögeln das Rangieren des Mesoderms (kranial nach kranial) noch vorher geschieht, bei den Selachiern erst nachfolgt. Der Umstand, daß die Mesodermeinschiebung beim Amphioxus vom dorsalen Urdarmdach, bei den Vögeln von der äußeren Keimschicht her erfolgt, möchte zunächst recht sonderbar erscheinen. Es gibt aber einen experimentellen Befund, der geeignet ist, die scheinbare Gegensätzlichkeit zu beseitigen und die grundsätzliche Gemeinsamkeit erkennen zu lassen. LEGROS erzielte nämlich durch Behandlung von Amphioxuseiern mit Lithiumchlorid das Offenbleiben des Urmundes. An den weit klaffenden Rändern, die den Primitivrinnenrändern vergleichbar sind, folgen jederseits von außen nach innen in unmittelbarem Anschluß aneinander die Anlagen der Epidermis, des Medullarrohres, des Mesoderms und des Darmentoderms. Die abgebildeten Schnitte entsprechen dem durch den Urmund gelegten Querschnitte durch eine Amphibiengastrula, wie ihn etwa HERTWIG in seinem Lehrbuche 7. Auflage Seite 141 abbildet. Daraus geht hervor, daß der Zustand, wie er sich bei den Warmblütern findet, lediglich eine Folge des längeren Offenbleibens des Urmundes in der Primitivrinne gegenüber der Amphioxusentwicklung, d. h. eine Folge der zeitlichen Verschiebung der Vorgänge gegeneinander ist. Bei den Amphibien verläuft auch dieser Vorgang gleichzeitig mit den anderen beim Einströmen um den Invagi-

nationsrand herum, wobei allerdings die Querschnittsbilder nachdrücklich auf die prinzipielle Gleichheit mit der Mesodermausstülpung bei *Amphioxus* hinweisen. Bei allen Wirbeltieren gelangt die Chordaanlage unmittelbar im Anschluß an das Mesoderm in ihre richtige Tiefenlage.

Der dritte Vorgang c, durch den das zunächst weit kaudal gelegene kraniale prospektive Mesoderm in richtige kranio-kaudale Anordnung gebracht wird, verläuft bei allen Wirbeltieren nach Art der polonäseartigen Gegenströmung. Bei den sich total furchenden Keimen spielt er sich gleichzeitig mit der Invagination, also recht früh beginnend, ab. Er ist durch die Pfeile in den Schemata *A 1* und *P 1* angedeutet, die in dem Teile, wo sie unter der oberflächlichen Schicht laufen, gestrichelten Schaft haben. Bei den Wirbeltieren mit dotterreichen, partiell sich furchenden Eiern setzt er erst ein, wenn der Keim schon seine Entodermanlage erhalten hat, bei den Vögeln (Abb. *V 2*) allerdings in unmittelbarem Anschlusse daran, noch bevor das präsumptive Mesoderm seine richtige Schichtenlage erhalten hat, bei Selachiern (Abb. *S 2*), nachdem dies bereits geschehen ist und der Embryo seine normale Querschnittsanordnung anlagenmäßig bereits erhalten hat, allerdings längsgespalten in zwei längs dem Keimscheibenrande (Urmund) umgebogenen Hälften.

Man sieht also, daß die HISSche Konkreszenz für die Selachier zwar zutrifft, aber etwas durchaus Sekundäres ist, das sich nur für den Fall der Selachier — und vielleicht auch anderer Fische — aus der zeitlichen Verschiebung der vier primitiven Hauptvorgänge gegeneinander ergibt.

Der Vorgang d des Urmundschlusses beansprucht bei allen Wirbeltieren die längste Zeit. Er beginnt meist schon, wenn das Entoderm in die Tiefe verlagert worden ist, und ist beendet, wenn sich an der Oberfläche des Embryos nur noch Haut- und Medullarektoderm befindet. Bei den Warmblütern ist der Vorgang deutlich in zwei Teile geteilt dadurch, daß erstens nach der Bildung des Entoderms, bei der der hintere Rand der *Area pellucida* als ein — wenn auch nicht immer als Öffnung oder Rinne — manifestierter Urmund anzusehen ist, dieser Rand seine Rolle als Urmund ausgespielt hat, und daß zweitens dann neuerdings nach der geschilderten Umlagerung des Urmundgebietes vom hinteren Rande der *Area pellucida* nach der Mediane der Keimscheibe der Primitivstreifen mit der Primitivrinne als Urmund auftritt, der durch das Rückwärtsrücken des HENSENSchen Knotens verschlossen wird, ein Vorgang, der bei schon recht weit entwickelten Embryonen noch nicht abgeschlossen ist.

Wenn ich bei der vorstehenden Übersicht von den Wirbeltieren ganz allgemein gesprochen habe, so bin ich mir wohl bewußt, daß das vorgebrachte Material nur einige Haupttypen herausgreift, nämlich *Amphioxus*, Selachier, Amphibien und Vögel. Nicht hereinbezogen oder nur flüchtig erwähnt sind die Cyklostomen, die Knochenfische, die Dipnoer,

die Reptilien und die Säugetiere. Der Grund dafür ist der, daß ich die Primitiventwicklung der ersteren aus eigener Anschauung bzw. aus der Literatur genügend überschaue, während bei letzteren entweder meine Kenntnis aus eigener Anschauung nur sehr unvollkommen ist, oder die Literatur so voller Widersprüche ist, daß ich eine bestimmte Stellungnahme vermeiden möchte, oder aber — wie bei den Säugetieren und dem Menschen — die Summe des tatsächlich Bekannten nur gering ist. Trotzdem scheinen mir diese Wirbeltiergruppen durchaus innerhalb des gezeichneten Rahmens zu stehen.

Die Entwicklung der Cyklostomen und Dipnoer scheint sich von der der Amphibien nicht prinzipiell zu unterscheiden. Die gekennzeichneten vier Hauptvorgänge dürften bei ihnen ungefähr gleichzeitig ablaufen. Viele Fische dürften, obgleich der Dottergehalt ihrer Eier sehr viel geringer ist als der der Selachiereier, sich doch deren Entwicklungstypus nähern. Allerdings scheinen mir einzelne Tatsachen schon Parallelen mit der Entwicklung der Warmblüter zu zeigen, so das Auswachsen des Embryos nach hinten, das dem Nachhintenwandern des HENSENSchen Knotens und dem Ausziehen der Chorda bei den Vögeln vergleichbar ist, ferner das wenn auch späte Auftreten einer primitivrinnenartigen Bildung bei manchen (Gymnarchus). Auch die Reptilien lassen manche Dinge erkennen, die die zwanglose Einordnung in das gegebene Schema zu gestatten scheinen, z. B. der Umstand, daß die Anlage der Primitivplatte zunächst außerhalb des eigentlichen „Embryonalschildes“ liegt und sich erst später von hinten her in ihn hineinschiebt.

Für die Säugetiere und den Menschen dürften sich, wie ich schon oben erwähnt habe, keinerlei Schwierigkeiten für die Homologisierung der Vorgänge mit denen bei Vögeln ergeben. Sie scheinen eine getreuliche Wiederholung darzustellen mit der unbedeutenden Abweichung, daß die Chordaanlage außerordentlich klein sein dürfte, und infolgedessen der Rest der Invagination, den ich am Hühnchen noch eben mit Mühe am HENSENSchen Knoten nachweisen konnte, fast verloren gegangen sein dürfte.

VI. Organisatorfrage.

Wenn ich diese Abhandlung Herrn Professor SPEMANN widme, so geschieht das deswegen, weil seine und seiner Schüler Arbeiten die Primitiventwicklung bei den Amphibien in unvergleichlicher Weise geklärt haben. Erscheint es doch wichtig, die von ihm gefundenen Kausalitäten auch bei anderen Wirbeltieren zu suchen. Ich glaube nun, daß die vorstehenden Ausführungen hierfür eine Grundlage zu bieten imstande sind. Nur ein Beispiel möchte ich hier herausgreifen: R. WETZEL (1925) hat die Ansicht geäußert, daß der HENSENSche Knoten, der, was nicht bestritten wird, der dorsalen Urmundlippe der Amphibien vergleichbar ist, ein Or-

ganisator im Sinne SPEMANN'S ist. Seine meisten daraufhin angestellten Transplantationen sind negativ geblieben, sei es aus Gründen der Technik, sei es wegen der Eigentümlichkeiten des Materiales. Die übrigen, so leid es mir tut das zu sagen, bieten ebenfalls nicht die Handhabe, eine „Organisierung“ anzunehmen, denn Differenzierung von transplantiertem Materiale kann man nicht „Organisierung“ im SPEMANN'Schen Sinne nennen. Der Begriff verlangt vielmehr das Übergreifen der Differenzierung auch auf Keimteile, die ohne den Organisator undifferenziert bleiben, d. h. bei der Transplantation genügt nicht die Differenzierung des Pflöplings, sondern zum Nachweis des Organisators ist die Fortsetzung der Differenzierung auf sonst sicher undifferenziert gebliebenes oder anders differenziertes Wirtsmaterial erforderlich. Und das ist offenbar in den WETZEL'Schen Versuchen nicht der Fall gewesen.

Wenn meine Auffassung von der Hühnenentwicklung richtig ist, konnte das auch nur in sehr beschränktem Maße, wahrscheinlich gar nicht der Fall sein; denn während die vier Teilbewegungen beim Amphib gleichzeitg ablaufen, wobei die Invaginationsstelle die einzige entscheidende Wendeboje ist, deren Nehmen das Erreichen des Zieles in sichere Aussicht stellt, gibt es bei den Vögeln eben vier solcher nacheinander zu nehmender Wendebojen: a) hinterer Keimscheibenrand für die Entoderminvagination, b) Mitte des hinteren Randes der Area pellucida für die Bildung des Primitivstreifens, d. h. für die Rangierung des Mesoderms, c) seitlicher Primitivrinne nrand für die Einschiebung des Mesoderms zwischen Ektoderm und Entoderm, d) HENSEN'Scher Knoten für die Chordabildung und den endgültigen Urmundschluß. Wenn die an ihnen ablaufenden Vorgänge sich zeitlich auch etwas überlagern, so setzt doch jeder den vorhergehenden voraus.

Danach dürfte der HENSEN'Sche Knoten wohl nur an einer Primitivrinne organisatorisch wirken können. Erfolgversprechend für die Erzeugung einer Doppelbildung wäre seine Überpflanzung also nur, wenn sie in der vorderen Hälfte eines Primitivstreifens geschähe, wobei vielleicht auch eine kraniokaudale Umkehr denkbar wäre. Wenn man aber nach einem Organisator sucht, so sollte man ihn zuerst dort suchen, wo er imstande ist, aus einem möglichst wenig differenzierten Material die Entwicklung eines Embryos hervorzurufen. Solche Stellen sind wahrscheinlich am jungen, noch nicht abgelegten Ei der hintere Keimscheibenrand, am eben abgelegten seine Mitte, später vielleicht noch das vordere Ende des sich verschiebenden Primitivstreifens bzw. die erste Einsenkung der Primitivrinne. Vorbedingung für das Gelingen ist immer das Vorhandensein von Material entsprechender Differenzierungshöhe an der Transplantationsstelle.

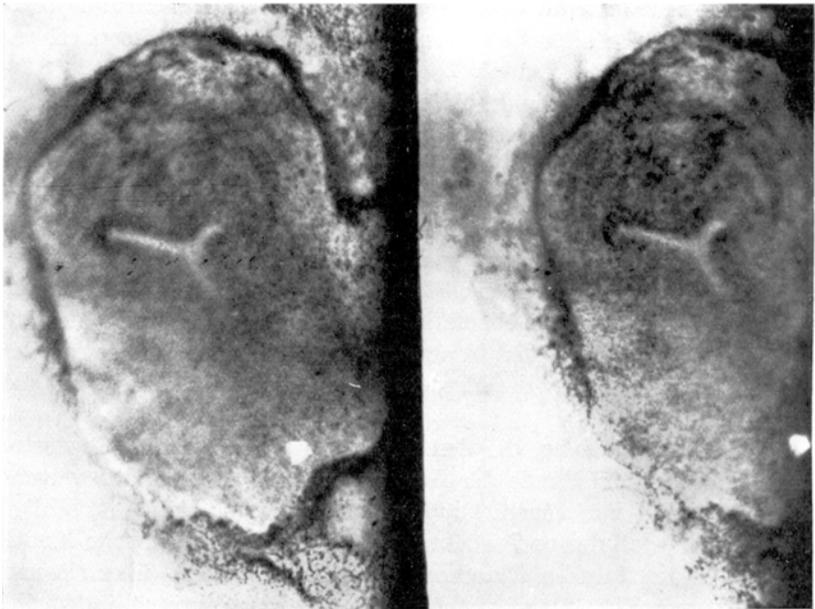
In diesen Ansichten bestärken mich meine Beobachtungen an Doppel- und Mehrfachbildungen, die ja nicht selten sind. Alle nehmen ihren An-

fang spätestens im Primitivstreifenstadium. Nicht selten sieht man die Primitivrinneneinsenkung an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Richtungen beginnen. Meistens laufen sie dann an den Kreuzungsstellen zusammen. Sehr oft ist eine dieser Einsenkungen zuerst da und als die dominierende zu erkennen. Die anderen laufen dann als Seitentäler in sie hinein, und zwar meist in der hinteren Hälfte. Solche Primitivstreifen mit Seitentälern sieht man so häufig (auch C. RABL bildet unter seinen Entenkeimscheiben einen solchen ab, erklärt aber das Seitental irrthümlich als Kunstprodukt), daß man sie als im Bereiche des Normalen liegend zu betrachten hat. Im Kinobild sieht man zwar auch über die Ränder der Seitentäler Material in die Tiefe strömen, sehr bald aber verkürzen sich die Seitentäler und werden von der Primitivrinne restlos aufgenommen. Sie haben keinerlei Störung in der Embryonalentwicklung zur Folge. Wir sehen also eine weitgehende — kinetisch übrigens leicht erklärbare — Regulation eintreten.

Anders ist der Verlauf, wenn verschiedene Primitivrinnenäste mit ihren Vorderenden radiär gegen den Keimscheibenrand stehen und eine gewisse Länge erreichen. Dann tritt keine Regulation ein, sondern man hat eine Mehrfachbildung vor sich (Abb. 13).

Erst nach Abschluß der Arbeit geht mir durch die Liebenswürdigkeit des Verfassers HOADLEYS Abhandlung „Concerning the organization

Abb. 13. Stereobild, Vergr. $23\frac{1}{2}\times$. Doppelbildung eines Hühnchenprimitivstreifens.



of potential areas in the chick blastoderm“ zu. Auch er wendet sich scharf — wohl zu scharf — gegen R. WETZELS Ansicht von der organisierenden Funktion des Primitivknotens. Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, stimme ich mit ihm völlig in der Ablehnung der Organisationsfunktion des HENSENSchen Knotens für die seitlichen Teile des Embryos (Urwirbel, Urniere usw.) überein, solange nicht durch positive Induktionsbeweise das Gegenteil erhärtet ist. Dagegen möchte ich die Möglichkeit seiner organisatorischen Funktion für die Chordabildung noch solange offen lassen, als es nicht gelungen ist, in Transplantaten aus dem mittleren Drittel eines Primitivstreifens ohne Kopffortsatz einwandfrei Chordagewebe nachzuweisen. Richtig ist in HOADLEYS Ausführungen, daß die Ausbildung des sekundären Keimlagers vom Schlusse der Primitivrinne unabhängig ist; richtig ist ferner, daß die für den Prozeß der Gastrulation und der Verdichtung des Primitivstreifens erforderliche Zeit beim Vogel eine relativ viel längere Periode beansprucht als beim Amphibium.

VII. Zusammenfassung.

1. Am lebenden vitalgefärbten Hühnchenkeim läßt sich kinematographisch eine polonäseartige doppelte Gegenströmung nachweisen, die an den Seiten der Area pellucida nach rückwärts geht, in der Mitte hinten zusammenkommt und umkehrend nach vorn läuft. Die gleiche Bewegung besteht mehr oder weniger deutlich bei allen Wirbeltieren. Sie hat den Zweck, seitwärts mit den kranialen Teilen nach rückwärts liegendes Keimmaterial (vor allem präsumptives Mesoderm) zusammenzuführen und in richtige kranio-kaudale Lage zu bringen.

2. Nach dem Auftreten der Primitivrinne (und zum Teil schon vorher) kann man mit der stereokinematographischen Methode oberflächliche Schichten nach der Primitivrinne mediopetal hinströmen sehen. Sie senken sich über ihren Seitenrand hinweg in die Rinne ein und strömen (offenbar dasselbe Material) unter der oberflächlichen Schicht mediofugal nach seitwärts und vorn. Diese Bewegung, die den Zweck hat, das zunächst oberflächlich gelegene präsumptive Mesoderm in die mittlere Keimschicht zu bringen, findet sich ebenfalls zeitlich verschoben und dementsprechend unter Umständen in anderer Richtung, aber immer mit dem Endziel der Verbringung des Mesoderms in die mittlere Schicht bei allen Wirbeltieren.

3. Die Primitivrinne, die den durch die polonäseartige Gegenströmung vom hinteren Rande der Area pellucida in die Mediane verschobenen und dort von neuem manifestierten Urmund darstellt, schließt sich dadurch, daß der nach rückwärts wandernde HENSENSche Knoten einen schmalen Streifen Ektoderm (Medullarrohrboden) über sie nach kaudal hinwegzieht. Dabei verkürzt sich die Primitivrinne, indem ihre

Ränder sich wie ein Gummifaden in der Richtung nach hinten zusammenziehen, während geringe Teile ihrer seitlichen Wände in den HENSENSCHEN Knoten aufgenommen werden und allmählich in die Chorda dorsalis gelangen, die — ähnlich wie in der Glashütte ein Glasrohr aus der Post — aus dem Knoten ausgezogen wird. Eine Invagination am vorderen Primitivrinnenende habe ich dabei nur in äußerst geringem Maße nachweisen können. Jedenfalls kommen die Körnchen, die man in einem Stadium des ganz kurzen Kopffortsatzes an dieser Stelle etwas von der Seite her sich einsenken sieht, erst in sehr weit hinten gelegene Teile der Chorda zu liegen.

4. Ein gastrales Mesoderm gibt es beim Hühnchen nur im topographischen Sinne. Niemals habe ich eine von der Chorda ausgehende Mesodermbildung gesehen, sondern die Chordaanlage ist zunächst etwa so breit wie die Primitivrinne und verschmälert und verdichtet sich durch Heranziehen der seitlichen Teile.

5. In schematischen Darstellungen wird die hypothetische topographische Anordnung der präsumptiven Primitivorgane der verschiedenen Wirbeltiere auf einem Blastulastadium dargestellt. Sie zeigt eine bei allen prinzipiell gleiche Anordnung. Die außerordentliche Vielgestaltigkeit der Wege und der dabei auftretenden Embryonalformen von der prinzipiell gleichen Blastulaform bis zur prinzipiell gleichen Anordnung der fertigen Primitivorgane bei den Wirbeltieren erklärt sich nur aus offenbar durch verschiedenen Dottergehalt bewirkten zeitlichen Verschiebungen von vier überall nachweisbaren Vorgängen: a) Verlagern des Entoderms in die tiefste Schicht. b) Verlagern der Chorda und des Mesoderms in die mittlere Schicht. c) Rangieren des Mesoderms und der Chorda in richtige kranio-kaudale Anordnung. d) Schluß des Urmundes.

6. Vom HENSENSCHEN Knoten ist organisatorische Fähigkeit nur in sehr geringem Maße und nur an einer Primitivrinne zu erwarten. Größere Wahrscheinlichkeit besteht in dieser Beziehung bei der Mitte des hinteren Randes der Area pellucida jüngerer Keime.

Literatur.

Assheton, R.: On growth centres in vertebrate embryos. *Anat. Anz.*, Suppl. 27, 125 u. 156 (1905). — An experimental examination into the growth of the blastoderm of the chick. *Proc. roy. Soc. Lond.* 60 (1897). — Disse, J.: Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei. *Arch. mikrosk. Anat.* 15 (1878). — Dehnel, G.: Sur la soi-disant „plaque axiale“ dans le développement des oiseaux. *C. r. Soc. Biol.* 100 (1929). — Duval, M.: De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. *Ann. Sci. Nat.*, Ser. 6, Zool., 18 (1884). — Etudes sur la ligne de l'embryon du poulet. *Ann. nat.*, 6. s., Zool., 7 (1878). — Fahrenholz, C.: Ein junges menschl. Abortiv-Ei. *Z. mikrosk.-anat. Forschg* 8 (1927). — Fischel, A.: Über Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. *Morph. Jb.* 24 (1896). — Gräper, L.: Beobachtungen von Wachstumserscheinungen an Reihenaufnahmen lebender Hühnerembryonen nebst Bemerkungen über vitale Färbung. *Arch.*

Entw.mechan. **33** (1911). — Untersuchungen über die Herzbildung der Vögel. Ebenda **24** (1907). — Die Methodik der stereokinematographischen Untersuchung des lebenden vitalgefärbten Hühnerembryos. Roux' Arch. **115** (1929). — **Hertwig, O.:** Urmund und Spina bifida. Eine vergleichend morphologisch-teratologische Studie an mißgebildeten Froscheiern. Arch. mikrosk. Anat. **39** (1892). — **Hoadley, L.:** Developmental potencies of parts of the early blastoderm of the chick. I. The first appearance of the eye. II. The epidermis and the feather primordia. III. The nephros with especial reference to the pro- and mesonephric portions. J. of exper. Zool. **43** (1926). — Concerning the organization of potential areas in the chick blastoderm. Ebenda **48** (1927). — **Hubrecht, A. A. W.:** Die Gastrulation der Wirbeltiere. Anat. Anz. **26** (1905). — **Keibel, F.:** Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Erg. Anat. **10** (1900/1901). — **Keibel, K.:** Zur Gastrulationsfrage. Anat. Anz. **26** (1905). — **Kionka, H.:** Die Furchung des Hühnerereies. Anat. H. **3**, H. **10** (1894). — **Koller, C.:** Beiträge zur Kenntnis des Hühnerkeimes im Beginne der Bebrütung. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III, **80** (1879). — Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Arch. mikrosk. Anat. **20** (1882). — **Kölliker:** Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl. (1876). — **Kopsch, F.:** Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an *Scyllium*-Embryonen. Verh. anat. Ges. Kiel 1898 (Anat. Anz. **14**, Erg.-H.). — Gemeinsame Entwicklungsformen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Ebenda. — Über Zellbewegungen während des Gastrulationsprozesses an den Eiern vom Axolotl und vom braunen Grasfrosch. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. (1895). — Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl und beim Froschei. Verh. anat. Ges. Basel 1895. — Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung bei den Chordaten. I. Die morphologische Bedeutung des Keimhautrandes und die Embryobildung bei der Forelle. Leipzig 1904. — Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an *Scyllium*-Embryonen. Verh. anat. Ges. Kiel 1898. — Primitivstreifen und organbildende Keimbezirke beim Hühnchen untersucht mittels elektrolytischer Marken am vital gefärbten Keim. Z. mikrosk.-anat. Forschg **8** (1927) und andere Arbeiten. — **Legros, R.:** Sur quelques cas d'asyntaxie blastoporale chez l'*Amphioxus*. Mitt. Zool. Stat. Neapel **18** (1907). — **Lwoff, B.:** Über einige wichtige Punkte in der Entwicklung des *Amphioxus*. Biol. Zbl. **12** (1892). — Über die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren. Ebenda **13** (1893). — **Nowack, K.:** Neue Untersuchungen über die Bildung der beiden primären Keimblätter und die Entstehung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo. Med. Diss. Berlin 1902. — **Patterson, J. Th.:** On Gastrulation and the origin of the primitiv streak in the pigeons egg. Preliminary notice. Biol. Bull. **13** (1907). — Gastrulation in the pigeon egg. J. of Morph. **20** (1909). — **Peeples, Florence:** Some experiments on the primitive streak of the chick. Arch. Entw.-mechan. **7** (1898). — **Rabl, C.:** Über die Bildung des Mesoderms. Verh. anat. Ges. Würzburg. Anat. Anz. **3** (1888). — Theorie des Mesoderms. I. Morph. Jb. **15** (1889). — Entenkeimscheiben (1916) zu der Arbeit über den Primitivstreifen und Kopffortsatz der Ente. Morph. Jb. **52** (1923). — **Rauber, A.:** Primitivrinne und Urmund. Ebenda **2** (1876). — **Schauinsland, H.:** Erneute Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge am Vogelei. Verh. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte. Bremen 1890. — Beiträge zur Biologie und Entwicklung der *Hatteria* nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropoiden. Anat. Anz. **15** (1899). — **Spemann, H.** und **Mangold, Hilde:** Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **100** (1924). — **Spemann, H.:** Über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. Naturwiss.

12 (1924) und andere Arbeiten. — **Streeter, G. L.:** Development of the mesoblast and notochord in pig embryos. Contribution to embryology Nr 100, **19** (1927). — **Umanski, E.:** Einige Bemerkungen über Elektrizitätsreizwirkung auf die Entwicklung des Embryo von *Gallus domesticus*. Zool. Anz. **79** (1928). — **Veit, O.:** Alte Probleme und neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Primitiventwicklung der Fische. Erg. Anat. **24** (1922). — **Vogt, W.:** Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. Roux' Arch. **106** (1925). — Wachstum und Gestaltungsbewegungen am hinteren Körperende der Amphibien. Verh. anat. Ges. Freiburg 1926 und andere. — **Wetzel, R.:** Über den Primitivknoten des Hühnchens. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg **40**, H. 5 (1924). — Untersuchungen am Hühnchenkeim. Verh. anat. Ges. Wien 1925. — Untersuchungen am Hühnchenkeim. I. Über die Untersuchung des lebenden Keimes mit neueren Methoden, besonders der Vogtschen vitalen Farbmarkierung. Roux' Arch. **106** (1925). — „Wachstumszentren“ und „Kopfproblem“ in der ersten Entwicklung des Huhns. Verh. anat. Ges. Freiburg (1926).

