

AUS DER ENTWICKELUNGSGESCHICHTLICHEN ABTHEILUNG DES ANATOMISCHEN  
INSTITUTES IN Breslau.

---

# CHORDA DORSALIS

UND

# KEIMBLÄTTER.

---

VON

**HERMANN TRIEPEL,**  
Breslau.

---

*Mit 5 Figuren auf Tafel 24.*

---

## Einleitung.

---

Über die Frage, welchem Keimblatte die Chorda dorsalis zuzurechnen ist, haben verschiedene Autoren sich in sehr verschiedener Weise geäußert. Es liegt nicht in meiner Absicht, hier eine vollständige Literaturzusammenstellung zu geben, ich will nur einige charakteristische Beispiele anführen, die das Gesagte erläutern sollen.

Koelliker (16. S. 278) gibt 1879 in seiner Entwicklungsgeschichte an, dass die Chorda beim Kaninchen aus dem mittleren Keimblatt hervorgeht und sich auf seine Kosten verlängert. Es könne freilich durch ihre Breite und Dünne sowie durch die Verdünnung des Entoderms der Anschein erweckt werden, als stamme sie aus diesem. Das mittlere Keimblatt selbst entsteht von der Primitivrinne, durch Wucherungen des äusseren Keimblattes. Auch später, 1883 (17), ist er noch einmal für den rein mesoblastischen Ursprung der Chorda eingetreten.

Bonnet (1. S. 33) führt in seinem Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere aus, dass der Entoblast „ein kleines Stück der Chorda dorsalis (Chordaentoblast)“ liefere. Der grösste Teil der Chorda gehe aus dem epithelialen Primitivstreifen, einem Anteil des Mesoblasts, hervor.

Später sagt derselbe (3. S. 69) in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, dass der Entoblast (Protentoblast und Dotterblatt) die Chorda liefert.

Kollmann (18, 19. S. 109 ff.) lässt die Chorda aus dem Entoderm entstehen. Wenn ihre Zellen auch bei einigen Säugern (Meerschweinchen, Kaninchen, Fledermaus) zuerst im Mesoderm aufträten, so würden sie doch in das innere Keimblatt eingeschaltet. Die exceptionelle Erhaltung der Chorda innerhalb des mesodermalen Gewebes deute auf eine verschiedene Herkunft.

Minot (24. S. 206 f., S. 227) rechnet die Chorda zu den entodermalen Organen.

Lwoff (23) lässt die Chorda, wie den Hauptteil des Mesoderms, vom Ectoderm entstehen.

Nach Schultze (32. S. 32 f.) entsteht der Primitivstreifen aus dem Ectoderm, und aus jenem der Mittelkeim, der sich nach vorn in Gestalt des Kopffortsatzes ausbreitet. „In dem Kopffortsatz erkennen wir die erste Spur des als Chorda dorsalis bezeichneten embryonalen Achsengebildes.“

O. Hertwig (8. S. 709 f.) schlägt vor, neben den Keimblättern eine besondere Chordaanlage anzunehmen. Er weist darauf hin, dass die Entstehung der Keimblätter sich bei verschiedenen Klassen in verschiedener Weise gestaltet, worauf die widersprechenden Ansichten über die Herkunft der Chorda zurückzuführen seien.

Schliesslich sei auf die ausführlichen vergleichenden Untersuchungen von Ussoff (37) hingewiesen, der für einen doppelten Ursprung der Chorda, einen ecto- und entodermalen, eintritt (Ectochorda, Entochorda).

Der Gründe für die Differenzen in der Auffassung gibt es mehrere. Da ist zunächst die Verschiedenheit der untersuchten Species heranzuziehen. Es ist möglich, dass in dem einen Falle ein Entwicklungsvorgang besonders in die Augen fällt, der Beziehungen zwischen Chorda und Entoderm verrät, während in einem anderen Falle die Verwandtschaft zwischen Chorda und Ectoderm sich aufzudrängen scheint. Solche Ver-

hältnisse können sich nicht nur bei der Untersuchung verschiedener Klassen, sondern selbst bei derjenigen verschiedener Arten derselben Klasse geltend machen. Ferner kommt in Frage — und das ist wohl das wichtigste — eine verschiedene Deutung der frühen Entwicklungsvorgänge.

Wenn ich nun selbst den Versuch machen will, die Beziehungen zwischen Chorda und Keimblättern klarzulegen, so glaube ich auf zwei Wegen vorgehen zu können. Dementsprechend will ich im ersten Teil dieser Arbeit die morphologischen Veränderungen des Keimes besprechen, die zur Bildung der Chorda führen, im zweiten Teil die histologischen Bilder, die sich bei der Untersuchung der Chorda ergeben. Zu diesem zweiten Teil habe ich schon jetzt zu bemerken, dass ich natürlich nicht, wie man das vor langer Zeit getan hat, die Keimblätter als histologische Primitivorgane auffasse. Bei beiden Untersuchungsarten ist es, wie ich glaube, wichtig, dass man die verschiedenen Klassen des Tierreiches gesondert bespricht. Die vorliegende Arbeit setzt sich aber, um nicht zu weitläufig zu werden, im wesentlichen nur das Ziel, der Bedeutung der Chorda bei der höchsten Gruppe, den Säugern, incl. Mensch, nachzugehen. Dabei können freilich, wenigstens im ersten Teil, die niederen Klassen nicht ganz ausser acht gelassen werden.

## I.

Man kann vergleichende Entwicklungsgeschichte auf zwei Weisen lehren. Es ist nämlich einmal möglich, die Entwicklung der einzelnen Gruppen oder auch Species zunächst für sich zu schildern und dann die Zusammenhänge aufzusuchen, die zwischen den verschiedenen gewonnenen Bildern bestehen. Oder man kann anderseits von einem einfachen Typus ausgehen und im Anschluss nachforschen, ob die hier beobachteten Vorgänge sich auch bei anderen Formen nachweisen lassen. Die

zweite Methode ist heutigen Tages die am häufigsten befolgte, sie ist aber sehr gefährlich und wird es so lange bleiben, wie die leitenden Gesichtspunkte einer vergleichenden Entwicklungslehre noch nicht in jeder Hinsicht klargelegt sind.

Ganz besonders gilt das von dem sogenannten Gastrulationsprozess. Gastrulation ist nach der wörtlichen Bedeutung: Bildung einer Gastrula, einer Magenlarve, oder allgemeiner gefasst: Entstehung eines zweiblättrigen Stadiums aus dem Keim. Ein grosser Teil, vielleicht die Mehrzahl aller Embryologen versteht aber unter Gastrulation etwas viel spezielleres, nämlich Bildung eines zweiblättrigen Keimes durch Einstülpung, wie sie beim *Amphioxus* zur Beobachtung kommt. Diese Gleichsetzung von Gastrulation und Invagination ist schon auf Haeckel zurückzuführen, in dem Worte Gastrulation liegt aber nichts, was eine solche Erweiterung des Begriffes gerechtfertigt erscheinen liesse. Es gibt nun meines Erachtens, da man das Wort Gastrulation nicht ganz fallen lassen kann, nur zwei Möglichkeiten des Verhaltens.

1. Entweder hält man sich streng an die Bedeutung des Wortes Gastrulation. Dann würde man unterscheiden können eine Gastrulation durch Invagination, wie sie dem *Amphioxus* zukommt, und eine Gastrulation durch Delamination, wie sie bei Sauropsiden und Säugern evident ist, wie sie aber auch nach Hubrecht (10. S. 358) vielleicht für viele Ichthyopsiden angenommen werden muss.

2. Oder man fügt sich dem Satze „usus est tyrannus“ und hält sich an den weitverbreiteten Gebrauch. Dann würde Gastrulation gleich *Amphioxusgastrulation* zu setzen sein, und eine reine Gastrulation käme dann bei Amnioten überhaupt nicht vor.

Viele Embryologen, die Gastrulation gleich Gastrulation durch Invagination setzen, verfahren nun nach der zweiten der beiden vorhin (S. 503 f.) erwähnten Methoden, d. h. sie gehen

bei ihren Darstellungen von einer niederen Form aus und fragen, ob die hier beobachteten Verhältnisse in gleicher oder abgeänderter Weise auch bei höheren Formen in die Erscheinung treten. In dem besonderen Falle beginnen sie mit der Untersuchung der durchsichtigen Gastrulation gewisser Cölenteraten (der Anthozoen) und des Amphioxus, obgleich sie wohl alle davon überzeugt sind, dass Amphioxus eine abseits stehende, degenerierte Form darstellt! Dann untersuchen sie, ob sich die Entwicklung höherer Formen auf irgend einem Stadium mit der Gastrulation des Amphioxus in Parallele bringen lässt. Es kann nicht wunder nehmen, dass man die Anknüpfung in der weit verbreiteten bekannten Invagination gefunden zu haben glaubt, die mit der Chordabildung in Zusammenhang steht. Diese Invagination hat aber mit der Gastrulation, d. h. der Bildung des zweiblättrigen Keimes, gar nichts zu tun, sie setzt viel später ein und hat, worauf ich noch zurückkommen werde, eine ganz andere Bedeutung. Hauptvertreter dieser Ansicht ist Hubrecht (9, 10). Brachet (4) hat sich in ähnlicher Weise geäußert, und später hat sich besonders lebhaft Schlater (30, 31) der Meinung Hubrechts angeschlossen. Keibel (11, 12, 13, 14, 15), der im wesentlichen die gleiche Auffassung vertritt wie Hubrecht, glaubt, wie er sagt, der Invagination bei den Vertebraten bis dahin doch noch eine grössere Rolle bei der Gastrulation zuschreiben zu müssen, als Hubrecht annimmt.

Wenn, woran ich persönlich nicht zweifle, die Ansicht Hubrechts richtig ist, so kann man keinesfalls die Primitivrinne einem in die Länge gezogenen Blastoporus oder Urmund (vom Amphioxus oder von Anthozoen) vergleichen, und keinesfalls den Hensenschen Knoten und den Primitivstreifen den Urmundlippen. In der Folge ergibt sich von diesem Gesichtspunkt aus, dass die Bezeichnungen Urmundleiste, Urmundrinne, Gastrulaknoten, Gastrulagrube nicht haltbar sind.

Primitivstreifen und -rinne entsprechen nach Schlater (31. S. 68) dem Mundschlitz der Actinien; ihrem Stomodaeum, einer rein ectodermalen Bildung, entspricht der Canalis neur-entericus. Mit dem Urmund des Amphioxus könnte bei höheren Formen nur die Stelle des Übergangs vom Ectoderm ins Entoderm verglichen werden, also die Einmündung des Canalis neurentericus in den Darm. Nach Keibel (15. S. 57f.) ist das Stomodaeum die Vorstufe der Chorda, der Actinienmundschlitz diejenige der Primitivrinne.

Die Invagination der höheren Formen hat mit der Darmbildung unmittelbar gar nichts zu tun, sie steht mit der Bildung der Chorda und des Mesoderms in engem Zusammenhang, sie bedingt die Entstehung der bilateralen Symmetrie und der Metamerie des Keimes. Hubrecht (10. S. 358) nennt den Vorgang, der hier durch die Invagination eingeleitet wird, Notogenesis. = Bildung der Rumpfknospe, im Gegensatz zur Bildung der zweiblättrigen Scheitelknospe = Kephalogenesis.

Nicht zu billigen vermag ich es, wenn Keibel (11–15), Hubrecht (9) und im Anschluss Hertwig (8. S. 819) von einer Gastrulation in zwei Phasen sprechen. Denn als zweite Phase erscheint dann das, was gerade von der Gastrulation streng geschieden werden sollte, die Notogenesis.

Besser scheint es mir zu sein, wenn man von einer „ersten“ und einer „zweiten Invagination“ sprechen würde, die beide im Tierreiche während der frühen Entwicklungsvorgänge zur Beobachtung kommen, die aber innerhalb der einzelnen Abteilungen verschieden durchgeführt sein können. Die erste Invagination führt, wo sie vorhanden ist, in erster Linie zur Bildung eines Darmes, hat aber in zweiter Linie auch Beziehungen zur Entstehung von Chorda und Mesoderm. In diesem Zusammenhang erscheinen mir die Darlegungen Lwoffs (22, 23) besonders wichtig, nach dem beim Amphioxus durch den sogen. Gastrulationsprozess Ecto-

dermzellen vom dorsalen Umlagerungsrande aus zur Bildung von Chorda und Mesoderm in das Innere des Keimes verlagert werden. Die zweite Invagination führt nur zur Bildung der Chorda und des Mesoderms.

Im einzelnen gestalten sich die Verhältnisse folgendermassen:

1. *Amphioxus*. Es gibt nur eine erste Invagination, die den Urdarm entstehen lässt und (nach L w o f f, 22) Zellen für Chorda und Mesoderm mitnimmt, die später bei den eigenartigen Faltungsprozessen des Entoderms in die Erscheinung treten.

2. *Anamnier*. Selachier, Teleostier und Amphibien zeigen eine deutliche erste Invagination, die wiederum hauptsächlich das Entoderm bildet, dann aber auch für die Entwicklung von Chorda und Mesoderm bedeutungsvoll ist. Diese entstehen teils aus dem Dach des Urdarms, teils von dem Umschlagsrande der Keimscheibe bzw. der vorderen Urmundlippe. Eine zweite Invagination fehlt.

3. *Amnioten*. Hier fehlt die erste Invagination, das Entoderm hat sich bereits durch Delamination gebildet, wenn die zweite Invagination einsetzt. Diese ist, wie bekannt, besonders schön bei Reptilien zu beobachten, hier wie auch bei manchen Säugern lässt sich gut die Einlagerung der Chorda in das Entoderm verfolgen, wie auch die Öffnung des Achsenstrangkanals in den primären Darm, Vorgänge, die wohl zum grossen Teil die Vermischung der beiden Invaginationen herbeigeführt haben.

Es fragt sich, wie man den Zusammenhang erklären soll, der zweifellos zwischen den beiderlei Invaginationen besteht. Wenn man sich der oben angeführten Darstellung L w o f f s erinnert, so wird man sich dahin ausdrücken können, dass in der ersten Invagination der niederen Formen die zweite bereits implicite enthalten ist. Bei den höheren Formen geht der Hauptteil der ersten Invagination, die Bildung



des Entoderms, verloren, und es bleibt nur das übrig, was wir als zweite Invagination kennen. Somit besteht eine Beziehung zwischen der Gastrulation des *Amphioxus* und der Chordabildung der Sauropsiden und Säuger, wenn auch eine recht entfernte.

Die zweite Invagination ist nicht, wie man nach Brachets Ausführungen (4. S. 213) glauben könnte, eine Komplikation der ersten, sie erscheint vielmehr als der einfachere Vorgang.

Eine grosse Rolle spielt bei der Verallgemeinerung der Gastrulationstheorie die Tatsache, dass ein *Canalis neurentericus* in allen Klassen der Wirbeltiere wiederkehrt. Das Auftreten dieses Kanals kann, da ihm bei Anamniern ein Blastoporus, bei Amnioten ein Achsenstrangkanal zugrunde liegt, nur als Konvergenzerscheinung aufgefasst werden.

Es ist wohl auch kein Zufall, dass bei den Amnioten der Mesoblast von dem Primitivstreifen herkommt, der mit dem Entoderm noch in nahen Beziehungen steht. Aber trotzdem sollte der Primitivstreifen nicht den seitlichen Blastoporuslippen gleichgesetzt werden. Er ist eine rein ectodermale Bildung und nicht eine Umschlagstelle des Ectoderms in das Entoderm. Der Ort der Mesodermentstehung hat sich während der Phylogenese verschoben, von dem Entoderm zunächst auf eine Übergangsstelle der beiden primären Keimblätter, und dann auf das Ectoderm.

Die vorstehenden Ausführungen sollen vor allem darauf hinweisen, dass die Entwicklung der Chorda überall an diejenige des Mesoderms geknüpft ist, gleichviel wie dieses sich bildet. Der Entstehungsort von Chorda und Mesoderm ist immer der gleiche.

Aus der Art der Entwicklung folgt also die Zugehörigkeit der Chorda zum Mesoderm. Daraus, dass bei Säugern und dem Menschen die Chorda vorübergehend in das

Entoderm eingeschaltet wird (Kollmann, 18, 19. S. 109 ff.), kann nicht gefolgert werden, dass sie zum Entoderm gehört.

Die bezeichnete Auffassung der Chorda wird dadurch nicht berührt, dass die Herkunft der Chorda und des Mesoderms in den verschiedenen Abteilungen des Tierreiches verschieden ist, dass sie verschiedenen primären Keimblättern ihren Ursprung verdanken. Beim *Amphioxus* entstammen sie nach der gewöhnlichen Darstellung dem Entoderm. Dass Lwoff ihre ursprünglich ectoblastische Natur betont, wurde bereits erwähnt. Bei den Anamniern kommen Chorda und Mesoderm von der Übergangsstelle des Ectoderms in das Entoderm her, gewinnen allerdings während ihrer Ausbildung noch nähere Beziehungen zum inneren Keimblatt.

Bei den Amnioten müssen aber Chorda und Mesoderm jedenfalls vom Ectoderm abgeleitet werden. Der Kopffortsatz, der das Material für die Chorda enthält, und das mittlere Keimblatt nehmen ja doch ihren Ausgang von dem Primitivstreifen, der unzweifelhaft zum Ectoderm zu rechnen ist, wenn er auch mit dem Entoderm verlötet. Medianschnitte durch Sauropsidenkeime, die das Gesagte veranschaulichen, sind bekannt genug, so dass ich auf ihre Wiedergabe verzichten kann. Ich verweise auf die Abbildung auf S. 104 in Bonnets Lehrbuch (3), einen Medianschnitt durch den Keim eines Hühnchens im Stadium der zweiten Invagination. (Nach der oben vertretenen Auffassung wären hier nur einige Bezeichnungen zu ändern.)

Der Satz, dass bei Sauropsiden und Säugern die mesodermatische Chorda vom Ectoderm abzuleiten ist, wird auch dadurch nicht umgestossen, dass sie Zuwachs von der entodermatischen Ergänzungsplatte (Bonnets, 3. S. 113) erhält. In dieser Erweiterung ist wahrscheinlich eine phylogenetische Reminiszenz zu erblicken.

Sehr anschaulich hat sich Gurwitsch (7. S. 57 f.) über

die Bedeutung der Verschiedenheit des Mesodermursprunges geäußert:

„Es könnte in der Tat verwunderlich erscheinen, wenn z. B. das Mesoderm, welches im weiteren ganz typische, überall identische Organanlagen bildet, bei einem Tiere etwa aus dem Ectoderm, beim anderen aus dem Entoderm usw. entstehen sollte. Bei tieferer Betrachtung namentlich der Ergebnisse der Erforschung des Furchungsvorganges, ergibt sich jedoch, dass die sogen. Abstammung eines Keimblattes von einem anderen, die vermeintlichen Homologien und Divergenzen höchstwahrscheinlich nur das äussere Nebensächliche an den Vorgängen treffen, indem für viele Eiarten (namentlich Wirbelloser) nachweisbar, für die meisten wenigstens wahrscheinlich gemacht wurde, dass bereits durch den Vorgang der Furchung eine allgemeine topographische Sonderung des Furchungsmaterials vollzogen und zuweilen schon einzelne Zellen als Urmesodermzellen usw. gegeben sind. Wenn wir somit unter Umständen Gelegenheit haben, bei einer bestimmten Species die Entstehung des Mesoderms als Ausstülpung des Entoderms, bei anderen als lokalisierte Wucherung des Ectoderms zu beobachten, so dürfen die beiden primären Keimblätter nicht etwa als respektive Muttersubstanzen des neuentstehenden Gebildes angesehen werden, sondern in beiden divergenten Fällen nur eine verschiedene topographische Lokalisation einer ihrem Wesen nach von früher her bereits definierten Keimsubstanz, etwa der Mesodermanlage, erblickt werden, welche im gegebenen Augenblicke sich aus ihrer, für ihre Schicksale und Eigenschaft indifferenten Nachbarschaft emanzipiert.“

Die Angelegenheit scheint dadurch eine Komplikation zu erfahren, dass bei den Primaten schon ausserordentlich früh ein mittleres Keimblatt (primärer Mesoblast) auftritt, in dem sich das Exocölom bildet. Das beweisen, wie Schläter (30, 31) eingehend auseinandersetzt, die jüngsten Keime von Menschen

und Affen, die beschrieben worden sind. Der primäre Mesoblast zeigt sich, bevor, die geringste Spur eines Primitivknotens oder einer Primitivrinne nachzuweisen ist. Das frühe Auftreten von Mesoblast ist nicht durchaus auf die Primaten beschränkt, wie sich aus einer jüngeren Veröffentlichung Pattersons (25) ergibt, der ähnliche Verhältnisse bei Keimen von *Tatus novemcinctus* beobachtete. Die Herkunft des primären Mesoblast ist vorläufig unbekannt, und seine Beziehungen zu den anderen Keimblättern harren noch der Aufklärung. Die Bildung der Chorda hat — wenigstens unmittelbar — sicher nichts mit ihm zu tun, sie steht vielmehr in inniger Beziehung zur Entstehung des sekundären Mesoblastes, zu der Wucherung ectodermaler Elemente, die vom Primitivknoten und Primitivstreifen ausgeht.

Aus den zusammengestellten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen folgt als wichtigstes Ergebnis:

Die Chorda gehört zum Mesoderm.

Im Anschluss hieran sei darauf hingewiesen, dass die Chorda als Teil des Mesoderms bei niederen Formen ihren Ursprung vom Entoderm nimmt, bzw. von der Übergangsstelle des Ectoderms in das Entoderm, bei Amnioten dagegen vom Ectoderm. Vielleicht steht aber auch bei niederen Formen die Chorda dem äusseren Keimblatt näher als dem inneren, falls sich nämlich ihre entodermale Entstehung auf eine Verlagerung ectoblastischen Materiales zurückführen lässt.

## II.

Die Leistungen der Keimblätter sind, wie bekannt, in histologischer Beziehung nicht spezifisch, aber trotzdem kann man doch die prospective histologische Bedeutung der einzelnen Keimblätter in annähernd scharfer Weise beschreiben.

Nach Bonnet (3. S. 68) lässt sich „ein ungefährender Überblick über die Herkunft der Gewebe aus den einzelnen Keim-

schichten geben, der ein Zurechtfinden des Anfängers erleichtert.“ Der genannte Forscher gibt in diesem Sinne eine Zusammenstellung der den Keimblättern zufallenden Aufgaben, wie sie sich auch bei anderen Autoren findet.

Ich möchte noch weiter gehen und glaube, dass eine solche Zusammenstellung nicht nur einen didaktischen Wert besitzt, sondern dass es auch für unsere Erkenntnis nicht gleichgültig ist, wenn wir uns dessen bewusst bleiben, dass die wesentlichen Leistungen der einzelnen Keimblätter für diese trotz aller Mannigfaltigkeit typisch bleiben.

So gibt es gewiss Muskelelemente, die vom Ectoderm abstammen, aber trotzdem gehört die Bildung der Muskeln zu den wesentlichen Aufgaben des Mesoderms. Es kann ja auch gar nicht anders sein, denn eine solche Auffassung entspricht durchaus den Vorstellungen, die wir von der ganzen Entwicklung des Organismus haben. Ursprünglich liegen alle Potenzen zusammen in der einen befruchteten Eizelle, später verteilen sie sich, aber eben nur in unvollkommener Weise. Ein entwicklungsgeschichtliches Vermögen tritt dann in der Hauptsache in einem bestimmten Keimblatt in die Erscheinung, braucht aber von den beiden anderen Keimblättern nicht ausgeschlossen zu sein, in denen es sich entweder schon unter normalen Verhältnissen, oder in abnormen Zuständen, etwa bei der Regeneration, zeigen kann.

Auf die wesentlichen Leistungen des Epidermissinnesblattes und des Darmdrüsenblattes brauche ich hier nicht einzugehen, dagegen scheint es mir wünschenswert zu sein, über diejenigen des Mesoderms einige Bemerkungen zu machen. Das mittlere Keimblatt lässt aus sich hervorgehen zahlreiche Epithelien, es liefert als wesentliche Produkte Blut, Lymphe, Muskeln sowie diejenigen Gewebe, die man unter dem Begriff der Füll-, Binde- und Stützgewebe zusammenfasst. Für die zuletzt genannten Gewebe hat in neuerer Zeit Studnička (35, 36) den Sammel-

namen *B a u g e w e b e* vorgeschlagen, eine Bezeichnung, die mir nicht sehr glücklich gewählt zu sein scheint, da zum Bau des Organismus ausser diesen Baugeweben auch noch andere Dinge gehören. Ich habe vor Jahren (37. S. 166) Binde-, Stütz- und Muskelgewebe unter dem Namen „mechanische Gewebe“ zusammengefasst. Man könnte hier auch die Füllgewebe subsumieren und bekäme so eine, wie mir scheint, brauchbare Bezeichnung für eine gut charakterisierte Gruppe von Geweben. Dann hätte man sich so auszudrücken: für das Mesoderm ist charakteristisch (neben der Bildung von Blut, Lymphe, verschiedenen Epithelien) die Produktion mechanischer Gewebe. Nach meinen Ausführungen ist es wohl ohne weiteres klar, dass der angeführte Satz nicht etwa so zu deuten ist, als sei es vollkommen ausgeschlossen, dass das Ectoderm oder Entoderm einzelne mechanisch wirksame Gewebselemente produziert.

Es ist nun die Frage aufzuwerfen, ob das Chordageewebe in funktioneller und in histologischer Beziehung als ein mechanisches Gewebe angesehen werden kann.

Zunächst kann es nicht bezweifelt werden, dass die Chorda dort, wo sie persistiert, nämlich bei Amphioxus, bei Cyclostomen, Holocephalen, Dipnoërn, Chondroganoïden, ein wahres Stützorgan darstellt. Auch dort stützt die Chorda, wo sie in embryonalen oder larvalen Zuständen gut ausgebildet ist. Hier überall dokumentiert sich die Zugehörigkeit des Organs zum Mesoderm durch die Funktion in sehr klarer Weise.

Nicht so einfach liegen die Verhältnisse bei den höheren Abteilungen der Wirbeltiere, sobald sich im erwachsenen Tier die Chorda mehr oder weniger zurückgebildet hat und die zurückbleibenden Teile von anderen Geweben umschlossen werden, die ganz andere Elastizitätsverhältnisse als sie selbst zeigen. Namentlich bei Amphibien, bei denen die reduzierte Chorda inmitten von Knochen liegt, ist es mir sehr zweifelhaft, ob sie

imstande ist, eine merkliche mechanische Leistung auszuüben. Wahrscheinlich gilt das gleiche für die Wirbel der Fische, die die eingeschnürten Teile der Chorda beherbergen, und auch für diejenigen jugendlicher Reptilien. Die Verfolgung dieses Gedankens führt auf eine Frage, die zu dem Gegenstande keine näheren Beziehungen hat und darum nicht weiter erörtert werden soll, nämlich auf die Frage nach der Erhaltung nicht funktionierender Teile im Organismus.

Wenn es auch nicht ganz klar gestellt ist, welche Aufgaben den Chordaresten bei den genannten Tieren zufallen, so liegt ihre Funktion bei den Säugetieren und besonders dem Menschen wieder auf der Hand. Hier finden sie sich innerhalb des Nucleus pulposus der Zwischenwirbelscheiben und werden darum genau in derselben Weise beansprucht wie dieser. Die wichtigste Aufgabe des gelatinösen Kernes der menschlichen Zwischenwirbelscheiben besteht, wie bekannt, darin, dass er bei Biegungen der Wirbelsäule seine Lage und Form in geringem Grade ändert und dabei einerseits zusammengepresst wird, während er andererseits aufquillt. Diese Veränderungen müssen die in dem Nucleus pulposus eingeschlossenen Chordaresten mitmachen, und sie sind dazu durch die besondere Form ihrer Zellen, von der unten die Rede sein soll, zweifellos sehr geeignet. Beiläufig sei bemerkt, dass es meines Erachtens nicht unbedingt nötig ist, die Bezeichnung Chordaresten stets durch Chordasegmente (Schäffer, 29) zu ersetzen, denn diese stellen, auch wenn sie zu Anschwellungen geworden sind, doch immer Reste eines Organes vor, das seine Einheitlichkeit und seine typische Form verloren hat.

Es zeigt sich also, dass die Chorda, nicht nur die larvale und embryonale, sondern auch die erwachsene, überall, wo sich bei ihr überhaupt eine Funktion nachweisen lässt, eine mechanische Funktion besitzt, also eine solche,

die ihre Zugehörigkeit zum mittleren Keimblatte dokumentiert.

Die Histologie der Chorda ist in sehr zahlreichen Arbeiten behandelt worden. Fast alle stimmen darin überein, dass die Elemente der Chorda ein Stützgewebe bilden, dass also das Chordagewebe mechanisch wirksam ist, dass es somit ein mechanisches Gewebe nach meiner Ausdrucksweise (s. o.) darstellt. Hierin berühren sich jene Arbeiten, die auf die Beziehung des Chordagewebes zum Knorpel Gewicht legen (ältere Autoren, Krauss 20) mit denjenigen Schaffers (27, 28), der unter dem Namen „vesiculöses Stützgewebe“ die Chorda mit einer Reihe anderer Formationen zusammenstellt, die er bei verschiedenen Abteilungen des Tierreiches beobachtet. Auch Formen des Chordagewebes, die dem Gallertgewebe nahe stehen, und die von Williams (39) bei Säugetieren gesehen worden sind, können hier aufgeführt werden. Studnička (34, 35) erinnert daran, dass oft eine weitgehende Ähnlichkeit zwischen Chordagewebe und Epithelgewebe besteht, möchte aber doch nicht beide zu einer Gruppe vereinigen. Auch gegen die Einführung des Sammelnamens „vesiculöse Stützgewebe“ hat er Bedenken, weil er nicht überall bezeichnend ist, obgleich nicht zu verkennen sei, dass die Chorda funktionell ein Stützgewebe darstellt.

Die Chorda kann in sehr verschiedenen Formen auftreten, und Studnička (35. S. 499 ff.) möchte daher das Chordagewebe als ein Gewebe sui generis aufgefasst wissen. Wenn man von der Amphioxuschorda absieht, die eine besondere Stellung einnimmt, so findet man folgende Formen: das „blasige Chordagewebe“, das „(Chorda-)Faserzellengewebe“ und das „epidermoide Chordagewebe“. Überblickt man die verschiedenen Modifikationen, die das Chordagewebe annehmen kann, so lassen sie doch alle trotz der Differenzen des Baues aus der morphologischen Beschaffenheit des Gewebes den



Schluss auf eine mechanische Leistung zu. Sie imponieren alle als Stützgewebe, und man könnte sie unterscheiden als chordoïdes Stützgewebe von vesiculösem Typus, vom Faserzellentypus, von epidermoïdem Typus.

Es ergibt sich für die histologische Forschung die Aufgabe, unter diesem Gesichtspunkte diejenigen Formen der Chorda eingehend zu untersuchen, die noch nicht in ausreichender Weise gewürdigt worden sind, oder auch erneut eine vergleichende Untersuchung der Chorda vorzunehmen, bei der die höheren Klassen des Tierreichs mit ihren Chordaresten eine besondere Berücksichtigung verdienen. Vernachlässigt erschienen bis vor kurzem in dieser Beziehung namentlich die Säugetiere, eingeschlossen der Mensch.

Diese Lücke ist durch die schöne Arbeit von *Bruni* (5) ausgefüllt worden, der in sehr eingehender Weise die Entwicklung der Chorda bei sämtlichen Wirbeltierklassen schildert. Auch die Abhandlung von *Linck* (21) ist hier zu erwähnen, die sich auf die Entwicklung der Chorda im Hals- und Kopfskelet menschlicher Embryonen bezieht.

Von den postembryonalen Zuständen der menschlichen Chorda gibt *R. Fick* (6. S. 68f.) eine gute Beschreibung. Nach ihm besteht die Grundlage des Gallertkernes der Zwischenwirbelscheiben aus undeutlich faseriger oder schleimig-weicher Grundsubstanz mit wenig rundlichen oder sternförmigen Zellen und, wie andere Autoren angeben, vielen elastischen Fasern. Darin eingeschlossen finden sich Klumpen, Haufen oder Stränge, die aus vacuolisierten Zellen bestehen, und von *Fick* den Namen „Bläschengewebe“ erhalten. Jeder Haufen ist die Brut einer einzigen primitiven Chordazelle. Das Ganze ist ein typisches Beispiel von *Schaffers* „vesiculösem Stützgewebe“. Die Chordareste sind bis zum 7. Lebensjahre bedeutend, dann nehmen sie langsam ab, sind aber noch nach dem 60. Jahre nachweisbar. Beim Kind liegt der Chordarest in einer scharf-

begrenzten Höhle, beim Erwachsenen greift der übrige Teil des Gallertkernes in die Höhle und zwischen die Zellen des Restes hinein.

Im folgenden will ich einen Beitrag zur Frage nach dem feineren Bau der Chorda liefern und ihre Beschaffenheit bei einigen von mir untersuchten menschlichen Embryonen schildern. Wenn ich das trotz der vorhin erwähnten ausführlichen Darstellungen von Bruni und Linck tue, so geschieht es deswegen, weil ich die Untersuchung unter einem ganz anderen Gesichtspunkte als die genannten Autoren vorgenommen habe, und weil diese junge menschliche Embryonen (unter 3 cm Länge) nicht oder nur wenig berücksichtigen.

Von den jüngsten Stadien freilich glaube ich absehen zu können, in denen uns die Chorda noch nicht als selbständiges Organ entgegentritt, sondern in Form des Chordaentoblast. Es ist bekannt, z. B. von dem Embryo Gle von Graf Spee (33), dass zu dieser Zeit die Chordaelemente einen rein epithelialen Bau besitzen und noch keine Merkmale erkennen lassen, die als mechanisch bedeutungsvoll bezeichnet werden könnten. Auch nach der Abschnürung der Chorda sind anfänglich deren Zellen noch indifferent, und erst später, etwa von der 4. Woche an, erlangen sie auszeichnende Merkmale.

Von den folgenden Beschreibungen sind die ersten 6 nach Serien gegeben, die schon früher für die Sammlung der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung des Breslauer anatomischen Institutes angefertigt worden sind, Nr. 7—9 wurden neu geschnitten.

1. Menschlicher Embryo. 7,3 mm St. N. L. (27 Tage<sup>1)</sup>).

Vgl. Taf. 24, Fig. 1.

Die Chorda ist ein dünner Stab, der sich mit gleichbleibendem Durchmesser durch die ganze Länge der Wirbelsäule hin-

<sup>1)</sup> Die Altersangaben sind nach der bekannten Mallischen Formel berechnet, die m. E. zu niedrige Werte ergibt.

durchzieht, fast überall drehrund und nur stellenweise in dorso-ventraler Richtung ein wenig abgeplattet erscheint. Die Kerne der Chordazellen sind nach dem mittleren Teil des Organs gedrängt und stehen in der Peripherie dieses Abschnittes dichter als im Centrum. Sie sind von einer hellen Zone umgeben, in der Zellgrenzen nachweisbar sind. Die meisten Kerne sind rund und enthalten locker gefügtes Chromatin, nur einige kleinere sind unregelmässig oval und stark tingiert. Sie machen den Eindruck, als gehörten sie zu eingewanderten Zellen, besonders wegen ihrer Lage am Rande des Kernfeldes und selbst im äusseren protoplasmatischen Teil der Chorda, sowie wegen ihrer Ähnlichkeit mit den umgebenden Kernen.

Eine Chordascheide ist nicht vorhanden. Die Zellen, die sich in der Umgebung finden, stehen dicht, zwischen ihnen wird in der Nachbarschaft der Chorda bisweilen schon Grundsubstanz deutlich.

## 2. Menschlicher Embryo. 9,5 mm St. N. L. (31 Tage).

Die Chorda ist ein gleichmässig dicker runder Stab. In der Mitte liegt auf dem Querschnitt das Kernfeld, die Kerne sind zum grössten Teil rund, nur einzelne erscheinen länglich. Diese sind pyknotisch und finden sich auffallenderweise dort, wo die Chorda längs getroffen ist, an Biegungsstellen des Embryos. (Ob es sich um Kerne eingewanderter Zellen handelt, ist zweifelhaft, vgl. Nr. 1.) Um das Kernfeld herum liegt eine breite helle Zone. Eine Chordascheide ist nicht vorhanden. In der Umgebung finden sich dicht liegende Mesenchymzellkerne, die meist rundlich, nur in der unmittelbaren Nähe der Chorda länglich und zu dieser tangential gestellt sind.

## 3. Menschlicher Embryo. 10 mm St. N. L. (32 Tage).

Die Chorda ist ein runder, durch die ganze Länge der Wirbelsäule hindurchgehender, gleichmässig dicker Stab, der dicht liegende Kerne aufweist.

## 4. Menschlicher Embryo. 10,5 mm St. N. L. (32 Tage).

Die Chorda ist ein durch die ganze Länge der Wirbelsäule hindurchgehender runder Stab, der an den Stellen der späteren Zwischenwirbelscheiben etwas verdickt ist, wie man leicht dort erkennt, wo er längs getroffen ist, d. h. an den Biegungen des Embryos. Die runden Kerne nehmen auf dem Querschnitt ein in der Mitte liegendes Feld ein, am Rande dieses Feldes stehen sie besonders dicht. Nach aussen von dem Kernfeld findet sich eine helle Zone, in der Zellgrenzen nicht erkennbar sind. In der Umgebung liegen dicht gedrängte Mesenchymzellen, deren Kerne an der Chorda zu dieser tangential gestellt sind. Vorknorpel ist nur in der Gegend des Halses nachzuweisen.

## 5. Menschlicher Embryo. 17 mm St. N. L. (41 Tage).

Die durch die ganze Länge der Wirbelsäule hindurchgehende Chorda zeigt stellenweise Verdickungen. Die Kerne liegen in der Mitte des stabförmigen Organes, das Kernfeld ist auf dem Querschnitt von einem hellen Hof ringförmig umgeben. Gelegentlich, namentlich in den Zwischenwirbelscheiben und in deren Nähe, sind die Kerne in Form von kranzartig gebogenen Reihen angeordnet.

## 6. Menschlicher Embryo. 27 mm St. N. L. (52 Tage).

Die Chorda ist fast in allen Teilen der Wirbelsäule vorhanden, nur in einzelnen Schnitten, die durch Wirbelkörper hindurchgehen, ist sie nicht nachzuweisen.

## a) In den Wirbelkörpern. Vgl. Taf. 24, Fig. 2.

Hier ist die Chorda im allgemeinen wenig ausgebildet. Mitten im Knorpel eines Wirbelkörpers liegt auf dem Querschnitt ein rundliches Feld, das von den Chordaelementen ein-

genommen wird. Das Feld ist nach aussen gut durch eine besonders hervortretende Schicht Knorpelgrundsubstanz begrenzt. In der Mitte der Chorda liegen die Kerne zusammengedrängt, es sind in halber Höhe des Wirbels auf einem Schnitte nur einige wenige Kerne zu sehen. Das Zellplasma nimmt den Randteil der Chorda ein, Zellgrenzen sind nicht deutlich. Das Plasma ist nicht gleichmässig hell, sondern zeigt Verdichtungszone, die öfter in Form eines unregelmässig begrenzten Streifens zwischen Kernen und Knorpelring liegen. Nähert man sich einer Fläche des Wirbelkörpers, so wird die Chorda dicker, die auf einem Querschnitte liegenden Kerne werden zahlreicher, ordnen sich in Reihen an und weichen stellenweise auseinander, so dass man Bilder erhält, die demjenigen mehr und mehr gleichen, die in den Zwischenwirbelscheiben zur Beobachtung kommen.

b) In den Zwischenwirbelscheiben. Vgl. Taf. 24, Fig. 3.

Hier schwillt die Chorda beträchtlich an, so dass sie schätzungsweise bis  $\frac{1}{7}$  der Scheibenbreite einnimmt. Wenn man sich die Chorda in ihrer Gesamtheit vorstellt, so erhält man jenes rosenkranzförmige Bild, das in der Literatur oft erwähnt wird. Der Ring von Knorpelgrundsubstanz, der in den Wirbelkörpern vorhanden war, fehlt, und an seine Stelle treten zirkulär orientierte Bindegewebszellen, Teile des zellreichen Bindegewebes, aus dem die Scheiben bestehen. Das Kernfeld des Chordaquerschnittes liegt wieder in der Mitte des Organes. Die Kerne sind in Haufen angeordnet, häufiger aber in Strängen, die einzelne kleinere Felder umziehen. Nach aussen von dem Kernfeld liegt eine helle Zone, in der man ausser wenig deutlichen Zellgrenzen Plasmaverdichtungen mit gezacktem Rande sieht, der Begrenzung von bläschenartigen Differenzierungen. In der verdichteten Plasmazone sowie in den von den Kernen

umschlossenen Räumen finden sich feinste Fäserchen, die innig miteinander verfilzt sind.

Wenn wir die im vorstehenden gegebenen Schilderungen überblicken, so fällt zunächst auf, dass die Kerne der Chordazellen immer in der Mitte der Chorda zusammenliegen, und dass das Zellplasma nach aussen gedrängt ist. Ich dachte daran, dass die Bilder, die ich sah, möglicherweise durch eine Schrumpfung des Plasmas hervorgerufen sein könnten, verwarf aber diesen Gedanken, weil sich sonst nirgends Schrumpfungerscheinungen zeigten, und weil die untersuchten Embryonen sämtlich tadellos konserviert waren. Vielleicht besteht ein Zusammenhang zwischen der auffallenden Kernstellung und der im folgenden Absatz erwähnten Erscheinung.

Ferner fällt auf, dass in dem plasmatischen Anteil der Chorda Zellgrenzen entweder gar nicht oder nur sehr undeutlich nachgewiesen werden können. Nun hat *Bruni* (5) die Ansicht ausgesprochen, dass bei allen Wirbeltieren die Chorda ein syncytiales Stadium durchläuft. Auch das sei erwähnt, dass vor kurzem sich *Pusanow* (26) dahin geäußert hat, bei der Eidechse stelle die Chorda vor der Verknorpelung der vertebralen Abschnitte ein Syncytium dar. Es liegt hiernach für mich nahe, auch bei den von mir bisher beschriebenen Embryonen (wenigstens bei Nr. 2—6) die Chorda als Syncytium aufzufassen. Ich möchte aber eher glauben, dass hier durch Verschmelzung der Chordazellen ein Gebilde entstanden ist, das die Bezeichnung „Symplasma“ (im Sinne *Bonnets*, 2. S. 8) verdient, also ein Gebilde, dessen Elemente nicht mehr auf der Höhe der zellulären Leistungsfähigkeit stehen. In der Tat ist ja die Chorda des Menschen ein Organ, das seiner Rückbildung entgegengeht, und dessen funktionelle Bedeutung nur gering ist. Der hohe mechanische Wert des Gallertkernes der

Zwischenwirbelscheiben ist gar nicht ausschliesslich, wie man gelegentlich hört, auf die Anwesenheit der Chordareste zurückzuführen (vgl. o. S. 514), sondern mindestens in gleichem Grade auf das in besonderer Weise modifizierte Bindegewebe, das jene umgibt.

Wenn ich soeben die Chorda junger menschlicher Embryonen als Symplasma bezeichnete, so will ich sie nicht mit so auffallenden Symplasmen auf gleiche Stufe stellen, wie man sie in vielen Plazenten findet, Symplasmen, deren Elemente weitgehende Degenerationserscheinungen zeigen. Denn die Chordazellen haben durchaus nicht ihre Lebenstätigkeit vollkommen eingebüsst, wie schon daraus folgt, dass die Chorda bei jüngeren Embryonen fortwächst, an Länge und Dicke zunimmt, und dass ihre Kerne sich vermehren. Die Kernvermehrung findet freilich nicht auf dem Wege der Mitose, sondern höchstwahrscheinlich durch Amitose statt, worauf die häufig angetroffene Reihensstellung der Kerne hindeutet.

In zwei Fällen (Nr. 1 und 2) sah ich Kerne, die möglicherweise als Kerne eingewanderter Zellen aufzufassen waren. Ob solche Zellen etwa bei der Ausbildung des späteren Gallertkernes der Zwischenwirbelscheiben eine Rolle spielen, konnte ich nicht entscheiden.

Die Frage, ob man das Gewebe der Chorda in den bisher beschriebenen Fällen als Stützgewebe bezeichnen kann, ist, wie ich glaube, zu bejahen. Die Chordazellen sind sehr reich an Plasma, das vor allem in dem die Kerne umgebenden hellen Ringe zusammengedrängt ist, und das jedenfalls imstande ist, polsterähnlich zu wirken. Besonders bei Nr. 6 erhält man den Eindruck, als habe das Gewebe die Fähigkeit zu stützen, nämlich durch die feinen filzartigen im Plasma liegenden Differenzierungen, die geeignet erscheinen, Beanspruchungen einen elastischen Widerstand entgegenzusetzen.

7. Menschlicher Embryo. 60 mm Sch. St. L. (82 Tage).  
Vgl. Taf. 24, Fig. 4.

Die knorpeligen Wirbelkörper, in die zahlreiche Markräume eindringen, sind frei von Chorda, die sich nur in den Zwischenwirbelscheiben findet. Hier zeigt sie sich in Form von unregelmässig kugelförmigen, in craniocaudaler Richtung zusammengedrückten Gebilden, die fast central (dem Canalis vertebralis nur wenig genähert) in den Scheiben liegen und von deren Breite an der Stelle ihres grössten Durchmessers etwa den 8. Teil einnehmen. Das Innere der Chorda enthält viele Bläschen von verschiedener Grösse und ist von einem dichten Gewirr feiner Fasern durchsetzt, die die Bläschen begrenzen. Das Netz ist so dicht, dass es von der protoplasmatischen Grundlage kaum mehr etwas erkennen lässt. Zu seiner Darstellung eignet sich besonders gut Färbung der Präparate mit Delafield'schem Hämatoxylin. Die runden Kerne sind anscheinend regellos verstreut, sie werden öfter durch das dichte Netz verdeckt. Die Chorda ist von einer aus Fasern bestehenden Scheide umgeben, die mit den Fasern im Inneren der Chorda, aber auch mit dem umgebenden Bindegewebe zusammenhängt, so dass ich über ihre Herkunft nach den bei diesem Embryo erhobenen Befunden keine Aussage machen kann. Linck (21) glaubt, dass die Chordascheide bei menschlichen Embryonen ein Produkt der Chordazellen ist.

8. Menschlicher Embryo. 93 mm Sch. St. L. (31½ Mon.).

Teile der Chorda finden sich nur in den Zwischenwirbelscheiben, wobei aber die äussersten Abschnitte der in craniocaudaler Richtung zusammengedrückten Anschwellungen in die Randteile der knorpeligen Wirbelkörper hineinragen. Die grösste Breite der Anschwellungen beträgt fast  $\frac{1}{2}$  der Scheibenbreite.



Der feinere Bau der Chorda zeigt im allgemeinen dieselben Verhältnisse, wie sie in dem vorigen Fall unter Nr. 7 beschrieben wurden. Auch hier sind keine Zellgrenzen nachweisbar, es finden sich verstreute Kerne, zahlreiche Bläschen und ein dichtes Netzwerk feiner Fasern. Nur drängen sich hier feinste und mittelgrosse Bläschen so in den Vordergrund, dass die Schnitte durch die Chorda oft den Eindruck erwecken, als gehörten sie zu einer Schaumstruktur. Die Scheide, von der sich an manchen Punkten die Chorda zurückgezogen hat, erscheint bei Hämatoxylinfärbung als ein schmales gezacktes Band und weist bei Cochenillefärbung reihenförmig angeordnete, tangential gestellte längliche Kerne auf.

9. Menschlicher Embryo. 190 mm Sch. St. L. (6 Mon.).

Vgl. Taf. 24, Fig. 5.

Die Chordaresten finden sich nur in den Zwischenwirbelscheiben, in Form kugeligter Massen, deren grösste Breite ungefähr die Hälfte einer Scheibe beträgt. Die Bestandteile der Chorda haben sich von der stellenweise homogenen Scheide zurückgezogen und liegen daher in einem Hohlraum, der von mässig starken Fasern durchsetzt wird, die Chorda und Scheide verbinden. Die Chordaresten selbst bestehen aus einer protoplasmatischen Grundlage mit zahlreichen Bläschen, die meist rundlich sind, oft aber auch einseitig zusammengedrückt erscheinen. Sie ist durchsetzt von einem Netzwerk feiner fädiger Differenzierungen. Die Kerne sind rund oder ein wenig in die Länge gezogen und anscheinend regellos verstreut. Zellgrenzen sind nicht erkennbar.

Noch in höherem Grade als bei den jüngeren Embryonen zeigt bei den letzten drei, Nr. 7—9, die Chorda Merkmale, die sie als Stützgewebe zu charakterisieren erlauben. Die Einlagerung der zahlreichen Bläschen und besonders des dichten Netzwerkes feiner Fasern muss dem Gewebe eine polsterähn-

liche Beschaffenheit verleihen und damit die Fähigkeit mechanischen Einwirkungen einen elastischen Widerstand entgegenzusetzen.

In den beschriebenen Fällen 7—9 stellen die Chordareste immer noch syncytiale oder, wie man vielleicht besser sagt, symplasmatische Gebilde vor (vgl. o. S. 521), die sich später in einzelne Zellterritorien zerlegen werden. Das ist für die histologische Deutung belanglos. Das geschilderte Gewebe stellt ein Stützgewebe von gemischtem oder vesiculös-fasrigem Typus dar.

Somit halte ich mich für berechtigt, die Chorda bei allen untersuchten menschlichen Embryonen (vgl. o. S. 522) als ein Stützgewebe zu bezeichnen.

Nach meiner oben (S. 511 ff.) dargelegten Auffassung ergibt sich nunmehr, dass nicht nur aus entwicklungsgeschichtlichen, sondern auch aus histologischen Gründen die Chorda als eine Bildung des Mesoderms aufzufassen ist.

Ich verkenne nicht, dass meinem Versuch, die Zugehörigkeit der Chorda zum Mesoderm aus ihrem histologischen Verhalten abzuleiten, sich leicht ein Einwand entgegenstellen lässt. Man könnte nämlich sagen, wie es in bezug auf den Chordaknorpel Pusanow (26) getan hat: die erhobenen Befunde zeigen nur, dass den Keimblättern keine spezifischen Aufgaben zufallen; das Entoderm hat nicht nur Leistungen als Darmdrüsenblatt zu erfüllen, es muss auch Stützgewebe produzieren, eben in Form der Chorda. So kann sich aber nur jemand äussern, der die primäre Zugehörigkeit der Chorda zum Entoderm von vornherein als festgestellt annimmt, und der übersieht, welche Bedeutung der Tatsache zukommt, dass, wie ich oben (S. 511 ff.) darlegte, die Keimblätter ganz bestimmte „wesentliche“ Aufgaben auszuführen haben.

---

## Literaturverzeichnis.

---

1. Bonnet, R., Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin. 1891.
2. — Über Syncytien, Plasmodien und Symplasma in der Placenta der Säugetiere und des Menschen. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. 18. S. 1 ff. 1903.
3. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl. Berlin. 1912.
4. Brachet, A., Gastrulation et formation de l'embryon chez les chordés. Anat. Anz. Bd. 27. 1905. S. 212 ff., S. 239 ff.
5. Bruni, C. A., Über die evolutiven und involutiven Vorgänge der Chorda dorsalis in der Wirbelsäule mit besonderer Berücksichtigung der Amnioten. Anat. Hefte, Abt. I. Bd. 45. 1911. S. 307 ff.
6. Fick, R., Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. I. Teil Anatomie der Gelenke. Jena 1904.
7. Gurwitsch, A., Atlas und Grundriss der Embryologie der Wirbeltiere und des Menschen. München 1907.
8. Hertwig, O., Die Lehre von den Keimblättern. Handb. d. Entwicklungslehre. Bd. I. I. Teil 1906. S. 699 ff.
9. Hubrecht, A. A. W., Die erste Anlage des Hypoblast bei den Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 3. 1888. S. 906 ff.
10. — Die Gastrulation der Wirbeltiere. Anat. Anz. Bd. 26. 1905. S. 353 ff.
11. Keibel, F., Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1889. S. 329 ff.
12. — Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. Schwalbes Morphol. Arb. Bd. 3. 1893.
13. — Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 10. 1901. S. 1002 ff.
14. — Zur Gastrulationsfrage. Anat. Anz. Bd. 26. 1905. S. 366 ff.
15. — Die Bildung der Keimblätter und das Gastrulationsproblem. Handb. d. Entwicklungsgeschichte d. Menschen. Herausg. F. Keibel u. F. P. Mall. 1. Bd. 1910. S. 49 ff.

16. Koelliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig. 1879.
17. — Über die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitzungsber. Würzb. physik.-med. Ges. 1883.
18. Kollmann, I., Die Entwicklung der Chorda dorsalis beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 5. 1890. S. 308 ff.
19. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
20. Krauss, F., Über die Genese des Chordaknorpels der Urodelen und die Natur des Chordagewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73. 1909. S. 69 ff.
21. Linck, A., Beitrag zur Kenntnis der menschlichen Chorda dorsalis im Hals- und Kopfskelet, ihrer Entwicklung in der ersten Hälfte des Fötallebens und ihrer Beziehungen zur Anatomie des Nasenrachenraumes und zur Geschwulstbildung an der Schädelbasis. Anat. Hefte, Abt. I. Bd. 42. 1911. S. 605 ff.
22. Lwoff, B., Über einige wichtige Punkte in der Entwicklung des Amphioxus. Biol. Centralbl. Bd. 12. 1892. S. 729 ff.
23. — Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Bull. de la société impér. des naturalistes de Moscou. 1894. S. 57 ff., S. 160 ff.
24. Minot, Ch. S., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen Deutsch v. S. Kästner. Leipzig. 1894.
25. Patterson, I. Th., A preliminary Report on the Demonstration of Polyembryonic Development in the Armadillo (*Tatu novem cinctum*). Anat. Anz. Bd. 41. 1912. S. 369 ff.
26. Pusanow, I., Über die Entwicklung des Chordaknorpels der Eidechse. Anat. Anz. Bd. 44. 1913. S. 262 ff.
27. Schaffer, J., Über das vesiculöse Stützgewebe. Anat. Anz. B. 23. 1903. S. 464 ff.
28. — Über das Verhältnis des Chordagewebes zum Knorpelgewebe. Anat. Anz. Bd. 37. 1910. S. 231 ff.
29. — Die Rückensaite der Säugetiere nach der Geburt, nebst Bemerkungen über den Bau und die Verknöcherung der Wirbel. Sitzungsber. Kais. Akad. Wissensch. Wien, math.-nat. Kl. Bd. 119. Abt. III. 1910. S. 409 ff.
30. Schlater, G., Über die phylogenetische Bedeutung des sogenannten mittleren Keimblattes. Anat. Anz. Bd. 31. 1907. S. 312 ff., S. 321 ff.
31. — Zur Frage vom Ursprung der Chordaten nebst einigen Bemerkungen zu den frühesten Stadien der Primaten-Embryogenese. Anat. Anz. Bd. 34. 1909. S. 33 ff., S. 65 ff.
32. Schultze, O., Grundriss der Entwicklung des Menschen und der Säugetiere. Leipzig. 1897.
33. Spee, F., Graf, Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt. 1889. S. 159 ff.
34. Studnička, F. K., Die Natur des Chordagewebes. Anat. Anz. Bd. 34. 1909. S. 81 ff.

35. Studnička, F. K., Das Gewebe der Chorda dorsalis und die Klassifikation der sogenannten „Stützgewebe“. Anat. Anz. Bd. 38. 1911. S. 497 ff.
  36. — Über „Bausubstanzen“ und die Bestandteile des Tierkörpers überhaupt. Anat. Anz. Bd. 39. 1911. S. 225 ff.
  37. Triepel, H., Einführung in die physikalische Anatomie. I. u. II. Teil. Wiesbaden. 1902.
  38. Ussoff, S. A., Vergleichend-embryologische Studien des axialen Skelets. Entochorda. Anat. Anz. Bd. 29. 1906. S. 433 ff., S. 500 ff., S. 561 ff.
  39. Williams, L. W., The Later Development of the Notochord in Mammals. The Americ. Journ. of Anatomy. Bd. 8. 1908. S. 251 ff.
-

## Erklärung der Abbildungen auf Tafel 24.

---

Fig. 1. Teil eines Längsschnittes durch die Chorda eines menschlichen Embryos von 7,3 mm St. N. L. (Beschreibung S. 517 f.).

Fig. 2. Teil eines Querschnittes durch die Chorda eines menschlichen Embryos von 27 mm St. N. L. innerhalb eines Wirbelkörpers (Beschreibung S. 519 f.).

Fig. 3. Teil eines Querschnittes durch die Chorda eines menschlichen Embryos von 27 mm St. N. L. innerhalb einer Zwischenwirbelscheibe (Beschreibung S. 520).

Fig. 4. Teil eines Querschnittes durch den Chordarest eines menschlichen Embryos von 60 mm Sch. St. L. (Beschreibung S. 523). s = Scheide.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch den Chordarest eines menschlichen Embryos von 190 mm Sch. St. L. (Beschreibung S. 524).

Die Figuren 1 und 4 sind gezeichnet mit Zeiss Apochr. 2 mm n. A. 1,3 (homogene Immersion), Comp.-Oc. 6, die Figuren 2, 3 und 5 mit Zeiss Apochr. 4 mm n. A. 0,95, Comp.-Oc. 6.

---

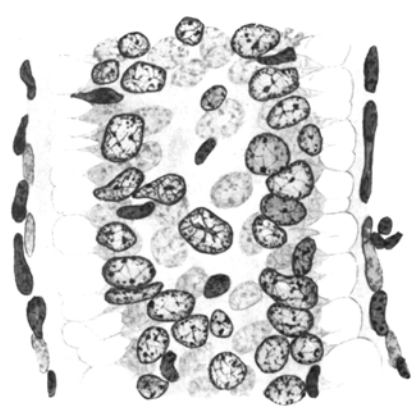


Fig. 1.

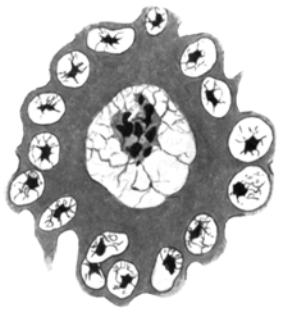


Fig. 2.

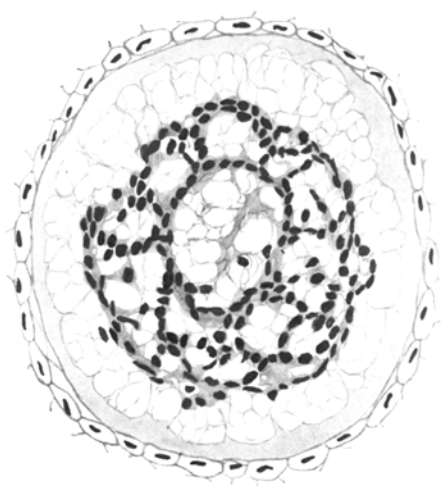


Fig. 3.

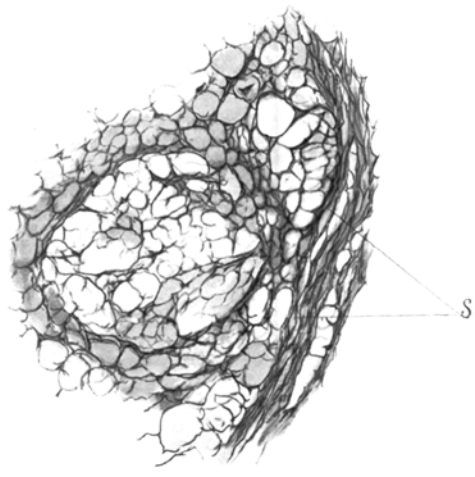


Fig. 4.

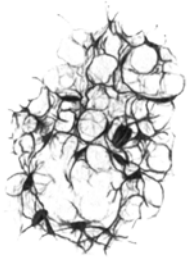


Fig. 5.