

## Archiblast und Parablast.

Von

**W. Waldeyer.**

---

Hierzu ein Holzschnitt.

---

Die jüngst erschienene Arbeit von His: „Die Lehre vom Binde-substanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten“, (Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abth. 1882, p. 62) veranlasst mich, einem lang gehegten Vorhaben Ausführung zu leihen, und meine in den letzten Jahren gesammelten Erfahrungen und neugewonnenen Anschauungen über die embryonale Bindegewebs-, Blut- und Gefässentwicklung, sowie über das mittlere Keimblatt zu veröffentlichen. Wenn ich sage „veröffentlichen“, so ist damit nicht ausgedrückt, dass ich dieselben bisher nicht kundgegeben hätte: im Gegentheil, die Zuhörer meiner Vorlesungen über Entwicklungsgeschichte, Histogenese und allgemeine Anatomie sind eingehend und genau von dem, was ich über die genannten Probleme mir zu eigen gemacht habe, unterrichtet worden. Doch dürfte es bei der grossen Bedeutung der einschlägigen Fragen, die sich nunmehr durch die Arbeiten von His, Kölliker, Götte und den Brüdern Hertwig erheblich zugespitzt haben, an der Zeit sein, Anschauungen eine grössere Publicität zu geben, die vielleicht dazu beitragen mögen, die hervorgetretenen Gegensätze zu vermitteln und auf einzelnes bisher weniger Beachtete schärfer hinzuweisen, um es in den Kreis der Discussion zu ziehen.

Daneben veranlasst mich noch ein anderes Moment zu dieser Veröffentlichung: Einzelne von den Ansichten, welche in meinen früheren Schriften, namentlich über den Eierstock und über die

Entwicklung der Carcinome, mir maassgebend waren, vermag ich nicht mehr festzuhalten. Nun mag ich nicht gern noch als Gewährsmann für Meinungen gelten, die ich seit längerem schon nicht mehr theile, und dem wünsche ich hiermit zu begegnen. Begreiflich ist es, dass ich mit dieser Selbstberichtigung zögerte; denn man soll eine nach reiflicher Prüfung gewonnene Anschauung nicht voreilig aufgeben.

Sehen wir uns näher an, um was es sich handelt: In weiterer Ausbildung und Fortsetzung der Lehren Remak's, hat His in seinem bekannten Programm: „Die Häute und Höhlen des Körpers, Basel 1865“, die Gewebe des normalen thierischen Organismus auf Grund ihrer Entwicklung schärfer zu umgrenzen gesucht. Gleichzeitig erschien Thiersch' treffliches Buch über den Epithelialkrebs und schlug auf pathologischem Gebiete dieselbe Saite an. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich von dieser Zeit her eine lebhaftere Führung des Kampfes um die Specificität der Gewebe datire, welche eine der am meisten discutirten Fragen im Gebiete der allgemeinen Anatomie und Entwicklungsgeschichte geworden ist, und weit auch in das Gebiet pathologisch-anatomischer Untersuchungen hineinreicht. Die Histogenese trat mehr und mehr in den Platz, der ihr gebührt und man sah ein, dass eine richtige Auffassung der Gewebe irgend eines anatomischen Gebildes nur auf Grund ihrer Entwicklungsgeschichte gewonnen werden könne.

In der That war auch nichts mehr geeignet in dieser Beziehung Wandel zu schaffen, als der von His geführte Nachweis, dass nicht alle zelligen Bekleidungen freier Oberflächen unter der gemeinsamen Bezeichnung „Epithelien“ in einen Topf zu werfen seien, wenn man einmal das Kriterium der Entwicklungsgeschichte walten lassen wollte. Damit wurde dem Bindegewebe ein neues Gebiet erobert; die Frage, was Bindegewebe sei oder nicht, musste jetzt viel präziser gestellt und mit anderen Hilfsmitteln, als bisher, beantwortet werden.

Gewann hiermit die Bindesubstanz an Terrain, so verlor sie es auf der anderen Seite durch Thiersch' genanntes Werk. Durch Virchow's Arbeiten waren die Bindesubstanzgewebe auf pathologischem Gebiete zu einer dominirenden Stellung gelangt, welche sie auch noch heute — und mit Recht — behaupten. So waren die Epithelien im natürlichen Gange der Dinge ein wenig in den Hintergrund gekommen, wie die zahlreichen Veröffent-

lichungen auf dem Gebiete der Lehre von den Neubildungen und der Gewebsregeneration in den letzten drei Jahrzehnten klar erweisen. Diesen Arbeiten nach zu urtheilen, gab es nicht ein Gewebe des Körpers, nicht ein Neoplasma, welches nicht frisch, frei und froh aus Bindegewebszellen und Leucocyten — diesen „Allerweltszellen“ möchte man fast sagen — wäre abgeleitet worden. Seit Thiersch für eine Gruppe der fraglos wichtigsten aller Neubildungen einen epithelialen Ursprung nachwies, begann das Blatt sich zu wenden und auch die Epithelien kamen wieder zu Recht. So befinden wir uns denn zur Zeit im histologischen Gleichgewicht; aber ein histogenetisches Concert ist darum noch lange nicht hergestellt. Denn, wenn es sich darum handelt, den embryonalen Ursprung der Epithelien einer-, der Binde-Substanzen andererseits anzugeben, so stoßen wir auf scharfe Widersprüche.

His hat in unermüdlicher Thätigkeit seine Lehre consequent weiter zu begründen und auszubilden gesucht. Sein Standpunct, wie er ihn in seiner Monographie über das Hühnchen und im „Parablast“ — so werde ich im Folgenden seine neueste Schrift kurz anführen — dargelegt hat, ist folgender:

Im Wirbelthierkörper — die Untersuchungen von His beziehen sich nur auf diesen, doch ist His, wie aus mehreren Angaben im „Parablast“ hervorgeht, der Ansicht, dass das Nachstehende auch für die Wirbellosen Geltung habe — sind zwei völlig differente Gewebsgruppen zu unterscheiden: die archiblastischen und die parablastischen Gewebe. Die archiblastischen Gewebe umfassen: Epithel-, Muskel- und Nervengewebe; dabei werden zum Epithelgewebe auch die secernirenden zelligen Elemente der ächten Drüsen gezählt, zum Muskelgewebe sämtliche contractile Elemente der glatten und quergestreiften Muskeln, zum Nervengewebe nicht nur die Nervenzellen und Nervenfasern, sondern auch die Neuroglia Virchow's und die Neurepithelien. Alle übrigen Gewebe des Körpers zählen als parablastische: Blut und die sämtlichen Binde-Substanzgewebe, d. i. fibrilläres Bindegewebe, Fettbindegewebe, pigmentirtes Bindegewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein, Cement, adenoide Binde-Substanz mit den von ihr gebildeten drüsenähnlichen Gebilden (Milz, Lymphdrüsen und Thymus). Ferner gehören hierher die Leucocyten und die Endothelien. Unter letzteren versteht man bekanntlich, seit der oben erwähnten Veröffentlichung von His (1865), continuirliche Beklei-

dungen freier Körperflächen mittelst (abgeplatteter) Bindegewebszellen. Speciell werden von His zu den Endothelien gezählt (Parablast, p. 97): die zelligen Ueberzüge der serösen Höhlen, der Gefässräume und der Gelenkhöhlen. Der Grund zur Trennung dieser beiden Gewebsgruppen ist für His vorzugsweise ein entwicklungsgeschichtlicher. His argumentirt hier folgender Weise:

Wenn die aus der Furchung des Keimes hervorgegangenen Zellen sich zu den drei bekannten Keimblättern: Epiblast, Mesoblast und Hypoblast, gruppirt haben, so sind mit diesen Keimblättern nur die archiblastischen Gewebsanlagen gegeben. Verfolgt man nämlich Schritt für Schritt die weitere Entwicklung der genannten Keimblattanlagen, so überzeugt man sich, dass der Epiblast einzig und allein in die Anlage der Epidermis, der von ihr aus gebildeten ächten Drüsen und in einen Theil des Epithels des Verdauungstractus sowie in das Nervensystem sich umwandelt; der Hypoblast lässt sich in derselben Weise zum übrigen Epithel des Verdauungstracts und der dazu gehörigen Drüsen verfolgen, während man aus dem Mesoblasten, wie er zur Zeit seiner ersten Anlage, von der hier die Rede ist, besteht, ausschliesslich die glatten und quergestreiften Muskeln, sowie die epithelialen Bestandtheile des Urogenitaltractus hervorgehen sieht. Freilich gibt der Mesoblast auch die primitive Auskleidung des Cöloms (der Seitenplattenspalte) ab; doch ist dies nur ein vorübergehender Zustand, und nach der Meinung von His, s. w. u., tritt später eine andere, bindegewebige Auskleidung des serösen Raumes an die Stelle der primären, welche nur Muskeln und Epithelien liefern soll. Man kann also — nach His — sich durch die directe Beobachtung der successive einander folgenden Entwicklungsstadien davon überzeugen, dass diejenige Summe von Zellen einer Embryonalanlage, welche unmittelbar nach Bildung der drei Keimblätter gegeben ist, nur Deck- und Drüsenepithelien, Muskeln und Nervengewebe liefert. Diese Zellen sind aber ein directes Product der Furchung des Eies und stehen so in einem näheren Zusammenhange; His fasst daher sie und ihre Derivate in eine grosse Gruppe, die der archiblastischen Zellen und Gewebe, zusammen.

Von Blut- und Binde substanz-Anlagen ist zu dieser Periode der Entwicklung noch keine Spur wahrzunehmen, und es entsteht die Frage, woher diese Gewebsanlagen stammen? His

gelangt auf Grund zahlreicher Untersuchungen an Teleostier- und Vogelembryonen zu folgender Beantwortung derselben:

Blut und Bindesubstanzgewebe entwickeln sich in einem späteren Stadium ausserhalb des Bereiches der ersten Embryonal-Anlage, und zwar aus den Elementen des sogenannten Nebendotters (weissen Dotters). Aus den weissen Dotterelementen, wie sie vornehmlich das Vogelei zeigt, entstehen Zellen vom Character der Leucocyten (amöboide Zellen); diese wandern von allen Seiten her in die vorhin erwähnte, früher entstandene archiblastische Keim-Anlage hinein und siedeln sich hauptsächlich in den Spalten und Lücken an, welche zwischen den schon vorhandenen Keimblättern sich befinden. Sobald diese wandernden Zellen sesshaft geworden sind, wachsen sie z. Th. zu sternförmigen Gebilden aus, die mittelst ihrer Fortsätze untereinander zusammenhängen und die erste noch indifferente Anlage der Bindesubstanz des Organismus darstellen; diese Zellen bilden auch die ersten Gefässwandungen. Ein anderer Theil der Leucocyten bleibt als solche bestehen, endlich andere wandeln sich zu rothen Blutkörperchen um. Das geschilderte indifferente sternzellige Bildungsgewebe sammt den Leucocyten vermehrt sich noch eine Zeit lang durch neuen Bezug vom weissen Dotter her, später aber durch fortwährende Theilung der einmal entstandenen Elemente. Die in Rede stehenden Zellen dringen, nach Ausfüllung der Lücken und Spalten zwischen den archiblastischen Gewebsanlagen, später auch in diese, d. h. in die Keimblätter selbst ein und mengen sich den Zellen derselben bei. Namentlich ist es der archiblastische Mesoblast, welcher die grösste Invasion der neu auftretenden Zellen zu erleiden hat, so dass hier bald die verschiedenen Gewebsanlagen in kaum zu entwirrender Weise gemengt werden.

So weit es nun möglich ist, dieses anfangs indifferente sternzellige und leucocytaire Gewebe in seiner weiteren Ausbildung zu verfolgen, gewahrt man, dass dasselbe nur in die genannten Gebilde des Blutes, der primären Gefässwandungen und der Bindesubstanz übergeht. Niemals sieht man eine Epithelzelle einen Axencylinder, eine Ganglienzelle, oder eine Muskelfaser daraus hervorgehen. Besonders beachtenswerth ist die Angabe von His, dass diese leucocytairen Zellen auch die definitive Auskleidung der zum Cölon gehörigen Körperhöhlen liefern. Es sollen

sich nämlich Leucocyten durch die anfangs, wie wir sahen, vom archiblastischen Mesoblasten gebildete zellige Wand des primären Coelom's hindurchdrängen, dann sich an der freien Oberfläche des Coelomspaltes ansiedeln, sich abplatten und so eine neue Wandbekleidung dieses Spaltes liefern, welche die frühere überdeckt. Wie erwähnt, nennt nun His platte Deckzellen freier Körperflächen solchen (leucocytären) Ursprungs „Endothelien“ und so wird auf diese Weise das anfangs archiblastische epitheliale Coelom später ein bindegewebiger (endothelialer) Spaltraum.

Alle diese genannten Gewebs-Bildungen haben somit wieder eine gleiche Quelle, den weissen Dotter, und zunächst die aus diesem hervorgehenden embryonalen Leucocyten; diese Quelle ist aber ganz verschieden von der der archiblastischen Gewebe; der Furchungsprocess hat mit dieser Quelle nichts zu thun, ihre Producte erscheinen später und schieben sich zwischen die bereits angelegten archiblastischen Bildungen ein, welche gewissermassen den primären Grundstock des Embryo darstellen. His fasst daher diese ebenfalls aus einer gemeinsamen, aber von der archiblastischen verschiedenen Quelle stammenden Zellen und Gewebe in eine grosse Gruppe zusammen: die der parablastischen Bildungen.

Die His'sche Lehre vom Archiblast und Parablast schafft eine tiefe Kluft zwischen den Blut-Bindesubstanzen einer- und den Myo-Neuro-Epithelgeweben andererseits. Bleiben wir zur Vereinfachung der Sache zunächst beim meroblastischen Vogelei mit reichlichem Nahrungsdotter stehen, so ist hier nach der Darstellung von His besonders klar und leicht die verschiedene Grundlage des Archiblasten und des Parablasten zu erkennen. Für den ersteren ist sie das, was sich beim Vogelei furcht, also der scheinbar vom Dotter völlig getrennte kleine protoplasmatische „Eikeim“ (Stricker), für den letzteren der Dotter, und zwar der sogenannte weisse Dotter, welcher von fast allen übrigen Embryologen als reines Nahrungsmaterial betrachtet worden ist<sup>1)</sup>. His hat aber

---

1) Einzelne, wie Balfour und Götte, machen eine Ausnahme. Ersterer hat in einer früheren Mittheilung: *The development and growth of the layers of the Blastoderm*, Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XIII. 1873, die Ansicht vertreten, dass beim Hühnchen die weissen Dotterkugeln sich direct in Hypoblastzellen umwandeln. Neuerdings spricht er sich viel

durch seine weiteren Auseinandersetzungen (s. seine Monographie über die Entwicklung des Hühnchens) die Kluft noch vertieft und völlig unausfüllbar gemacht. Indem er der Bildung des Vogeleies nachgeht, kommt er zu der Ueberzeugung, dass der Keim desselben aus einer Keimzelle des Ovariums, welche epithelialer, also archiblastischer Natur ist, hervorgehe, dass aber der weisse Dotter (so wie der gelbe) aus Leucocyten, i. e. aus bindegewebigem (parablastischem) Material sich bilde. So stecken also schon in dem Ei die beiden disparaten Gewebselemente, aus denen jeglicher Organismus sich aufbaut, darin, und, wenn das Ei zur Entwicklung kommt, liefert der archiblastische „Keim“ wieder die archiblastischen, der parablastische weisse Dotter wieder die parablastischen Gewebselemente. Sonach bleiben dieselben in der ganzen Reihe der aufeinanderfolgenden Geschöpfe für immer getrennt und haben nur räumliche, keinesfalls genetische Gemeinschaft miteinander <sup>1)</sup>.

weniger bestimmt aus (Vergl. Embryologie, übersetzt von Vetter, Bd. II. p. 144 seqq.) — Götte kann nur insofern hierher gerechnet werden, als er bekanntlich keinen scharfen Unterschied zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter annimmt und den Furchungsprocess auch auf den von den Autoren so genannten Nahrungsdotter übergreifen lässt. S. dies. Archiv X. p. 145. Ich komme später hierauf zurück.

1) Vergl. a) His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig, 1868. pag. 24—36, ferner p. 38—42, p. 74—76, p. 95—102, p. 175 ff., p. 195—203. — b) His. Untersuchungen über das Ei und die Ei-Entwicklung bei Knochenfischen, Leipzig 1873. S. besonders die pag. 37 unter Nr. 2 und 3 ausgesprochenen Sätze. — c) Lindgreen, Hj., Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida des Säugethiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. Arch. für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausg. v. W. His und W. Braune, 1877. p. 334. — In dieser, in His' Laboratorium entstandenen Arbeit findet sich p. 370 ff. eine Darstellung der His'schen Lehre vom Parablast, welche Lindgreen nach seinen Befunden geneigt ist, auch auf das Säugethier-Ei zu übertragen.

In seinen beiden neuesten Arbeiten: Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung parablastischer Zellen. Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgesch. I, 1876, pag. 274 ff., und „Parablast“, geht His des Näheren auf die Herkunft der weissen Dotterelemente nicht ein, betont aber nach wie vor die Abstammung der parablastischen Zellen von den weissen Dotterelementen. S. weiter unten.

Die Consequenzen dieser ebenso kühnen wie bestechenden Lehre sind für jegliche anatomische, pathologisch-anatomische, vergleichend-anatomische und embryologische Untersuchung hoch bedeutungsvoll; es ist hier jedoch nicht der Ort, dieselben näher zu erörtern; vielmehr ist zu prüfen, ob und in wie weit wir diesen Anschauungen zustimmen können. Dabei ergeben sich naturgemäss folgende Fragen:

1) Stammt das Blut-Bindegewebe (der Parablast) aus einer anderen Quelle als die archiblastischen, vom gefurchten Keim ableitbaren Keimblätter, bezw. deren Derivate?

2) Welches ist diese Quelle? Ist sie (bei den meroblastischen Eiern) im weissen Dotter (Nebendotter) zu suchen?

3) Ist die Entstehung des weissen Dotters (bezw. des Nebendotters) auf Leucocyten (d. h. parablastische Zellen) zurückzuführen, und gibt es im unbebrüteten Nebendotter Elemente, welche den morphologischen Werth von Zellen haben?

Ich ziehe es vor, in erster Linie an die nach dem Typus des Vogeleies geformten meroblastischen Vertebraten-Eier mit reichlichem Nahrungsdotter (Vögel, Reptilien, Selachier, Knochenfische) mich zu halten, sowie zunächst nur die Angaben von His zu berücksichtigen, um nicht zu viele Dinge gleichzeitig in der Darstellung handhaben zu müssen. Die Verhältnisse der holoblastischen Eier sollen später in einem besonderen 4ten Abschnitte abgehandelt werden. Diesem folgt ein fünfter, welcher die Eier der Evertebraten berührt, sowie eine Zusammenfassung der Ergebnisse nebst einer Besprechung der ausser His' Schriften hierhergehörigen Literatur liefert. Den Schluss bilden 6) eine Eintheilung und kurze Characteristik der thierischen Gewebe und 7) die Darlegung meiner Auffassung des mittleren Keimblattes.

## I.

Was die erste Frage anlangt, so stelle ich mich in einem gewissen Sinne, dessen nähere Bestimmung sich später von selbst ergeben wird, auf die Seite von His. Ich habe daher auch nicht viele Worte darüber zu verlieren. So weit meine Erfahrungen — besonders an Teleostier-, Reptilien-, Vogel- und Säugethier-Embryonen —



reichen, kann ich keinem Zweifel darüber Raum geben, dass die unmittelbar aus dem gefurchten Keime abstammenden Zellen, soweit sie sich an der Bildung der drei primären Keimblätter, die zunächst auf das Furchungsstadium folgen, betheiligen, nur den epithelialen, musculären und neuralen Geweben zum Ursprunge dienen. Ich müsste, um meine Beweisgründe anzuführen, genau dasselbe wiederholen, was His eingehend erörtert hat und was ich vorhin in Kürze wiedergegeben habe. Sowohl der Verfolg des primären Epiblasten, Hypoblasten und Mesoblasten bei weiter fortschreitender Differenzirung und Entwicklung der Keimblätter, als auch die ersten Spuren, die man vom Blute und solchen Anlagen, die unzweifelhaft als bindegewebige angesehen werden müssen, wahrnehmen kann, sprechen mit grosser Entschiedenheit dafür, dass die von His als parablastisch bezeichneten Gewebe örtlich wie zeitlich in anderer Weise in die Erscheinung treten, und dass sie auch in einer anderen Art aus dem Eie hervorgehen, wie das gefurchte Material. Wie das geschehe, und ob man denn im strengsten Wortsinne von einer anderen Quelle reden dürfe, ergibt sich unmittelbar aus der Beantwortung der weiteren Punkte. Ich wende mich daher sofort zur zweiten Frage.

## II.

Welches ist die Quelle der Blut-Bindesubstanzen? Ist sie im weissen Dotter (Nebendotter) zu suchen? In Beantwortung dieser Frage weiche ich von His ab. His sucht die Quelle ausserhalb des Eikeimes im weissen Dotter (Nebendotter), allgemeiner gesprochen, also in einem Bestandtheile des Eies, der, wie gesagt, bisher von fast allen Embryologen als ein einfacher Nahrungsstoff für den werdenden Embryo angesehen worden ist. Ich muss mich ebenfalls zu der Ansicht bekennen, dass der Nebendotter, der weisse sowohl wie der gelbe, ein reiner Nahrungsdotter sei und formativ nichts zur Bildung des Blut- und Bindesubstanzgewebes beitrage. Wenn nun aber die Blut-Bindesubstanzanlage weder aus dem der Furchung unterliegenden Keime, noch aus dem Nebendotter stammt, woher nimmt sie dann ihren Ursprung?

Wir müssen zur Erledigung dieser Frage auf die Bildungsgeschichte des Eies zurückgreifen: Bekanntlich sind die jüngsten Eier der meisten Thiere einfache, durch stärkeres Wachsthum ausgezeichnete Zellen des Keimepithels. — Es macht nichts wesentliches

aus, wenn es, wie Götte<sup>1)</sup>, Balfour<sup>2)</sup> und Seeliger<sup>3)</sup> angeben, häufig zu einer Verschmelzung von zwei und mehr primitiven Eizellen kommen soll; dadurch würde kein neues Element in die Eiconstitution hineinkommen. Auch lassen sich diese Vorgänge mit Weismann<sup>4)</sup> ungezwungen so deuten, dass nur eine der betreffenden Zellen eine Eizelle, die übrigen, mit ihr verschmelzenden, sogenannte „Nährzellen“ repräsentiren, auf deren Kosten die Eizelle wächst und Dotter bildet. Oft genug erhält man übrigens Bilder, die es wahrscheinlich machen, dass auch eine einfache Keimepithelzelle zu einer definitiven fertigen Eizelle auswachsen und ausreifen kann. Sobald eine Keimepithelzelle sich durch Form, Grösse und sonstigen Habitus unter ihren Nachbarn derart auszeichnet, dass man in ihr ein werdendes Ei zu erkennen vermag, nennen wir sie „Primordial-Ei“<sup>5)</sup>. Ein solches Primordial-Ei besteht nur aus hüllenlosem Protoplasma, Kern und Kernkörperchen. Im weiteren Verlaufe der Dinge gelangen nun bekanntlich die Primordial-Eier in das Innere sogenannter Graaff'scher Follikel und wachsen dort zu reifen Eiern heran. Dabei müssen, wenn wir zunächst wiederum nur das Vogel-Ei im Auge haben, zwei Dinge unterschieden werden: Einmal vermehrt sich das Protoplasma der primordialen Eizelle, sowie auch deren Kernsubstanz, das Keimbläschen wächst; dann aber treten zu diesen beiden Bestandtheilen neue hinzu, die weder Protoplasma noch Kernsubstanz werden, sondern als organisches Material in und um das ursprüngliche Eiprotoplasma sich ablagern, ohne sich mit diesem zu assimiliren: es ist das der Dotter, von dem man im Vogelei nach der Farbe eine gelbe und weisse Modification unterscheidet. Das Eiprotoplasma ist vollkommen

---

1) Götte, A., Entwicklungsgeschichte der Unke. p. 12 seqq.

2) Balfour, F. M., On the structure and development of the Vertebrate ovary. Quart. Journ. microsc. Sc. Vol. XVIII. New Ser. p. 384.

3) Seeliger: Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Wiener akad. Sitzungsber. 85. Bd., math.-naturw. Klasse. Abth. I. p. 361.

4) Weismann, A., Zur Naturgeschichte der Daphniden I. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. 27. p. 1.

5) Ich sehe hier von der Theorie Nussbaum's, dieses Arch. XVIII. p. 1. seqq. der zu Folge die jungen Eizellen als Zellen sui generis (Geschlechtszellen) präformirt seien, ab; sie ist für die folgende Darstellung auch ohne Einfluss. — Seeliger, der Nussbaums Arbeit nicht gekannt zu haben scheint, bekennet sich zu ähnlichen, alle Beachtung verdienenden Anschauungen.

lebendige organisirte Substanz; dasselbe vermag sua sponte passendes Material aufzunehmen und sich zu assimiliren, wodurch es wächst, aber in sich dabei gleichartig bleibt. Anders ist es mit dem Dotter; dieser ist zwar organisches Material, aber er wird, wie bemerkt, nicht vom Protoplasma der ursprünglichen Eizelle assimilirt, sondern bleibt für sich im Allgemeinen in der Art und Form, wie er der Eizelle zugeführt wurde, neben dem Eiprotoplasma (Keim) bestehen. Er hat keine eigene Lebensfähigkeit. Höchstens können chemische Veränderungen an ihm vorgehen, oder grössere Dotterpartikel können in kleinere zerfallen. Es ist für unsere Betrachtung hierbei zunächst gleichgültig, aus welcher Quelle der Dotter (Nebendotter, Nahrungsdotter) stammt, ob derselbe, wie ich annehme, dem Primordialeie von aussen zugeführt wird — etwa als Secret des Follikelepithels — oder ob er ein Product des Eiprotoplasmas ist, eine endogene Bildung. Im ersteren Falle wird er niemals integrierender Bestandtheil dieses Protoplasmas, im zweiten scheidet er aus dessen Verbands aus. Er nimmt dann eben so wenig mehr an den weiteren Thätigkeiten des Protoplasmas activen Antheil, als etwa das in Pflanzenzellen ausgeschiedene Stärkemehl.

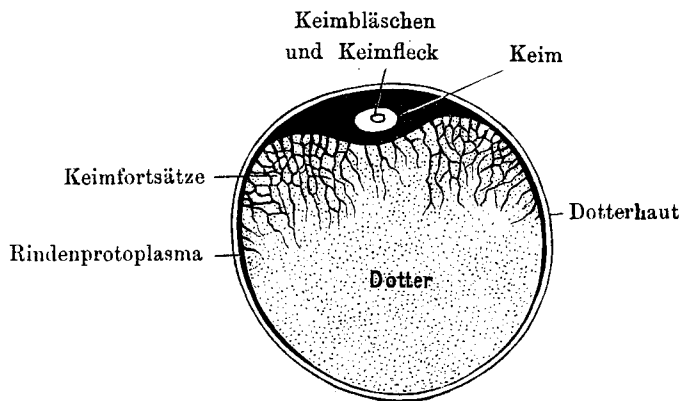
Nach meinem Dafürhalten stellt man sich das Verhalten des Dotters zum Eiprotoplasma (Keim) am besten so vor, dass derselbe in den Keim in Form kleiner Partikel eindringt, bzw. abgelagert wird, wie feinverriebene Tusche- oder Zinnoberpartikelchen in das Innere des Protoplasmaleibes fast aller thierischer Zellen aufgenommen werden können. Wir bekommen an der Hand dieses Vergleiches ein treues Bild sowohl der Entstehung der dotterreichen meroblastischen Eier, als auch der Vorgänge, wie sie sich bei der Entwicklung des Eies, insbesondere bei der Furchung, abspielen.

Die Aufnahme von Material aus dem Nahrungsdotter Seitens des Keimes zum Zwecke der Assimilation, wenn sie überhaupt vorkommt, ist jedenfalls nur eine beschränkte; das Eiprotoplasma wächst über ein relativ geringes Grössenmaas nicht hinaus. Viel weiter geht die Aufspeicherung des nicht zur Assimilation kommenden Nahrungsmaterials (Dotters) im Inneren des Eiprotoplasma's, wodurch letzteres ausgedehnt, gleichsam aufgebläht wird. Halten wir fest an dem Bilde einer mit Tuschekörnchen gefütterten Zelle, so wird der ganze Process der Aufnahme des Nahrungsdotters sich folgendermassen gestalten: Die ersten Partikel des zugeführten, nicht zur Assimilation ge-

langenden Nahrungsmaterials lagern sich inmitten des Protoplasmas der Eizelle ab, ohne deren ganzen Habitus wesentlich zu ändern; ein solches Ei mit wenig eingelagertem fremden Material wird noch den Eindruck einer gewöhnlichen einfachen, aber körnerreichen Zelle machen. Das Bild ändert sich indessen mit fortschreitender Aufspeicherung solchen nicht assimilierten Materials. Die Eizelle wird an Umfang zunehmen, ihr Protoplasma mit dem Kern — hier haben wir in der Bildung der Fettzelle ein sprechendes Beispiel — wird zum grössten Theile nach einer Seite gedrängt werden, während das Nahrungsmaterial (Dotter) sich am entgegengesetzten Pole anhäuft. Das an die Seite gedrängte, den Kern zunächst umgebende Protoplasma ist nun das, was wir mit Stricker „Keim“ der reifen Eizelle nennen. Da aber die Ablagerung des Dotters in das Innere des ursprünglichen Eiprotoplasmas geschieht, so wird letzteres zugleich auch allseitig nach der Peripherie verschoben und es wird immer um den Dotter eine dünne Protoplasmarinde gelagert bleiben, welche Alles einschliesst und in den rundlichen oder linsenförmigen Keim übergeht. Genau so ist es ja auch bei der Fettzellenbildung.

Damit ist aber alles Wichtige noch nicht erschöpft. Denken wir uns den Vorgang der Bildung der meroblastischen Eier in der geschilderten Weise ablaufen, so kann das Eiprotoplasma nicht einzig und allein auf die Stelle des Keimes, i. e. perinucleär, und auf eine dünne Rindenschicht beschränkt sein; es muss auch noch in Form zarter, netzförmig zusammenhängender Fortsätze, die von Keim und Rinde ausgehen, mehr oder weniger tief zwischen die Dotter-Elemente eindringen. Mit anderen Worten: In einem meroblastischen dotterreichen Eie sind Eiprotoplasma und Dotter räumlich nicht scharf von einander geschieden, sondern in folgender Weise unter gegenseitiger Durchdringung angeordnet: 1) Findet sich eine grössere Ansammlung mehr oder weniger unvermischten Protoplasmas perinucleär an einem Eipole (Keimpol) in Form eines rundlichen oder linsenförmigen Körpers, dieses ist der Keim (wir werden diese Partie in Zukunft immer so bezeichnen), 2) geht von den sich allmählich zuschärfenden Keimrändern eine dünne Schale von Protoplasma wie eine zarte Rinde um den ganzen Ei-Rest herum, 3) findet sich eine grössere Anhäufung fast reinen Dotters am zweiten Eipole (Dotterpol) gegenüber dem Keim, 4) gehen von der unteren, dem Dotter zugekehrten Fläche des Keimes,

so wie auch von der Rinde, zahlreiche feine Protoplasmafortsätze aus, die ein zartes Maschenwerk bilden, in welches Dotterelemente eingelagert sind. Diese Fortsätze erstrecken sich ziemlich tief in den Dotter hinein, sind am stärksten, mit engeren Maschen in der Nähe des Keimes, namentlich an dessen Rande, und werden um so feiner, mit weiteren Maschen, je tiefer sie in den Dotter eintauchen. Ich bezeichne im Folgenden diese Fortsätze als „Keimfortsätze.“ Man kann sich von dem geschilderten Verhalten an feinen gut tingierten Schnitten durch die Eier von Vögeln, Reptilien und Teleostiern überzeugen und verweise ich in dieser Beziehung namentlich auch auf die Angaben von Balfour und Alex. Schultz für Selachier, s. w. unten. — Der hier beigegebene Holzschnitt gibt das Schema eines meroblastischen Eies, wie ich es nach meinen Befunden mir vorstellen muss.



Schema eines meroblastischen Eies. (Die Dotterhaut ist, um sie in der Figur hervortreten zu lassen, in einem kleinen Abstände von dem Rindenprotoplasma gezeichnet.)

Dieses wichtige, bislang, wie mich bedünkt, namentlich bezüglich der Keimfortsätze noch nicht hinreichend gewürdigte Structur-Verhältniss kommt für den Ablauf des Furchungsprocesses in erster Linie in Betracht, und gibt den Schlüssel zur richtigen Erklärung der verschiedenen Furchungsformen, so wie zum Verständniss der Trennung archiblastischer und parablastischer Embryonal-Anlagen. — Hierzu kommt noch ein

Moment: Die active Theilungsfähigkeit ist die vornehmste, am meisten charakteristische Eigenschaft des lebenden Zellprotoplasmas. Wir kennen in der ganzen organischen Welt kein Beispiel, dass etwas anderes als lebendes Zellprotoplasma oder lebende Kerne sich in der Weise theilen könnte, dass daraus neue lebende Zellen mit Kernen hervorgingen. — Alle Erscheinungen der Eifurchung, und ich mache besonders auf die karyokinetischen Figuren aufmerksam, lehren aber, dass die Furchung des Eies mit einer Zelltheilung sich vollkommen deckt. Deshalb darf man auch unbedenklich den Rückschluss machen, dass dasjenige, was die Furchung des Eies eingeht, activ die Furchung einleitet, das Protoplasma des Eies sammt dem Eikern sei.

Denken wir uns nun ein meroblastisches Ei wie das des Huhnes, was wird bei der Furchung geschehen müssen, wenn wir die vorhin geschilderte Vertheilung von Eiprotoplasma und Dotter berücksichtigen und dabei als unanfechtbaren Grundsatz festhalten, dass die Furchung, bezw. Theilung, nur vom Protoplasma ausgeht? Zunächst wird der Theil des Protoplasmas der Eizelle sich theilen, welchen wir als „Keim“ bezeichnet haben. Er stellt ein fast vollkommen reines, unvermengtes Protoplasma dar und umgibt zunächst den Kern, welcher ja nach allen neueren Erfahrungen eine so hervorragende Rolle bei der Theilung spielt. Ziehen wir das Ergebniss aus den Schilderungen des Furchungsprocesses, wie sie für meroblastische Eier durch Coste, Remak, Oellacher, Kölliker, His, Stricker, Götte, E. van Beneden, van Bamberke, Balfour u. A. gegeben worden sind, und wie ich ähnliche Beobachtung selbst an Knochenfischen angestellt habe, so stimmen Alle darin überein, dass: 1) die Furchungserscheinungen in erster Linie am Keim auftreten, 2) die Theilung des Protoplasmas rascher in den oberflächlichen Schichten erfolgt, als in den tieferen, dem Dotter näheren, 3) aus dem so gewonnenen jungen Zellenmateriale die drei primären Keimblätter (Götte's beide „Keimschichten“) gebildet werden.

Mit His bezeichne ich nun dieses unmittelbar aus der Furchung des Keimes hervorgehende Zellenmaterial als den Archiblast und stimme, wie gesagt, mit His vollkommen darin überein, dass daraus nur die Anlagen der vorhin aufgezählten archiblastischen Gewebe hervorgehen, aber weder Blut noch Bindesubstanz. Bezüglich

des Ursprunges dieses letzteren Gewebsmaterials weiche ich aber von His nicht unerheblich ab.

Meinen Untersuchungen zufolge stammt das Blut und das Bindegewebe in allen seinen Varianten aus demjenigen protoplasmatischen Materiale des Eies, welches noch ausser dem „Keime“ vorhanden ist, d. h. also aus dem Rindenprotoplasma und aus den in den Dotter eingesenkten Protoplasmafortsätzen, den „Keimfortsätzen“, wie ich sie genannt habe. Die Entwicklung dieser Theile zu Zellen verläuft, wie zunächst übersichtlich angegeben werden mag, in nachstehender Weise:

Wann die Furchung des Keimes abgelaufen ist, beginnen sich auch die Keimfortsätze und das Rindenprotoplasma in Zellen zu zertheilen; diese Zellen sind kleiner als die des gefurchten Keimes und liegen natürlich anfangs unterhalb des Keimes, namentlich an dessen Randtheilen, in dem hier befindlichen (weissen) Dotter zerstreut, sowie an der Dotterrinde. Dass hier eine Zellenbildung Platz greift, erkennt man zunächst (an feinen, gut gefärbten Durchschnitten) an dem Auftreten von scheinbar freien Kernen zwischen den Elementen des weissen Dotters. Besonders leicht ist das bei Knochenfischen zu sehen, und ist das ja auch hier schon wiederholt beschrieben worden <sup>1)</sup>. So weit ich die Sache verfolgt habe, treten nun niemals nackte Kerne auf, sondern dieselben sind stets von einem, wenn auch geringen Protoplasmaleibe umgeben. Niemals konnte ich mich ferner davon überzeugen, dass die Kerne oder das dieselben umgebende Zellprotoplasma aus den Elementen des weissen Dotters hervorgingen, oder zuerst im Innern von Dotterkugeln (Dotterzellen nach His) erschienen wären.

His beschreibt neuestens (Parablast) den Vorgang, wie er ihn sich vorstellt, zwar nicht eingehend, doch finden sich Aeusserungen, welche klar stellen, dass er bis zur Stunde an seinen früheren Ansichten festhält. Um dies zu constatiren, führe ich Nachstehendes (Parablast pag. 33) wörtlich an: „Wir haben im Keimwall des Knochenfischeies eine Bildung, welche dem organisirten Keimwall des Vogeleeies wohl an die Seite gestellt werden kann. Dieser besteht zur Zeit seiner vollen Ausbildung aus einem Protoplasmanetz, dessen untere Fläche dem Dotter aufliegt und in dessen Innerem Dotterbestandtheile, Dotterkörner und weisse Dotterkugeln

---

1) Vergl. weiter unten die Besprechung der Literatur (Abschnitt V).

(Keimwallkugeln) enthalten sind. Aus letzteren (also aus den weissen Dotterkugeln [m.]) entstehen dann weiterhin parablastische Zellen, welche an der oberen Fläche des Keimwalls hervortreten und sich zu einer zusammenhängenden Platte, dem Gefässblatt, sammeln“.

Die eingehendsten Schilderungen der Entstehung der parblastischen Zellen aus dem Dotter, auf welche His im „Parablast“ kurz recurriert, und an denen er, dem eben angeführten zufolge, bis zur Stunde festhält, finden sich in den schon citirten beiden Abhandlungen: „Der Keimwall des Hühnchens etc., Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, I. 1876. p. 274 ff.“, und „Untersuchungen über das Ei und die Ei-Entwicklung bei Knochenfischen, Leipzig 1873.“ Namentlich die erste Publication lässt klar sehen, wie His sich den Vorgang denkt. Ehe wir des Näheren auf diese Darstellung eingehen, ist jedoch hervorzuheben, dass man bei His nirgends eine eingehende Angabe darüber findet, wie beim reifen unbefruchteten Hühnereie die Abgrenzung des Keimes (Hauptdotters His) gegen den zunächst angrenzenden weissen Dotter sich gestaltet. Es ist zwar wiederholt die Rede von körnigen Massen, welche in den Keim eingelagert seien, auch davon, dass weisse Dotterelemente in ihn sich eindrängen<sup>1)</sup>, woraus natürlich wieder folgt, dass auch Keimmassen zwischen den angrenzenden Dotterelementen eingeschoben liegen müssen; doch wird auf alles dies kein Gewicht gelegt. His verweilt vorzugsweise bei der Beschreibung des bereits in der Entwicklung begriffenen Hühnereies und schildert hier allerdings zweierlei Arten von Fortsätzen, die vom gefurchten Keime aus gegen den unterliegenden Nahrungsdotter vordringen: die subgerminalen Fortsätze und die Protoplasmafortsätze im Keimwall<sup>2)</sup>. Die subgerminalen Fortsätze haben mit dem hier zu

---

1) Vgl. z. B. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig, 1873. pag. 29.

2) Bekanntlich versteht His unter „Keimwall“ diejenige weisse Dottermasse des Hühnereies, auf welcher der Rand der Keimscheibe, d. i. des gefurchten Keimes, gelagert ist. Weisser Dotter findet sich hier besonders stark angehäuft und sollen hier vorzugsweise die Parablastzellen gebildet werden.



Besprechenden Nichts zu thun; es sind kleine aus Zellen bestehende Stränge, welche von der Unterfläche des gefurchten Keimes, der Keimscheibe, ausgehen. Anders steht es mit den Protoplasmafortsätzen im Keimwalle. Von diesen heisst es (l. c. Zeitschr. für Anat. und Entw.-Gesch. I. 1876. pag. 275): „Nach meinen früheren Darlegungen — His bezieht sich hier auf sein citirtes Werk über die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei — liegt der Rand der Keimscheibe nach Ablauf der Furchung auf einer Schicht weissen Dotters, dem von mir sogenannten Keimwall auf. Während der ersten Zeit der Bebrütung entsendet die untere Schicht jenes Randtheiles Fortsätze zwischen die Elemente des Keimwalles, so dass diese grossentheils in ein Gerüst archiblastischen Protoplasmas eingeschlossen werden. Was vom weissen Dotter ausserhalb des Durchwachungsgebietes verbleibt, fällt binnen Kurzem dem Zerfall anheim. In den Dotterkugeln dagegen, welche in den Keim sind aufgenommen worden, entstehen Zellen, theils einzeln, theils in Haufen. Sie treten zu gefässbildenden Netzen zusammen und aus grösseren Haufen derselben entwickeln sich die, schon älteren Beobachtern bekannten Blutinseln.“

Wie man sieht, lässt His diese seine Protoplasmafortsätze erst während der ersten Zeit der Bebrütung in den Nebendotter eindringen, während meine Keimfortsätze schon am unbefruchteten Eie vorhanden sind. Dennoch glaube ich, dass wenigstens ein Theil derselben mit His' Protoplasmafortsätzen identisch sein mag. Keineswegs will ich in Abrede stellen, dass mit der Bebrütung Veränderungen im weissen Dotter und mit den Keimfortsätzen eintreten, vermöge derer ein festeres Ineinandergreifen beider Elemente sich ergibt, so dass man, wie His richtig schildert, an bebrüteten Keimscheiben einen festeren Zusammenhang der Elemente des Keimwalles unter sich und des Keimwalles mit der Keimscheibe findet, als vor der Bebrütung; aber, meinen Untersuchungen nach sind solche Protoplasmafortsätze, die vom Keim ausgehen und sich in den Nebendotter erstrecken, schon vor der Befruchtung im reifen Eierstockseie vorhanden, und darauf lege ich besonderes Gewicht. Ihr Vorhandensein erklärt sich, wie vorhin geschildert, aus dem Modus der Entwicklung des Eies. Vielleicht mögen sich die Keimfortsätze bei der Bebrütung stärker entwickeln, durch Nachschub von Seiten des Keimes, und mögen weiter in den Dotter vordringen.

Was wird nun aber aus diesen Protoplasmafortsätzen? His sagt darüber, p. 285 l. c., folgendes: „Frühzeitig bildet, wie wir gesehen haben, das interglobuläre Protoplasma eine, den Keimwall nach abwärts abschliessende Schicht. Diese Schicht gewinnt an Mächtigkeit, gliedert sich in einzelne Zellenterritorien und, in eben dem Maasse, als die Keimwallkugeln anderweitige Verwendung finden, tritt sie in den Vordergrund. Als Endresultat der beiderseitigen Umbildungen verbleibt, einmal die Schicht der Gefässe und ein ihr von unten her anliegendes einschichtiges Epithel, dessen grosse Zellen stets mit Tropfen von gelbem Dotterfett reichlich durchsetzt sind. Eine Verwechslung dieser Zellen mit den früher vorhandenen Keimwallkugeln (His meint damit die Elemente des weissen Dotters im Keimwalle) kann nur dem Unerfahrenen begegnen. Sollte sich Jemand mit den übrigen Untersuchungsmerkmalen nicht begnügen, so mag er die Zellen des Dottersackepithels mit Wasser aufschwemmen und er wird finden, dass sie im Gegensatz zu den schweren Keimwallkugeln zur Oberfläche emporsteigen.“

Man muss aus dieser Darstellung wohl schliessen, dass His seine Protoplasmafortsätze zu Hypoblastzellen, also zu archiblastischen Elementen, werden lässt, denn dahin gehört ja das Dottersackepithel. Es ist hier übrigens nur die Rede von demjenigen Protoplasma, welches den Keimwall nach abwärts abschliessen soll; ob sich diejenigen Protoplasmastränge, welche sich zwischen den Keimwallkugeln befinden, — His bildet Taf. XIII. l. c. Fig. 15 und 16 auch solche interglobuläre Stränge ab — ebenfalls zu Hypoblastzellen umbilden, erfahren wir nicht.

Die Parablastzellen leitet His mit grösster Bestimmtheit nicht von diesen Protoplasmafortsätzen, sondern von den Elementen des weissen Dotters, seinen Keimwallkugeln, ab. Letztere schildert er, l. c. p. 281, als kuglige Gebilde mit starkem, selbst doppeltem dunklen Contour und einem oder mehreren Inhaltskörpern versehen; sie verhalten sich wie mit Flüssigkeit gefüllte Säcke (p. 280); Druck bringt sie leicht zum Platzen. Sie werden, im Gegensatze zu archiblastischen Zellen und den Protoplasmafortsätzen, nicht durch Fuchsin, wohl aber selbst durch schwache Jodlösungen gefärbt. — Von der zweiten Hälfte des ersten Bebrütungstages ab sollen im Innern der genannten Kugeln Haufen einer feinkörnigen schwach gelbroth gefärbten Substanz auftreten, in welcher weiterhin

helle Flecke und schärfer abgegrenzte Kerne wahrnehmbar werden. His führt dann fort (p. 282 l. c.): „Wir haben mit andern Worten eine Zellenbildung innerhalb der Dotterkugeln. Die also gebildeten Zellen sind die Anlagen für das Blut und für die endothelialen Gefässröhren.“ Die Protoplasmaballen im Innern der Dotterkugeln sollen von 10—40  $\mu$  Grösse wechseln; dann, in den höheren Schichten des Keimwalles, sehe man Nester kleinerer „Zellen“ in den Kugeln; diese Zellen werden dann frei und entsenden bald Ausläufer (p. 283).

Die Art, wie nun das körnige Protoplasma im Inneren der Dotterkugeln (Keimwallkugeln) sich bildet, schildert His auf Grund seiner Befunde weiter mit Folgendem (pag. 284): „Durch Zerfall grösserer Dotterkerne (als solche betrachtet His die erwähnten Inhaltskörper der Keimwallkugeln) bilden sich innerhalb der Keimwallkugeln Haufen von Dotterkörnern, und aus deren weiterer Umbildung entsteht das neue aus Kern und körnigem Protoplasma bestehende Gebilde. Die Dotterkerne würden sonach mit ihrem chemischen Material an der Bildung des neuen Kernes und der neuen Zelle theilnehmen; nicht aber in morphologischer Continuität mit den neuen Kernen stehen.“

Es handelt sich somit nach His bei diesem Vorgange 1) um eine intracelluläre (endogene) Entstehung von Zellprotoplasma aus kernartigen Gebilden, 2) um eine generatio spontanea neuer Kerne in diesem Protoplasma. Dieser Vorgang der Zellenbildung ist ein so eigenthümlicher, in keiner Weise anderswo beobachteter, dass wir schon desswillen unsere Zweifel nicht unterdrücken können, umsoweniger, als die neueren Erfahrungen keineswegs, wie His damals (1876) — s. pag. 284 — mit einem gewissen Rechte noch sagen konnte, die Möglichkeit einer Entstehung von Kernen als Ausscheidungen eines zuvor gelösten Materiales gestützt haben. Konnte doch einer der besten Kenner dieser Dinge, Flemming, schon den kühnen Satz als höchst wahrscheinlich aufstellen: „*omnis nucleus e nucleo*,“ indem er dies Dictum in rein morphologischem Sinne fasste <sup>1)</sup>.

Ich habe hier die Darstellung von His, wie er sie im Jahre 1876 — und es ist das die eingehendste — gegeben hat, mit

---

1) Flemming, W., Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung. Dieses Archiv VIII. 347 (363).

Ausführlichkeit aufgenommen, um meine Bedenken Schritt für Schritt anknüpfen zu können.

Zunächst vermisste ich jeden strengen Beweis dafür, dass die Inhaltskörper der Dotterkugeln Kerne seien. Dass sie Nuclein liefern, wie Miescher dargethan hat, und His für seine Deutung verwerthete, beweist, streng genommen, nicht viel, da das Nuclein als eine weit verbreitete Substanz bekannt geworden ist<sup>1)</sup>. Die starke Tinctionsfähigkeit kann hier auch nicht als Beweismittel angeführt werden. Das, was man neuerdings als besonders charakteristisch für Kerne kennen gelernt hat, die eigenthümlichen Kerngerüste und ihr Verhalten bei Theilungen, ist noch von Niemandem bei den fraglichen Inhaltskörpern der Keimwallkugeln beobachtet worden.

Wenn weiterhin His in den Keimwallkugeln eine körnige Trübung auftreten sieht und körniges protoplasmaähnliches Material mit gleichzeitigem Schwinden der Inhaltskörper, so bedeutet das zunächst doch wohl nur einen Zerfall der Inhaltskörper. Es liegt nahe anzunehmen, dass so etwas unter dem Einflusse der Bebrütung und der erwachenden Wechselwirkung zwischen Keim und Dotter geschehe, wenigstens viel näher, als an eine endogene Zellenbildung zu denken. His selbst gesteht offen ein, pag. 284, dass es ihm beim Lachsei nicht gelungen sei, „eine morphologische Herleitung der im Keimwall auftretenden parablastischen Zellen aus Zellen der Dotterrinde und ihrer Kerne aus Dotterkernen zu erreichen, dass aber auch dort mit Auflösung der Dotterkerne ein Material entstehe, innerhalb dessen neue Zellen

---

1) Die neueren Untersuchungen von Kossel (Zur Chemie des Zellkerns, Zeitschr. f. physiol. Chemie VII. 7, 1882) zeigen zwar, dass kernreiche Organe und Gewebe auch am meisten Nuclein enthalten; aber auch die Milch enthält Nuclein (Kossel, Untersuchungen über die Nucleine und ihre Spaltungsproducte, ebenda, 1881), und die neuesten Untersuchungen über deren Secretion — s. Jakowski, Sitzungsber. der mathem.-naturw. Klasse der Akad. der Wissensch. in Krakau VII. 1880 und Partsch, Ueber den feineren Bau der Milchdrüse, Dissert. Breslau 1880 — machen es nicht wahrscheinlich, dass Kernbestandtheile in die Milch übergehen. Freilich soll nicht verschwiegen werden, dass nach den älteren Ansichten über die Milchsecretion, sowie nach Rauber „Ueber den Ursprung der Milch etc.“, Leipzig 1879, Letzteres wohl der Fall sein kann; aber dann müssten die Kerne in der Milch als völlig in Trümmer zerfallen gedacht werden. Keinesfalls können wir sagen, dass das Nuclein die Anwesenheit von Kernen darthue.

mit neuen Kernen entstehen.“ Man wird mir zugeben, dass dieser letzte hier gesperrt gedruckte Passus etwas unbestimmt lautet. Sicherlich, meine ich, müssten die Beweise für eine so einschneidende Behauptung, wie die von His aufgestellte, zwingendere sein, um die Zweifelnden zu überzeugen.

Wir erfahren somit über die Herkunft derjenigen Gebilde, welche für den Zellencharacter geradezu entscheidend sind, der Kerne, so gut wie Nichts. His muss sich mit der Hypothese begnügen, dass dieselben frei entstünden.

Mit dem Gesagten möchte ich keineswegs die His'schen Beobachtungen als den Thatsachen nicht entsprechend hingestellt haben; ich vermag mich nur mit deren Interpretation und den Folgerungen, die daraus gezogen werden, nicht zu befreunden. So gebe ich zu bedenken, dass, wenn thatsächlich im Inneren von Keimwallkugeln kernhaltiges Protoplasma gesehen worden ist, dasselbe bei der grossen amöboiden und locomotorischen Beweglichkeit embryonaler Zellen leicht von aussen, zunächst von den Keimfortsätzen her, hineingelangt sein kann. In erster Linie wird man sich, sobald Kern- und Zellbildungen verfolgt werden sollen, an das vorhandene Protoplasma halten müssen, und das ist ja nach His' eigener Angabe reichlich zwischen die Keimwallkugeln eingelagert. So ist es ferner leicht möglich, dass die von His als Keimwallkugeln mit umgebendem Protoplasmahofe beschriebenen und abgebildeten Dinge zum Theil als Zellen zu deuten sind, die eine Dotterkugel in sich aufgenommen haben. Unter solchen Umständen kann wohl der Anschein entstehen, als verdankten später an Stelle eines solchen Gebildes liegende Zellennester ihren Ursprung der Dotterkugel. Immerhin liegen, wie man bei genauer Ueberlegung sieht, eine Reihe von Möglichkeiten vor, welche für die His'schen Befunde eine andere Deutung zulassen, und sind ferner die Befunde selbst noch nicht lückenlos genug, um uns die Entstehung von Zellen aus weissen Dotterkugeln annehmbar erscheinen zu lassen.

Ich benutze diese Gelegenheit, um auch an die Argumente zu erinnern, welche Disse<sup>1)</sup> gegen die in Rede stehende Auffassung von His vorgebracht hat. Letzterer sucht zwar (Parablast

---

1) Disse, J., Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefässe im Hühnerei. Dieses Arch. Bd. 16. p. 572 ff.

p. 77) diese Einwände dadurch zu entkräften, dass er die Gebilde, welche Disse bei unbebrüteten Eiern und im unbefruchteten Dotter als protoplasmaführenden Keimwallkugeln ähnliche Elemente beschrieben hat, zwar anerkennt, jedoch behauptet, dass ihr Inhalt keineswegs zellenbildendes Protoplasma sei. Das Aussehen der mit zellenbildendem Protoplasma versehenen Keimwallkugeln sei ein so charakteristisches, dass man sie nicht mit anderm verwechseln könne. Disse habe eben nicht an frischen Präparaten untersucht. Letzterer Einwand ist nun nicht stichhaltig, da unter anderem aus der Erklärung der Fig. 22 von Disse ohne weiteres hervorgeht, dass er die Untersuchung frischer Präparate nicht vernachlässigt hat, wie auch aus einer früheren Arbeit (dieses Arch. XV. pag. 67) ersichtlich ist, wo ein beträchtlicher Theil der Vergleichung frischen Dotters mit Dotter-Chromsäurepräparaten gewidmet ist. Ausserdem erscheint es mir bedenklich, wenn His zur Stütze seiner Ansicht so sehr die Untersuchung des frischen Dotters betont, als ob man an gehärteten Präparaten kein Urtheil darüber gewinnen könne, ob etwas Protoplasma sei oder nicht. Die verschiedenen von Disse angeführten Untersuchungsverfahren müssen sicherlich ebenso gut wie das frische Object ein Urtheil darüber gestatten. Endlich ist das von His gerade bestrittene Argument Disse's bei weitem nicht dessen einziger und gewichtigster Einwand. — Uebrigens hat bis jetzt fast Niemand der His'schen Parablastlehre Erwähnung gethan, ohne seinen Bedenken gegen die Herkunft von Zellen aus weissen Dotterkugeln Raum zu geben. So viel ich weiss, ist v. Török<sup>1)</sup> der Einzige, dessen Angaben für His ausfallen. Er will bei Siredon Zellkerne aus Dotterplättchen hervorgehen lassen und sagt dann weiter, l. c. 778, dass unter Umständen Kerne zu vollständigen Zellen sich umbilden können.

Ich kann nicht umhin, hier einiger Aeusserungen noch besonders zu gedenken, welche wir bei His in dessen jüngster Publication (Parablast pag. 70, 78 und 83) finden, da in ihnen möglicherweise die Brücke zu einer Verständigung gesehen werden darf. Pag. 70 sagt His: „Dabei bitte ich ferner zu beachten, dass der principielle Schwerpunkt der Entscheidung, von histiologischer Seite genommen, nicht darin liegt, ob die Bindesubstanz-

1) Török, A. v., Ueber formative Differencirungen in den Embryonalzellen von Siredon pisciformis. Dieses Archiv XIII, 756 (772).

anlage aus dem gefurchten oder dem ungefurchten Keime stammt, sondern darin, ob sie überhaupt unter anderen Bedingungen entsteht, als die Anlagen der übrigen Theile.“ — Pag. 78 wird nunmehr ausdrücklich der Schwierigkeit Rechnung getragen, welche die neueren Erfahrungen über Kernstructur bezüglich der Deutung der Inhaltskörper der Dotterkugeln als Kerne entstehen lassen. Wenn aber His jetzt anerkennt, dass man die Inhaltskörper nicht als Kerne mehr gelten lassen könne — die Restriction „ohne Weiteres“ will dabei wohl nicht viel sagen —, so fällt eine der wichtigsten Stützen seines ganzen Gebäudes weg, wie Jeder zugeben wird, der die früheren Arbeiten von His genauer studirt hat. Besonders werthvoll für meine Auffassung der Dinge erscheint mir aber der p. 83 (Parablast) enthaltene Satz: „Ein einheitliches Bild von der Entstehungsgeschichte der parablastischen Zellen zu entwerfen, ist zur Zeit noch nicht möglich. Für das Huhn vertrete ich die Bildung der neuen Zellen innerhalb von Dotterkugeln, die vom Protoplasma des Keimwalles umwachsen worden sind. Aehnliche Verhältnisse scheinen bei Reptilien und bei den Plagiostomen vorhanden zu sein. Hält man damit die allerdings noch fragmentarischen Beobachtungen an Amphibien und an Cyklostomen zusammen, so tritt uns als gemeinsame Erscheinung bei der Bildung parablastischer Zellen die Concurrenz von Dotterkörpern und von Protoplasma entgegen.“

Dieser letzte, hier gesperrt gedruckte Satz lässt, so scheint es, eine Rückzugslinie von den Dotterkugeln zum vorhandenen Ei-Protoplasma offen. Ich bekenne mich auch zu dieser Concurrenz, fasse sie aber so, dass ich in dem zwischen den Dotterkörpern vorfindlichem Protoplasma das ausschliessliche formative Material für die Parablastzellen erblicke, während die Dotterkörper, wie allen übrigen Embryonalzellen, so auch den Parablastzellen ernährendes Material liefern, auf dessen Kosten sie wachsen und sich vermehren können. Wie His sich die „Concurrenz“, von der in seinen früheren Veröffentlichungen keine Rede war, denkt, ist nicht näher angegeben.

Nachdem im Vorstehenden gezeigt wurde, dass die von His beigebrachten Beweise nicht ausreichen, um seine Lehre von der Herkunft der Parablastzellen aus Dotterkugeln sicher zu stellen, sind nunmehr die Thatsachen beizubringen, welche für die von mir vertretene Ansicht sprechen.

In erster Linie gehört hierher das auch von His zugegebene thatsächliche Vorhandensein solcher Protoplasmafortsätze, die mit dem Keim zusammenhängen; das Material also, aus welchem neue Zellen, mehr oder weniger unabhängig vom Keim, entstehen können, ist da. Ferner kann man leicht nachweisen, dass nach abgelaufener Furchung in diesen Keimfortsätzen Kerne auftreten, welche also von einer geringen Menge Protoplasma, eben dem der Keimfortsätze, umgeben sind. Ich habe nicht nöthig, dieses Factum noch durch Abbildungen zu erhärten, indem ich einfach auf die in reichlicher Zahl bereits vorhandenen verweise. Vor allen nenne ich die Figuren von Disse, z. B. Fig. 9 und 10, Taf. 27, Bd. XVI dieses Archivs. Disse lässt zwar nicht, wie ich es hier thue, das Protoplasma für diese Kerne aus Keimfortsätzen hervorgehen, sondern meint seine Bilder so erklären zu sollen, dass mit der Bebrütung Dotterelemente in den Randwulst des gefurchten Keimes hineingelangen. Damit wandle sich der ursprünglich rein aus Furchungszellen bestehende Randwulst in ein Gemisch von Furchungszellen und Dotterelementen um, und entspreche dann dem Keimwalle, wie ihn His beschrieben hat. Somit entstünden die im Keimwalle vorfindlichen Zellen nicht aus einem protoplasmatischen Material, welches schon von früher her im Keimwalle steckte, sondern sie gelangten erst vom gefurchten Keim aus hinein. Dieser Erklärung der Befunde vermag ich mich indessen nicht anzuschliessen. Die Keimfortsätze zwischen den Dotterelementen sind da, ehe man Kerne oder Zellen im Keimwalle sieht. Für ein Einwandern von Dotterelementen zwischen die Randwulstzellen hat Disse keine hinreichenden Beweise beigebracht. Mir scheint somit, nach Zurückweisung der Ansicht von His, keine andere Erklärung der nicht anzufechtenden Thatsache, dass nach der Furchung des Keimes im Keimwalle interglobulär gelagerte Zellen der Art vorhanden sind, wie Disse sie vortrefflich beschrieben hat, möglich, als die, dass diese Zellen eben aus dem interglobulären Protoplasma hervorgehen. Dass aus diesem Protoplasma Zellen hervorgehen, lässt ja auch His gelten, nur weist er sie dem Hypoblasten zu und gibt keine Auskunft darüber, woher die Kerne derselben stammen. Was die Abstammung der Kerne betrifft, so bin ich der Ansicht, dass sie aus derselben Quelle abzuleiten sind, wie die Kerne der Furchungszellen, mit anderen Worten: dass sie durch successive Theilung des Furchungskernes (O. Hertwig)



entstehen. Indem der mit stetiger Kerntheilung einhergehende Furchungsprocess endlich die Randschichten des Keimes erreicht, geht er einfach von diesen Randbezirken continuirlich auf die hier wurzelnden Keimfortsätze über, und so erklärt es sich, dass auch hier Kerne auftreten; es sind letztere eben successiv weiter rückende Theilkerne der zunächst benachbarten Zellen des gefurchten Keimes; eine scharfe Grenze zwischen Keim und Keimfortsätzen gibt es ja nicht. Entsprechend der geschilderten Vorstellung glaube ich die in Rede stehenden, aus den Keimfortsätzen durch ein nachträgliches Hintübergreifen des Furchungsprocesses hervorgehenden Zellen als „secundäre Furchungszellen“ bezeichnen zu sollen. Natürlich ist es nicht leicht, zwischen den grossen Dotterkugeln einen Kern in flagranti bei der Theilung zu beobachten; dass aber die Sache so verlaufe, dafür spricht sehr beredt der Umstand, dass die ersten secundären Furchungskerne und Zellen immer in unmittelbarer Nähe des gefurchten Keimes, d. h. an der Wurzel der Keimfortsätze, auftreten. Ich kann ferner auf die von Balfour<sup>1)</sup> abgebildeten Theilungsfiguren solcher scheinbar nackt im Dotter steckender Kerne verweisen.

Dass die secundären Furchungszellen in der geschilderten Weise aus dem interglobulären Protoplasma und nicht aus den weissen Dotterkugeln hervorgehen, dafür scheinen mir endlich selbst die von His gegebenen Abbildungen zu sprechen. Man betrachte nur Figur 15 und 16 Tafel XIII, Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte I. 1876, und man wird zugestehen, dass die dort gezeichneten sternförmigen Keimwallzellen sich viel ungezwungener aus den interglobulären Keimfortsätzen (Protoplasmafortsätzen His) ableiten lassen, als aus den Dotterkugeln, bzw. deren rundlichen Inhaltskörpern, wie sie die Abbildung zeigt.

Es erübrigt nun noch darzuthun, dass die aus den Keimfortsätzen hervorgegangenen Zellen zu Blut-Bindegewebsanlagen werden. Hier kann ich aber auf eine eingehende Argumentation verzichten, denn sowohl His wie Disse haben in überzeugender Weise nachgewiesen, dass dies bei ihren Keimwallzellen der Fall sei und des Genaueren angegeben, wie es geschehe. Ich vermag ihrer Beweisführung

---

1) Balfour, F. M., A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878, Fig. 7. Taf. II.

Neues nicht hinzuzufügen. Alles, was beide Autoren für die weiteren Schicksale der von ihnen beschriebenen parablastischen Zellen, bezw. Keimwallzellen, in Anspruch nehmen, muss ich auch für die von mir aus den Keimfortsätzen abgeleiteten secundären Furchungszellen gelten lassen. His sowohl wie Disse leiten zunächst zwar nur Blut- und Gefässwand-Anlagen von diesen Zellen ab; aus den embryonalen Blutzellen gehen später aber auch die Bindegewebsanlagen hervor. In dieser Beziehung befinde ich mich wieder in völliger Uebereinstimmung mit His und mit W. Müller<sup>1)</sup>. Es ist nicht meine Absicht, die Abstammung der Binde-substanzen aus den embryonalen Blut-Anlagen genauer zu erörtern; im Folgenden werde ich daher auf diese Seite der Parablastfrage nicht mehr zurückkommen; wenn vom Parablasten als Quelle des Blutes die Rede ist, so ist damit die Binde-substanz jedesmal einbegriffen. Ein anderer Punct indessen, nämlich die Beziehungen des Parablasten zum Hypoblasten, i. e. zum Darmepithel, der durch Kupffers Untersuchungen neuerdings in den Vordergrund gerückt ist, wird später noch genauer besprochen werden.

Bevor wir zur Beantwortung der dritten Frage übergehen, ist noch auf einen Umstand aufmerksam zu machen, der das Vogelei von andern meroblastischen Eiern, namentlich denen der Knochenfische, unterscheidet. Ich sagte vorhin, dass die Keimfortsätze von der ganzen Dotterfläche des Keimes ausgingen, vorzugsweise aber von den Randtheilen desselben, und dass ausserdem noch das Rindenprotoplasma vorhanden sei, als dritter vom Primordialei herrührender Bestandtheil des reifen Eies. Bei den Vögeln (und wahrscheinlich bei allen Eiern mit sehr reichlichem Nahrungsdotter) sind nun aber die Keimfortsätze unterhalb der mittleren Partie des Keimes nur schwach entwickelt, d. h. da, wo später die sogenannte Keimböhle auftritt und der gefurchte Keim sich abhebt. Auch das Rindenprotoplasma ist, wie bei dem bedeutenden Umfange des Nahrungsdotters leicht begreiflich wird, nur in Spuren ausgebildet. In Folge dessen ist auch die Bildung der secundären Furchungszellen an diesen Orten nur eine sehr spärliche. Beim Hühnchen sind es vorzugsweise

---

1) W. Müller: a) Ueber den Bau der Chorda dorsalis. 2) Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des proc. infundibuliformis cerebri. Jenaische Zeitschr. VI. 327, 354.

nur die Randgebiete des Keimes, welche die Keimfortsätze gut entwickelt zeigen, und wir finden daher hier die Bildung der parablastischen Zellen fast auf diesen Bezirk allein beschränkt.

### III.

In dritter Linie ist die Frage zu beantworten, ob die Entstehung des weissen Dotters, bezw. des Nebendotters überhaupt, auf Leucocyten zurückzuführen sei und ob man im Nebendotter Elemente habe, die noch den morphologischen Werth von Zellen besitzen?

Wenn wir bereits im vorigen Abschnitte die Ansicht zurückweisen konnten, dass aus Nebendotterelementen Zellen hervorgehen, so hat es weniger Werth mehr, die hier voran gestellte Frage noch eingehend zu discutiren, namentlich bezüglich der Parablastlehre. Indessen ist es doch an und für sich von Interesse, die Bildungsweise und Constitution des Nebendotters genauer zu prüfen, und so mag denn auch in Kürze das, was neuere Untersuchungen in dieser Sache mir ergeben haben, mitgetheilt werden. — Prüfen wir zunächst die Argumente von His und Lindgreen, welcher Letztere für Säugethiereier am entschiedensten im Sinne von His sich ausgesprochen hat.

Ich halte mich hier hauptsächlich an die mehrfach citirte Abhandlung über die Eibildung bei Knochenfischen. His stellt darin fest, dass während der Eientwicklung massenhaft Leucocyten in unmittelbarer Nähe der Follikel auftreten und bis an die Eier heranrücken, aber ein Einwandern in das Ei selbst konnte von ihm noch nicht in überzeugender Weise dargethan werden. Es sollen sich indessen an unreifen Eiern des Lachses und der Forelle im peripheren Saume derselben Körnergruppen finden, welche mit den das Ei von aussen umkriechenden Zellen grosse Uebereinstimmung zeigen (p. 37. l. c.) — Dies zugegeben, was ich ohne Weiteres thue, so beweist das höchstens, dass Leucocyten in das Ei eintreten; dass sie aber dort dauernd ihren Zellencharacter behalten, zu „Nebendotterzellen“ werden, folgt noch nicht. His sagt weiter, dass die Nebendotterelemente Anfangs in der Regel den Character ächter Zellen tragen und mit einem durch Carmin färbbaren Kerne versehen seien, und dass unter den aussen das Ei umgebenden Zellen einzeln oder in Menge solche auftreten, die

mit diesen Anfangsstadien der Nebendotterelemente völlig übereinstimmen. Sehen wir uns aber die Bildungen des unbefruchteten Nebendotters näher an, welche His mit dem Namen „Kerne“ belegt, so finden wir kein einziges Merkmal, welches unzweifelhaft für eine Kernnatur spräche. So sollen sie stark aufquellen, sowohl im Dotter, als auch bei Wasserzusatz; im frischen Zustande färben sie sich nicht mit Carmin, wohl aber, wenn sie mit Aether und Alkohol behandelt waren; Jod färbt sie verschieden; sie haben sehr wechselnde Durchmesser (z. B. 8–20  $\mu$ , Salmo). Alles dieses spricht nicht für die Kernnatur dieser Elemente, mögen sie nun im Innern von Nebendotterkugeln oder frei im Eiprotoplasma gelegen sein. Denn Kerne gleicher Herkunft, und das sollen sie doch alle sein, zeigen nicht so bedeutende Grössenschwankungen, wie es die von His geschilderten Gebilde thun. Freilich kann sich His darauf berufen, dass eben diese Kerne, so wie sie mit ihrer Zellhülle in das Ei eingewandert sind, dort eine Reihe von Veränderungen eingehen, wie His sie in der That auch beschreibt, p. 30 l. c. Indessen da vermisste ich einestheils den strengen Beweis, dass wirklich jene Bildungen, wie sie His als blasig gewordene Kerne beschreibt, oder die Dotterplättchen u. a., aus eingewanderten Leucocytenkernen hervorgegangen seien, anderentheils könnten Zellen, bezw. Kerne, die so erhebliche Veränderungen erlitten haben, doch nicht mehr als fortpflanzungsfähige Gebilde in Frage kommen; sie haben dann eben aufgehört, Zellen zu sein. Bei der massenhaften Einwanderung, wie His sie annimmt, dürfte es gerade nicht schwer werden, noch unzweifelhaft als solche erkennbare Leucocyten im Inneren der Primordialeier sicher zu stellen. Und wenn His sagt, dass bei einer grossen Zahl von Fischeiern eine Gliederung der Rindensubstanz in kleine Zellenterritorien leicht nachgewiesen werden könne (p. 8), so wird uns weder die Fischspecies genannt, wo das der Fall ist, noch eine grade hier sehr erwünschte Abbildung davon gegeben. (Selbstverständlich ist immer hier vom unbefruchteten Eie die Rede.)

Was His nach seiner eigenen Angabe festzustellen nicht gelungen ist: den Eintritt von Leucocyten in das Ei, glaubt nun Lindgreen<sup>1)</sup>

1) Lindgreen, Hj., Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida des Säugethiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte, Bd. I. 1877. p. 334.

beim Säugethiereie in der That beobachtet zu haben. Da ich an und für sich gegen ein Einwandern von Granulosazellen, resp. Leucocyten, in das Ei nichts habe, so könnte ich mich mit Lindgreens Resultaten sehr wohl befreunden. Doch muss ich mich gegen die Beweiskräftigkeit der Lindgreen'schen Präparate aussprechen, weil sie auf eine mir nicht als richtig erscheinende Weise gewonnen sind. Seine beiden Hauptpräparate entnahm nämlich Lindgreen „Eierstöcken“, welche zur Sommerzeit einige Tage in Jodserum oder in Müllerscher Flüssigkeit gelegen hatten. Wer nun weiss, wie sehr empfindlich grade Säugethiereier sind, der muss doch Bedenken tragen, so gewonnene Präparate, denen man eine gewisse Maceration auch noch an den Abbildungen ansieht, als beweisskräftig zu acceptiren. Aber auch zugestanden, es sei durch Lindgreen der Nachweis einer Einwanderung von Leucocyten in lebenskräftige, zur Reife gelangende Eier geführt worden, so wäre weiter erst noch darzuthun, dass wenigstens ein Theil der eingewanderten Zellen seine Zellennatur behalte, um später parablatischen Elementen den Ursprung geben zu können; dies ist aber von Lindgreen nur vermuthet, in keiner Weise auch nur wahrscheinlich gemacht worden. Bildungen, die den sogenannten „Nebendotterzellen“ der Vögel und Knochenfische vergleichbar wären, kennt man im Säugethier-Eie bis heute noch nicht. Lindgreen selbst gibt ja auch zu, dass im Allgemeinen die in das Säugethiereie eingewanderten Granulosazellen einer Auflösung anheimfielen. Vollends missglückt erscheint mir aber, wie ich hier beiläufig anführen will, der Versuch, die sogenannten Richtungskörperchen mit Leucocyten in Verbindung zu bringen. Näheres darüber wolle man bei Rein, s. dieses Archiv XXII, dessen Präparate ich Gelegenheit hatte genauer zu studiren, einsehen.

Nach den in der Literatur vorhandenen Daten scheint mir somit der Nachweis von Nebendotterelementen, die von eingewanderten Bindegewebszellen herrühren und ihren Character als Zellen bewahrt haben sollen, bis jetzt nicht geliefert zu sein, und ich fürchte fast, es werden noch viele Jahre darüber hingehen, bis er geliefert wird. Wo wir von der Einwanderung farbloser Blutzellen in das Ei sichere Kunde haben, handelt es sich um regressive Metamorphosen der Follikel und Eier. Vgl. darüber G. Wagner, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879: „Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper“ und

A. v. Brunn: „Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstocks-eier bei den Vögeln.“ Beiträge zur Anatomie und Embryologie, Festgabe an J. Henle. Bonn, 1882, Max Cohen & Sohn, p. 1.

Was nun meine eigenen Untersuchungen in dieser Beziehung anlangt, so habe ich weder bei Vögeln, noch bei Knochenfischen, noch bei Säugern ein überzeugendes Präparat von einer Leucocyten-Einwanderung in das normale Ei bekommen. Wäre es in so reichem Maasse der Fall, wie His es annimmt, so müssten directe Beobachtungen bereits von vielen Seiten vorliegen. Hätte His seit 1873 derartige gemacht, oder auch nur weitere bestätigende Argumente beibringen können, so, vermüthe ich, hätte er im „Parablast“ diese Seite der Frage nicht mit Stillschweigen übergangen. Ferner aber haben mich erneute Prüfungen der Nebendotterelemente in meiner früheren Ueberzeugung nur bestärkt, dass von einer Zellennatur derselben, und wenn man auch eine noch so weit gehende Indulgenz bezüglich des Zellenbegriffes walten lässt, durchaus nicht die Rede sein könne. Es würde mich hier zu weit führen, wollte ich diese Angelegenheit im Einzelnen erörtern; ich bemerke nur, dass alle neueren Erfahrungen über Zellen- und Kernstructuren, über physikalisches und chemisches Verhalten von Zelle und Kern, über deren Lebenserscheinungen etc., statt die His'sche Ansicht zu stützen, ihr vielmehr Schritt für Schritt den Boden entziehen, denn keines der neu gewonnenen Kriterien trifft für die Nebendotterelemente zu. Wollte man aber etwa einwenden, die eingewanderten Zellen seien einer weitgehenden Metamorphose unterlegen, so ist eben, wie vorhin bemerkt, zu erwägen, ob man so sehr veränderte Gebilde überhaupt noch Zellen nennen dürfe.

Demnach glaube ich die in diesem Abschnitte besprochene Frage dahin beantworten zu müssen, dass, wenn Leucocyten formell an der Bildung des Nebendotters theilnehmen, dies nur in relativ beschränkter Weise der Fall ist, dass dieselben keineswegs morphologisch als Nebendotterzellen persistiren, und dass es überhaupt keine Nebendotterzellen gibt.

---

Bevor wir die Herkunft der parablastischen Zellen bei den holoblastischen Eiern prüfen, sind noch die übrigen meroblastischen Eier, namentlich die der Knochenfische, einer Besprechung

zu unterziehen, denn es war bisher, wie es im Plane dieser Mittheilung lag, fast ausschliesslich vom Hühnerei die Rede.

Für die Knochenfische ist es durch die Angaben von His<sup>1)</sup> selbst, sowie neuerdings von Kupffer<sup>2)</sup> u. A. ebenfalls festgestellt, dass der sogenannte Keim nicht scharf begränzt ist, sondern dass — namentlich an der Rinde, jedoch auch unterhalb des Keimes — Protoplasamassen sich befinden, welche einerseits mit dem Keime in continuirlicher Verbindung stehen, andererseits mehr oder weniger weit sich zwischen die Nebendotter-Elemente hineinerstrecken.

Ich habe eben die Ansicht zu widerlegen gesucht, dass sich im unbefruchteten Teleostier-Eie noch besondere zellige Nebendotter-Elemente befänden, wie His es annimmt; dagegen treten Zellen in grosser Zahl gegen das Ende der Furchung unterhalb des Keimes und an der Eirinde auf; sie sind hier bereits Lereboullet bekannt gewesen und oft beschrieben worden. So weit meine Beobachtungen reichen, sieht man in der Rinde des Knochenfischeies, so wie in der subgerminalen Dotterschicht, an dünnen Schnitten erhärteter Präparate zuerst scheinbar freie Kerne auftreten, die sich (durch Theilung) vermehren; immer aber findet man, ähnlich wie bei den Parablastzellen des Hühnereies, Protoplasma um diese Kerne liegen. Die Sonderung der einzelnen Protoplasma Bezirke um die Kerne herum scheint ziemlich spät und unregelmässig vor sich zu gehen, indem bald — wie aus den Untersuchungen von Gensch, s. d. Arch. XIX, p. 144 ersichtlich ist — grosse Mengen Protoplasma mit mehreren Kernen frei werden und plasmodium-ähnliche Körper bilden, von denen dann weiterhin Zellen (die embryonalen Blutkörper) sich abschnüren, bald kleinere einkernige Zellen von gewöhnlichem Habitus entstehen. Niemals aber sah ich Zellen oder Kerne aus Nebendotter-Elementen (im Sinne von His) hervorgehen. Was die Herkunft der Kerne anlangt, so glaube ich dieselbe, wie beim Hühnereie, in letzter Folge vom Furchungskern ableiten zu sollen.

Dass nun Blut- und Blutgefässanlagen aus den so gebildeten Zellen bei Knochenfischen abstammen, kann nach den neueren

---

1) His: Eibildung bei Knochenfischen. l. c.

2) Kupffer: Jahresbericht der Commission für wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere. Berlin 1878 (Ostseehering) p. 177 ff.

Angaben von Romiti, Gensch, Kupffer, His u. A. wohl nicht mehr bezweifelt werden; meine eigenen Untersuchungen sprechen auch dafür, dass diese später gebildeten, secundären Furchungszellen die Quelle des Blutes sind.

Für die Selachier-Eier kann ich leider keine eigenen Erfahrungen beibringen. His beschreibt die Verhältnisse der Selachier ganz ähnlich wie beim Hühnchen: es bildet sich ein Keimwall, in welchem zwischen Nebendotterkugeln Protoplasmazüge stecken. Im Keimwalle kommt es zur Bildung parablastischer Zellen; diese sollen aber nicht aus den Protoplasmazügeln, sondern aus den Nebendotterkugeln hervorgehen, und zwar soll sich das Protoplasma dieser Zellen aus zerfallenen Dotterplättchen bilden; woher die Kerne stammen, darüber fehlt weitere Auskunft. — Ich glaube nach dieser Schilderung, so wie nach den anderweitig vorliegenden Angaben von Balfour<sup>1)</sup> und Alex. Schultz<sup>2)</sup> (s. darüber weiter unten) meine bezüglich des Hühnchens ausgesprochenen Ansichten auch auf die Selachier übertragen zu dürfen.

Was neuerdings Kupffer<sup>3)</sup> über die Entwicklung des Reptilien-Eies mitgeteilt hat, ergibt thatsächlich Folgendes: In der unter dem gefurchten Keime liegenden Eischicht, welche nach der Erhärtung feinkörnig erscheint, treten Zellen auf, deren oberste sich an den gefurchten Keim anschliessen, einen ausgesprochenen Zellencharacter besitzen und mit wohlausgeprägten Kernen versehen sind; Kernkörperchen bildet Kupffer hier nicht ab. Weiter nach dem Centrum des Eies hin folgen Elemente annähernd derselben Grösse und Form, die stark granulirt erscheinen, sich in toto lebhaft färben, aber weder Kern noch Nucleolus zeigen; darauf folgen zuletzt blässere kuglige Gebilde von protoplasmatischem Aussehen, auch von ähnlicher Grösse, in denen nach Carmintinction scharf gefärbte kleine Körperchen — Nucleoli nennt sie Kupffer — sichtbar werden, jedoch keine Kerne. Kupffer denkt sich diese als die jüngsten zelligen Elemente, die, aufsteigend, zunächst ihre Nucleoli verlieren, dann oben Kerne bekommen; woher diese

1) Balfour: Developm. of Elasmobr. Fishes. p. 1. seqq.

2) Alexander Schultz: Zur Entwicklungsgeschichte des Selachier-Eies. Dieses Archiv, Bd. XI. p. 569 (577).

3) Kupffer: Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anat. und Entwicklungsgeschichte. Anat. Abth., 1882, p. 1 (Sep.-Abdr.)



Kerne stammen, wird nicht angegeben. Ueberhaupt sagt Kupffer l. c. ausdrücklich, dass er den hier stattfindenden Zellenbildungsprocess z. Z. nicht eingehender behandeln wolle und bemerkt nur noch, dass die mittleren und tiefstgelegenden, als grob- und feingranulirt bezeichneten Gebilde bei Untersuchung mit homogener Immersion ein deutliches Korbgerüst, als Ursache des granulirten Aussehens, zeigen. Das Gerüst sei in den jüngsten feingranulirten Zellen ein feineres und färbe sich schwächer.

Kupffer nennt diese so gebildeten Elemente mit His „parablastische Zellen“; er leitet von ihnen sowohl Blut- und Gefässanlagen ab, wie auch das Darmdrüsenblatt. Letzteres bezeichnet er neuerdings als „Paraderm“, da er unter Entoderm nur das aus der Gastrula-Einstülpung hervorgehende Zellenlager, welches sich später mit dem Paraderm verbindet, versteht.

His verwerthet diese Kupffer'schen Beobachtungen in seinem Sinne; nur möchte er die Parablastzellen, über deren Quelle wir ja, streng genommen, bei Kupffer Nichts finden, ebenfalls von hellen blasigen Nebendotterkugeln, die er in Reptilien-Eiern gefunden hat, abgeleitet wissen, und es ist ihm natürlich sehr unbequem, dass Kupffer hier, wie auch bei den Knochenfischen, sein Paraderm, i. e. das Darmepithel, auch aus dem Parablast ableitet; er legt dagegen („Parablast“, pag. 73) ausdrücklich Verwahrung ein.

So weit meine Kenntniss des Reptilien-Eies reicht, finde ich hier ebenfalls, wie beim Vogeleie, den Keim mit Fortsätzen ausgestattet, die in den Dotter mehr oder minder tief hinabreichen; in diesen protoplasmatischen Keimfortsätzen treten mit Ablauf der Furchung Kerne auf, um die sich weiterhin das Protoplasma zu Zellindividuen sondert. — Ich schalte hier die Bemerkung ein, dass die von His und auch von Kupffer beschriebene strangförmige Anordnung der Zellen sich ganz ungezwungen aus ihrer Bildung in solchen strangförmigen Keimfortsätzen erklärt. — Die Elemente der tiefsten und mittleren Schicht, in denen Kupffer die Gerüste beschrieb, möchte ich für Kerne halten; karyokinetische Figuren habe ich an ihnen freilich auch noch nicht gesehen, obgleich man, meiner Deutung zustimmend, solche erwarten dürfte. Ich meine, wie beim Hühnereie, annehmen zu sollen, dass eine lebhafteste Kerntheilung in den unteren Schichten des gefurchten Keims Platz greife, dass die Kerne, den Keimfortsätzen folgend

und sich fortwährend weiter theilend, in den Dotter hinabrücken. Die untersten Kerne liegen scheinbar frei, da sich um sie das Protoplasma noch nicht gesondert hat, die obersten haben bereits einen Zellenleib bekommen. Dieser Deutung stehen freilich die so bestimmten Abbildungen Kupffers entgegen, in denen die unzweifelhaften Kerne der oberen parablastischen Zellen viel kleiner erscheinen, als die mit Korbgerüsten versehenen, von mir als Kerne gedeuteten tiefer liegenden Gebilde. Doch ist es vielleicht gestattet anzunehmen, dass grade die jüngsten Kerne, so gut wie frei im Dotter steckend, besonders gut ernährt werden und deshalb viel voluminöser erscheinen; um manche ist, so viel ich sehe, auch eine dünne Protoplasmahülle zu constatiren.

Wie dies nun auch gedeutet werden müsse, so viel ist mir sicher, dass Kupffers Beobachtungen His nur in so weit unterstützen, als es sich darum handelt, für das Blut eine vom Archiblasten räumlich gesonderte Anlage darzuthun; die Ableitung von Nebendotterelementen hat sich mir auch hier unhaltbar erwiesen.

Von meroblastischen Eiern der Evertibraten möchte ich hier nur die der Cephalopoden erwähnen, bei denen, als einer der Ersten, E. Ray Lankester<sup>1)</sup> eine netzförmige Vertheilung des formativen Protoplasmas durch den ganzen Dotter hindurch angegeben hat. Wann die Furchung beginnt, so geht sie — vgl. auch die bekannten Schilderungen Köllikers — von demjenigen Pole aus, wo die grösste Protoplasma menge angesammelt ist. Während der Furchung zieht sich immer mehr Protoplasma aus dem übrigen Eie heraus zum Furchungspole hin, um an der Furchung Theil zu nehmen. So wird dann eine das Ei umwachsende Keimscheibe gebildet. Später aber entstehen im Dotter, unter der Keimscheibe, die von Lankester sogenannten „Autoplasten“, d. h. kleine Zellen, die untereinander anastomosiren und anfangs getrennt von der Keimscheibe liegen. Lankester lässt deren Kerne noch auf dem Wege einer generatio spontanea aus den intralecithalen, nicht mit in die Furchung einbezogenen Protoplasmafortsätzen hervorgehen. Von Beziehungen zwischen diesen Autoplasten und der Blutbildung finden wir freilich bei Lankester nichts Genaueres; immerhin liegt es nahe anzunehmen, dass wir

---

1) Observations on the development of the Cephalopoda. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XV. New Ser. 1875.

es hier mit denselben Verhältnissen zu thun haben, wie ich sie für die meroblastischen Vertebraten-Eier geschildert habe.

#### IV.

Bisher haben wir uns nur an die meroblastischen Eier gehalten. Den Prüfstein für die Richtigkeit der Lehre vom Archiblasten und Parablasten, sowie für die verschiedenen Ansichten bezüglich der Entwicklung der Blut-Bindesubstanz, geben aber die holoblastischen Eier. Wir bleiben auch für diese zunächst bei den Wirbelthieren.

Holoblastische Eier liefern von den Vertebraten: Amphioxus, die Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien und Säuger. Die Entwicklung der Gewebe ist bei den beiden letzteren Abtheilungen am besten bekannt, und werde ich daher besonders auf diese Rücksicht nehmen. Von den Amphibien wissen wir, namentlich durch die Untersuchungen von Götte<sup>1)</sup>, dass die Anlage des Blutes nicht aus den drei vom gefurchten Keime unmittelbar gebildeten Keimblättern hervorgeht, sondern zuerst an der Dotterrinde auftritt. Götte selbst leitet die ersten Blutkörperchen direct von den Dotterzellen ab. Soweit ich Amphibienembryonen untersuchte, habe ich mich davon überzeugen können, dass die Zellen der drei primären Keimblätter nur zu Anlagen von Nerven, Epithel- und Drüsengewebe und Muskeln verwendet werden; ich habe wenigstens niemals Bilder gesehen, die den Gedanken an eine Blut- oder Bindegewebsentwicklung aus diesen Zellen hätten erwecken können. Dagegen sah ich auch hier immer, ebenso wie bei Vögeln und Teleostiern, die Anlagen des Blutes, der ersten Gefässwände sowie der Bindesubstanzen in den Spalten und Lücken zwischen den drei Keimblattanlagen erscheinen. Schnitte durch junge Säugethierembryonen, deren Gefässanlagen eben auftreten, geben Bilder, die in dieser Beziehung ebenfalls ganz denen der Vogelembryonen gleich sind. Blutzellen und Gefässwandungen erscheinen zuerst ausserhalb des embryonalen Leibes in der sogenannten *area opaca* s. *vasculosa* des Fruchthofes, und dringen dann diese An-

---

1) Götte, A.: Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875. pag. 538 und 787. — Kurze Mittheilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. Dieses Arch. IX. p. 411. Bezüglich der Bindegewebsentwicklung ist Götte anderer Meinung; s. darüber weiter unten.

lagen hauptsächlich zwischen Mesoblast und Hypoblast gegen die Stammzone des Embryo rasch vor; doch trifft man sie bald auch in den übrigen Spalten zwischen den primären Keimblättern an. Da, wo die Gefässe zuerst auftreten, sieht man alsbald in deren nächster Umgebung Zellen, deren weitere Verfolgung lehrt, dass sie als Bindesubstanzzellen aufgefasst werden müssen und die sich durch ihre sternförmige Gestalt von den unmittelbar aus der Furchung hervorgegangenen Zellen deutlich unterscheiden. Alles dieses spricht dafür, dass hier (bei Amphibien und Säugern) bezüglich der Blut-Bindesubstanz ähnliche Verhältnisse obwalten, wie wir sie mit His für die Knochenfische, Knorpelfische und Vögel angenommen haben, und dass wir auch hier einen Archiblasten von einem Parablasten unterscheiden müssen. Die erste der eingangs aufgeworfenen Fragen würde ich also auch für die jetzt in Rede stehenden Abtheilungen der Wirbelthiere im Anschlusse an His beantworten.

Bezüglich der zweiten Frage, woher denn bei den Holoblastiern die parablastischen Gewebe stammen, liegt für His die nicht geringe Schwierigkeit vor, dass hier gar keine „Nebendotterzellen“ vorhanden sind. Sehen wir zunächst, wie His diese für seine Lehre so ungünstige Sachlage zu überwinden sucht:

Von den Amphibien sagt His (Parablast, p. 78): „Die Entstehung runder Zellen aus grossen peripherischen Dotterzellen (Götte) finde ich bestätigt. Wie dieser Vorgang im Einzelnen sich gestaltet, bedarf noch der Untersuchung an frischem Material. Ich vermute, dass der Vorgang von dem bei Vögeln und bei Plagiostomen zu beobachtenden nur in Nebenpuncten differirt. Möglicherweise bilden sich auch hier innerhalb einer Dotterkugel durch Zerfall der Plättchen einzelne Protoplasmaballen, die dann selbstständig sich abgrenzen und frei werden.“

Bei dieser Annahme wird von His übersehen, dass eine Dotterzelle eines Amphibium (oder auch „Dotterkugel“, wie His sie hier ebenfalls nennt) etwas ganz anderes ist, als eine Dotterkugel eines Vogels, Selachiers oder Knochenfisches. Eine Amphibien-Dotterkugel ist einfach eine Furchungszelle, ein Resultat der Furchung des Eies und besteht niemals vor der Furchung. Dagegen ist eine Dotterkugel beim Vogel keineswegs ein Product der Furchung; sie ist ebensowohl vor wie nach der Furchung im meroblastischen Eie vorhanden und wird vom Furchungsprocesse

gar nicht tangirt. Man kann also, streng genommen, niemals eine Amphibium-Dotter-Zelle (Dotterkugel His) und deren Abkömmlinge mit einer Dotterkugel vom Vogel, Knochenfische etc. und deren (supponirten) Producten vergleichen.

Bezüglich der Cyklostomen und Ganoiden sowie des Amphioxus liegen positive Angaben von His nicht vor. Letzterer führt die nur spärlichen Mittheilungen der Autoren an, von denen keine die Herkunft der parablastischen Zellen in genügender Weise aufklärt. Wir können aber His vollkommen zustimmen, wenn er meint, dass das, was von den Amphibien gelte, ohne Bedenken auf die Cyklostomen und Ganoiden übertragen werden dürfe.

A. Kowalevsky war bis vor Kurzem der Einzige, welcher den streitigen Punct bei Amphioxus berührt hat. In seiner älteren Abhandlung (Mém. de l'Académie de St. Petersbourg. Sér. VII. T. XI. 4. pag. 9) erwähnt er frei in der Leibeshöhle der Amphioxusembryonen liegende Zellen, welche nach ihm die erste Anlage des Gefässsystems liefern sollen; doch sagt Kowalevsky ausdrücklich, dass es ihm nicht gelungen sei, über diesen Punct ganz in's Klare zu kommen. — Hatschek's neuere Arbeit<sup>1)</sup> gibt uns darüber leider keine weitere Aufklärung; es wird darin nur der Ort genauer bestimmt, wo das erste Blutgefäss sich anlegt. Letzteres entsteht an der Stelle, wo ventralwärts die beiden die Leibeshöhle einschliessenden Mesoblastplatten einander begegnen.

Auf die Frage, woher bei den Säugethieren diejenigen Zellen stammen, die der Blut-Bindesubstanz den Ursprung geben, fällt His, der bei der ersten Aufstellung seiner Lehre von der Duplicität der Gewebskeime offenbar den Verhältnissen der holoblastischen Eier zu wenig Rechnung getragen hatte, die Antwort schwer, wie man aus dem bezüglichen Absatze seiner jüngsten Schrift (Parablast, pag. 80) ohne weiteres ersieht. — Dass alle Beobachter in dem in den Eileiter eingetretenen Säugethiereie ausser dem Hauptdotter noch eine oder mehrere kernhaltige Zellen annehmen, wie His sagt, möchte ich nicht vertreten. Schon vorhin habe ich auf Schwächen der Lindgreen'schen Untersuchung, auf welche His, wenn auch mit einer gewissen Reserve, sich beruft, hingewiesen.

---

1) Hatschek, B., Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien. Thl. IV. Heft 1. 1881. p. 1.

Wie aus dem bis jetzt über die holoblastischen Eier und deren erste Entwicklung Bekanntem ersichtlich ist, sind sie der His'schen Lehre von einer Duplicität der Gewebsanlagen strengster Observanz nicht günstig. Vermochten wir schon für die meroblastischen Eier einer absolut durchgehenden Trennung von Parablast und Archiblast, i. e. der Lehre der Herkunft des ersteren vom weissen Dotter, resp. eingewanderten Leucocyten, nicht zuzustimmen, so geht dies noch viel weniger für die holoblastischen Eier an. Die ganze Argumentation von His bezüglich der Abstammung der parablastischen Zellen bei Holoblastiern lässt sich nicht in ungezwungenen Einklang bringen mit dem, was er über die Meroblastier lehrt. Ich hoffe zu zeigen, dass ein solcher Einklang besteht, wenn man die Parablast-Zellen bei den Meroblastiern in der Weise ableitet, wie ich das vorhin gethan habe. Meine Auffassung der Dinge ist folgende:

Wie aus meiner Schilderung der meroblastischen Eier hervorgeht, besteht kein principieller Unterschied zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern, sondern nur eine graduelle Verschiedenheit, je nach der Quantität des an der Bildung des Eies partizipierenden Nahrungsdotters. Ordnen wir nach diesem Gesichtspunkte die uns bekannten Eier der Thierreihe, so dürften die Eier gewisser kleiner Nematoden (*Cucullanus* z. B.) und einiger Insecten (*Pteromalinen* nach *Ganin*), als mit dem geringsten Gehalt an Nahrungsdotter versehen, die Spitze bilden. Es würden dann die Eier von der Beschaffenheit des Säugethier-Eies folgen; in diese Abtheilung gehören auch eine grosse Anzahl von Evertibraten-Eiern. Unmittelbar schliesst sich diesen an das *Amphioxus*-Ei, diesem wieder die Eier der Urochordata (*Ascidien*, *Pyrosomen*, *Salpen*). Weiter würden wir zu den Eiern der Cyclostomen und Amphibien gelangen, auf welche die Ganoiden folgen. Unter diesen dürften die Knochenganoiden (*Lepidosteus*), vgl. die neueren Angaben *Balfours* und *N. Parkers*<sup>1)</sup>, den grössten Gehalt an Nahrungsdotter unter den Holoblastiern besitzen und würden diese unmittelbar zu den meroblastischen Eiern der Teleostier überleiten, denen sich viele Arthropoden, namentlich die grösseren Crustaceen, anschliessen. Diesen stehen wieder die Cephalopoden nahe; die

---

1) *Balfour*, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie, übersetzt von *Vetter*. Bd. II. p. 92 ff.

Selachier-, Reptilien- und Vögeleier bilden, als mit der grössten Portion Nahrungsdotter versehen, den Schluss der Reihe. Diese Ordnung der verschiedenen Eiformen nach dem allmählich steigenden Gehalte an Nahrungsdotter ist von grösster Wichtigkeit für das Verständniss der verschiedenen Formen des Furchungsprocesses. Da die Furchung nach allen ihren wesentlichen Attributen nur eine rasch in regelmässiger Folge sich wiederholende Zelltheilung ist, so begreift sich, unter der Voraussetzung, dass der Nahrungsdotter kein Zellprotoplasma, sondern eine in das ursprüngliche Eiprotoplasma aufgenommene, nicht mit Lebenseigenschaften ausgestattete Substanz sei, dass die Furchung in ihrem Ablaufe desto mehr einer gewöhnlichen Zelltheilung entsprechen müsse, je freier die Eizelle von Nahrungsdotter ist, je mehr also das Ei einer gewöhnlichen Zelle gleicht. Bei den Eiern von Cucullanus, bei denen der Pteromalinen treffen wir auch in der That einen solchen Theilungsvorgang, d. h. das Ei zerfällt in zwei gleiche Stücke, diese je wieder in zwei gleiche und so fort. Es trifft dieser Modus der Furchung, den Haeckel<sup>1)</sup> bekanntlich als den „primordialen“ bezeichnet hat, vielleicht jedoch für kaum ein Ei vollkommen zu; denn auch bei Cucullanus und den Pteromalinen ist immer etwas Nahrungsdotter im Eie vorhanden, und dieser ist nicht gleichmässig im Eie vertheilt. Diese ungleichmässige Vertheilung des Nahrungsdotters besteht übrigens für alle Eier ohne Ausnahme und steigert sich vielfach in dem Maasse, als die Quantität des Nahrungsdotters überhaupt zunimmt. Für das Verständniss des Furchungsprocesses ist die Vertheilung des Nahrungsdotters im Ei von eben so grosser Wichtigkeit, wie die vorhin besprochene Menge desselben. Während diese indessen bei der Classificirung der Eier volle Berücksichtigung gefunden hat, ist das für die Vertheilung des Nahrungsdotters, wenn wir die genannte Haeckel'sche Arbeit ausnehmen, bisher nicht in dem Maasse der Fall gewesen.

Es ist klar, dass eine Zelle, welche mit wenig fremden Bestandtheilen belastet ist, sich viel leichter und schneller wird theilen können. Dass das richtig sei, lehrt auch die Beobachtung: diejenigen Zellen, an welchen wir vorzugsweise Theilungserscheinungen beobachten, sind solche, die aus reinem jungen frischlebendigen Protoplasma bestehen; seltener und langsamer verläuft

1) Haeckel, E., Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. IX. 1875.

ein Theilungsprocess an Zellen, welche mit Fettpartikelchen oder anderm fremden Materiale geschwängert sind. Haben wir nun eine grosse Zelle, wie das Ei, und ist in dieser Zelle, die wie ein Ballast wirkende Nahrungsdottermasse ungleich vertheilt, so dass an einem Eipole das Protoplasma, an dem anderen der Nahrungsdotter überwiegt, so wird stets die Theilung an dem Keimpole rascher fortschreiten, als an dem Dotterpole <sup>1)</sup>. Das schönste Beispiel dieser Art bietet das Ei von *Amphioxus*, wie uns Hatschek, l. c., vor kurzem dessen Furchung kennen gelehrt hat. Nachdem die 4 ersten Furchungskugeln in ziemlich gleicher Grösse gebildet sind, schreitet von da ab die Theilung in ungleichen Stücken weiter. Die dritte Furche tritt aequatorial auf, nachdem die beiden ersten meridional verliefen; sie scheidet vier kleinere ectodermale Zellen von vier grösseren mit mehr Nahrungsdotter versehenen entodermalen ab. Von der sechsten Furchung an geht auch die Theilung der dem Keimpole näheren ectodermalen Zellen rascher vor sich. Sehr bemerkenswerth ist auch die Angabe Hatscheks (p. 20), dass am Keimpole, da, wo das Richtungskörperchen ausgestossen wird, eine hellere dotterärmere Protoplasamasse schon beim ungefurchten Eie vorhanden sei.

In vielen Fällen, bei andern Eiern, ist es, als ob sich, bevor es zu einer weiteren Theilung kommt, in jeder Furchungskugel erst das Protoplasma vom Nahrungsdotter etwas sondere und an einem Pole der Furchungskugel sich mehr ansammle, während der andere relativ um so stärker mit Nahrungsdotter belastet bleibt. Wenn nun die weitere Furchung erfolgt, so haben wir keine reine Theilung mehr, sondern der Protoplasmapol der betreffenden Furchungszelle schnürt sich von deren Dotterpole ab, ähnlich wie bei einem Knospungsvorgange. Man kann das direct beobachten und sieht dabei, dass der eine Pol (Protoplasmapol) der Furchungskugel, bevor er sich abschnürt, viel heller wird, indem die Nahrungsdotterelemente sich aus ihm zurückziehen. Ich erinnere hier, bezüglich älterer Beschreibungen, besonders an die treffliche Schilderung der Cephalopodenfurchung von Kölliker<sup>2)</sup>, dann an

1) Andere Namen für den Keimpol sind: oberer Pol, Protoplasmapol, Bildungspol, animaler Pol — für den Dotterpol: unterer Pol, vegetativer Pol etc. Vgl. Balfour: Vergleichende Embryologie.

2) Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, Zürich 1844, s. a. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höh. Thiere. Leipzig. 1879, p. 59 ff.



die neueren Schilderungen von Flemming<sup>1)</sup> und Bobretzky<sup>2)</sup>, welchen ich durchaus zustimmen kann. Wie ersichtlich, kommt es auf diese Weise bei fortschreitender Furchung alsbald zu einer bedeutenden Verschiedenheit der Furchungszellen nach Grösse und nach Gehalt an Nahrungsdotter. Die kleineren dotterfreien eilen, je mehr sie mit fortschreitender Furchung sich vom Nahrungsdotter befreit haben, desto schneller den grösseren mit Dotter beschwerten Furchungszellen in der Theilung vorauf und häufen sich (als die leichteren) auch stets an dem bei ungehemmter Lage des Eies oben liegenden Eipole an; sie liefern den primären Epiblasten. Die grösseren dotterhaltigen Zellen bleiben im Furchungsprocesse immer zurück und stellen, sobald der Epiblast sich abgesondert und als Keimblatt gelagert hat, den primären Hypoblasten dar. Eine so mit Bildung ungleicher Theilungsproducte ablaufende Furchung nennt man nach Haeckel eine „inaequale“ und sie ist, wie ich meine, die einzige Form der Furchung, die überhaupt vorkommt. Ich zweifle sehr, ob eine primordiale (aequale) Furchung im strengen Wortsinne angenommen werden kann; wenigstens habe ich bei den Eiern der kleinen Nematoden, denen man sonst eine primordiale Furchung zuschreibt, stets im weiteren Verlaufe eine Ungleichheit der Furchungszellen beobachten können. (Pteromalinen-Eier habe ich bis jetzt zu untersuchen nicht Gelegenheit gehabt.) Dass Amphioxus, dem Haeckel eine primordiale Furchung zuschreibt, eine solche nicht besitzt, ist, wie wir sahen, durch Hatscheks neuere Untersuchung dargethan. Was Haeckel als discoidale Furchung beschreibt — d. h. die Furchung der meroblastischen Vertebraten-Eier — und als superficielle, d. h. die Furchungsform mancher Arthropoden-Eier, deren Nahrungsdotter central liegen bleibt, während an der Peripherie die Furchungszellen sich ansammeln, lässt sich ungezwungen als einfache, durch die Art der Vertheilung des Nahrungsdotters und dessen Menge bedingte Variante auf die inaequale Furchung zurückführen.

Versuchen wir dies noch etwas näher darzulegen: Wir können alle Furchungsformen als Glieder einer Reihe betrachten, deren Ordnung sich im Wesentlichen nach dem Gehalte der Eier an

1) Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. der Wiener Akademie 1875. Vol. LXXI.

2) Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Dieses Arch. XIII. p. 95. 1877.

Nahrungsdotter richtet. An der Spitze stehen die Eier mit dem geringsten Nahrungsdotter (Cucullanus, Pteromalinen u. a.); hier verläuft, wie gesagt, die Furchung fast aequal. — Bei Amphioxus, bei den Säugethieren und anderen tritt der inaequale Typus bereits deutlich auf; aber der Nahrungsdotter ist noch nicht in so reichlicher Quantität vorhanden, dass er den Zellencharacter selbst derjenigen Furchungskugeln, welche ihn am reichlichsten enthalten, so wie deren celluläre Functionen beeinträchtigte. Anders steht es schon mit den Cyklostomen, Amphibien und Ganoiden. Nehmen wir hier die am längsten und allgemeinsten bekannte Furchung des Froscheies als Typus, so zeigt sich, dass nach Ablauf der Segmentation zwar alle Furchungsproducte noch die morphologischen Charactere von Zellen besitzen, jedoch zum grossen Theile die physiologischen Eigenschaften solcher verloren haben. Die weitaus grösste Zahl der sogenannten „Dotterzellen“ des gefurchten Froscheies ist derart mit Nahrungsdotter überladen, dass sie einer weiteren Vermehrung und morphologischen Verwendung unfähig geworden sind und als todttes Nahrungsmaterial von dem sich entwickelnden Embryo aufgebraucht werden. Es scheint, dass ein gewisses Verhältniss zwischen Protoplasma und Nahrungsdotter in einer und derselben Zelle eingehalten werden muss, damit letztere noch formative Verwerthung finde und vermehrungsfähig bleibe. Beim Beginne der Furchung ist dieses Gleichgewichtsverhältniss auch in keiner Furchungskugel gestört; je weiter der Process aber voranschreitet, desto mehr zieht sich das Protoplasma aus dem Nahrungsdotter heraus, und so bleiben dann schliesslich eine gewisse Anzahl Furchungselemente übrig, deren Leben durch eine relativ zu grosse Menge in ihnen enthaltenen Nahrungsdotters gleichsam erstickt wird.

Von den Eiern der Amphibien, Cyklostomen und Ganoiden bis zu den meroblastischen Eiern ist nur ein kleiner Schritt. Letztere enthalten von vornherein so viel Nahrungsdotter, dass eine Theilung der ganzen Masse schon unmöglich ist. Bereits bei der Bildung des Eies ist hier das Protoplasma aus der Dottermasse herausgetreten und zieht sich, so weit es (in Form der Keimfortsätze) noch darin steckt, im Laufe der Furchung unter der Gestalt der von mir sogenannten secundären Furchungszellen nach und nach fast ganz heraus. Es bleibt dann ein beinahe reiner Nahrungsdotterklumpen übrig, der gar nicht erst in einzelne Segmente zerfällt wurde.

Besonders instructiv ist der Ablauf der Furchung bei vielen Arthropoden, wie ihn namentlich Haeckel (l. c.), Bobretzky<sup>1)</sup>, Metschnikow<sup>2)</sup>, H. Ludwig<sup>3)</sup>, E. van Beneden<sup>4)</sup> u. A. neuerdings geschildert haben. Es scheinen hier fast alle Furchungszellen so sich zu bilden, wie die secundären Furchungszellen bei den Knochenfischen und Vögeln, d. h. das Keimprotoplasma ist hier beim Beginn der Furchung so innig mit einer grossen Portion Nahrungsdotter gemengt, dass einmal eine Zerfällung der ganzen Eimasse nicht erfolgen kann, andererseits aber auch kein besonderer Keim besteht, der, ähnlich wie beim Vogel, zunächst einer eigentlichen Furchung anheimfiele. Hier muss also die Segmentation unter einem ganz andren Bilde, dem einer massenhaften scheinbar freien Zellenbildung im Dotter, auftreten. Das Protoplasma zieht sich, um diesen Ausdruck wieder zu gebrauchen, in kleinen Stücken in Zellenform nach und nach aus dem Ei heraus und sammelt sich — wie unter diesen Umständen auch leicht erklärlich, da kein bevorzugter Punct am Ei existirt — am ganzen Umfange des letzteren an, dort die Perimorula Haeckels und alsbald die Periblastula bildend (superficielle Furchung)<sup>5)</sup>.

Sonach ergibt sich ein inniger Zusammenhang zwischen den verschiedenen Eiformen, die alle von einer Grundform ableitbar

---

1) Bobretzky: Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. XXXI. 1878. p. 195.

2) Metschnikow: Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden (Chilognathen). Ibid. XXIV. 1874. p. 253.

3) Ludwig, H.: Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. Ibid. XXVI. 1876, p. 470.

4) E. van Beneden: Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. couronnés etc. publiés par l'Académie royale de Belgique. T. XXXIV. 1870. p. 136 et 248.

5) Der Ausdruck „superficielle Furchung“, den Haeckel auch für diese Fälle gebraucht, passt, wie man sieht, nicht ganz; nur für einige, wo das Protoplasma von vorn herein gleichmässig an der Peripherie vertheilt ist, wie z. B. bei *Peneus* (nach Haeckel) ist er zutreffend. Aehnlich, wie es hier geschehen, erklären E. R. Lankester und Balfour (s. des Letzteren vergl. Embryologie I. p. 88 ff.) die Furchungserscheinungen. Beide nehmen auch allmähliche Uebergänge an, doch schaffen sie eine schärfere Trennung zwischen den von ihnen sogenannten alecithalen und telolecithalen Eiern einerseits und den centrolecithalen andererseits. Die hier versuchte, auf eine Grundform zurückgeführte Gruppierung dürfte die einfachste sein.

sind, und in gleicher Weise ein Zusammenhang zwischen dem Aufbau des Eies und der Form der Furchung, der es nach der Befruchtung unterliegt.

An der Hand der hier recapitulirten, zwar nicht neuen, aber doch vielleicht in etwas abweichender Weise nach zum Theil neuen Gesichtspuncten geordneten Thatsachen lässt sich nun auch eine Brücke zwischen dem Parablast der meroblastischen und holoblastischen Eier finden. Meine Meinung bezüglich der Herkunft des Parablasts der letzteren ist folgende:

Wann die Furchung scheinbar abgeschlossen ist, und die Blätterbildung beginnt, muss es nach dem eben Erörterten auch bei den holoblastischen Eiern immer eine Anzahl Furchungszellen geben, welche eine unverhältnissmässig grosse Portion Nahrungsdotter enthalten und, so zu sagen, mit ihrem Theilungsprocesse noch nicht ganz fertig sind. Diejenigen Zellen nun, welche zur Gewebekonstruktion reif sind, ordnen sich alsbald in die primären Keimblätter ein und liefern, ganz wie bei den meroblastischen Eiern, den Archiblasten; die eben bezeichneten noch nicht fertigen, mit Nahrungsdotter überladenen Formen schnüren nun noch später kernhaltige Protoplaststücke ab, welche den Parablasten liefern. Ist, wie wahrscheinlich beim Amphioxus und den Säugethieren, der Nahrungsdotter nicht zu reichlich vertreten, so können diese später reifenden Zellen mit ihrer ganzen Masse in die Parablastbildung eintreten, d. h. auch die nach wiederholten Abschnürungen, resp. ungleichen Theilungen, bleibenden Reste sind noch lebendige Zellen und zur Gewebekonstruktion fähig. Ist aber, wie z. B. bei den Amphibien, in den noch unfertigen nahrungsdotterreichen Elementen zu viel Dotter vorhanden, so wird, nach Aussonderung des zu Parablastzellen werdenden Protoplasts, der nahrungsdotterhaltige Rest zu weiterer formativer Verwendung untauglich und kann nur noch als Nahrungsmaterial dienen.

Man wird natürlich die Beweise zur Unterstützung dieser Meinung fordern müssen. Sie liegen erstens in der Thatsache, dass alle parablastischen Zellen auch bei den Thieren mit holoblastischen Eiern in einer späteren Periode auftreten, was völlig mit dem durch die Theorie Geforderten übereinstimmt. Zweitens aber erinnere ich wiederholt an das in dieser Beziehung ungemein lehrreiche Verhalten der Amphibien. Wie alle Forscher angeben und namentlich Götte hervorgehoben hat, findet hier die Blutbildung

unmittelbar unter dem Hypoblasten in der oberflächlichen Dotterzellenschicht statt. Hier müssen sich aber, nach dem Gesagten, gerade diejenigen Zellen befinden, welche einerseits noch einen gewissen Gehalt an lebendigem Protoplasma haben, um Zellen abzuschnüren zu können, andererseits aber doch schon so viel Nahrungsdotter zeigen, dass diese Abschnürung nur langsam, erst nach der bereits erfolgten primären Blätterordnung geschehen kann. Dass nun thatsächlich die ersten Blutzellen aus diesen Dotterzellen hervorgehen, hat Götte erwiesen und wird auch von den Meisten anerkannt; ich vermag ebenfalls seine Angaben zu bestätigen. Sehr nahe liegt es, diese Verhältnisse auch bei den Ganoiden und Cyclostomen anzuerkennen, obgleich wir für diese noch genauere Beobachtungen vermissen. Salensky<sup>1)</sup> gibt an, dass die ersten Blutkörperchen aus Hypoblastzellen hervorgehen, welches, da Hypoblast und Dotterzellen derselben Anlage angehören, zu den Amphibien stimmen würde. Später sollen indessen, bei der Bildung des Herzens, auch aus dem Mesoblasten Blutkörperchen gebildet werden. Das Bindegewebe (der skeletogenen Schicht) wird aus den Urwirbeln abgeleitet. — Für die Eier der Säuger und des Amphioxus fehlen uns, wie wir vorhin sahen, ebenfalls noch die einschlägigen Beobachtungen; doch darf man schliessen, dass ein ähnlicher Modus auch hier das Nächstliegende ist. Jedenfalls stimmen die spärlichen Thatsachen, welche für die erste Herkunft des Blutes, bzw. Parablasts, bei den Holoblastiern vorliegen, viel besser zu der von mir hier vertretenen Auffassung, als zu der durch His vorgebrachten Lehre.

## V.

Bisher ist der Evertibraten nur gelegentlich gedacht worden. His geht auf dieselben nur bei Besprechung der Hertwig'schen Arbeit ein. Als Resultat der vorliegenden Untersuchungen ergibt sich ihm, dass (p. 94, Parablast) „bindesubstanzbildende Wanderzellen (Leucocyten) in weitester Verbreitung auch bei den Wirbellosen vorkommen.“ His bestreitet den Brüdern Hertwig, dass irgendwo schon der sichere Nachweis erbracht

---

1) Salensky: Entwicklungsgeschichte des Acipenser Ruthenus. Arbeiten der naturwissenschaftl. Gesellsch. in Kasan. VII. Bd. 3. Abth. 1878. (Nach einer mir von Dr. Usskow gelieferten Uebersetzung).

sei, dass solche Zellen bei Wirbellosen auch archiblastische Gewebe lieferten. — So weit mir die diesbezügliche Literatur bekannt ist und so weit meine eigenen Untersuchungen auf diesem Gebiete reichen, kann ich His nur beistimmen. Woher die Leucocyten der Wirbellosen stammen, ist eine bisher kaum in Angriff genommene Frage. Einiges lässt sich jedoch zu Gunsten der Ansicht anführen, dass sie in gleicher Weise entstehen, wie es von mir für die Vertebraten angenommen wurde. So erinnere ich in erster Linie an die bereits erwähnten Angaben von E. Ray Lankester über die Cephalopoden. Hieran schliesst sich die Darstellung desselben Autors über die Entwicklung von *Pisidium*<sup>1)</sup>. Es werden hier sternförmige Zellen, die nachträglich aus den Dotterzellen hervorsprossen und sich dem Mesoblasten zugesellen, beschrieben. Was Rabl<sup>2)</sup> von der Mesoblastbildung bei *Anodonta* berichtet, lässt sich ebenfalls hier verwerthen: Hypoblast und Mesoblast entstehen aus einer einzigen grossen Furchungskugel, die Mesoblastelemente zum Theil auf dem Wege der Segmentation, zum Theil, und zwar in einem späteren Stadium, durch Knospung; letztere bilden die Begrenzung der ursprünglichen Leibeshöhle. — Sehr wichtig scheinen mir die Angaben von A. Dohrn<sup>3)</sup>, denen zufolge bei Insekten aus den Dotterzellen nachträglich sich noch kleinere protoplasmatische Körper abschnüren, in die bereits angelegten Organe eindringen und, zum Theil wenigstens, zu Blutkörperchen und Bindegewebszellen werden. — Auch die hochinteressanten Erfahrungen von Weismann<sup>4)</sup> an *Rhodites Rosae* (Rosen-Gallwespe) gehören hierher. Bei *Rhodites* theilt sich der Furchungskern; das eine Theilstück wandert zum hintern, das andere zum vorderen Eipole. Durch weitere Theilung des hintern Polkerns und Zellbildung um diese Tochterkerne entsteht das Blastoderm. Erst, wenn letzteres gebildet ist, theilt sich auch der vordere Polkern; um dessen

---

1) E Ray Lankester: On the developmental history of the Mollusca. London Philosoph. Transact. 1875.

2) C. Rabl: Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. für Med. und Naturw. X. 1876.

3) A. Dohrn: Notizen zur Kenntniss der Insectenentwicklung. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. XXVI. 1876.

4) A. Weismann: Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei. Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festgabe an J. Henle. Bonn, 1882. Cohen & Sohn. p. 80.

Theilkerne sammelt sich dann auch noch Protoplasma aus dem Dotter, und so entstehen die sogenannten „inneren Keimzellen“, welche die Wand des Mitteldarms bilden und auch zum Mesoblasten hinzutreten. Bei Graber<sup>1)</sup> finden wir ähnliche Angaben, denen zufolge man also bei der Insecten-Entwicklung zweierlei Zellen auftreten sieht, die man (m.) als primäre und secundäre unterscheiden könnte. Alles spricht dafür, dass Blut und Bindesubstanz aus den später entstehenden sog. inneren Keimzellen hervorgehen, wenn auch der specielle Nachweis noch aussteht.

Ich könnte diese Citate leicht noch reichlich vermehren und es würde sich aus allen ergeben, dass etwas einer secundären Furchung ähnliches häufig bei Wirbellosen beobachtet ist, indem nach Abschluss der Keimblattbildung aus den noch nicht definitiv abgefurchten, nahrungsdotterreicheren Eiresten sich noch nachträglich Zellen bilden, deren Uebergang in Blut- und Bindegewebs-Zellen von Einigen direct behauptet wird, im Allgemeinen wenigstens sehr wahrscheinlich ist. Immer aber sind es (s. besonders bei Weismann l. c.) dieselben Elemente des Eies, aus denen auch das archiblastische Material stammt; es besteht nur eine zeitliche und räumliche Verschiedenheit der Bildung, keine scharf durchgreifende Trennung, wie es nach der Theorie von His gefordert werden sollte.

In dieser Fassung gewinnt die Lehre von der Herkunft der parablastischen Zellen eine einheitliche Gestalt, sowohl für die holoblastischen wie für die meroblastischen Eier — sowohl für die Wirbelthiere wie für die Wirbellosen. Darf ich das Wesentliche meiner Anschauung hier noch einmal zusammenfassen und es der Theorie von His gegenüberstellen, so meine ich Folgendes: Die Furchung sämtlicher Eier derjenigen Thiere, bei denen überhaupt eine Blut- und Bindesubstanz vorkommt, läuft nicht in gleichmässiger Weise bis zu Ende ab, sondern man muss eine primäre und secundäre Furchung unterscheiden<sup>2)</sup>. Die erstere

---

1) V. Graber: Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergl. Embryologie der Insecten. Dieses Arch. XIV. 1878. p. 630.

2) Ich weiss sehr wohl, dass die Bezeichnung „Furchung“ für das, was ich „secundäre Furchung“ nenne, Vielen nicht gefallen wird. Der Modus der Zellenbildung bei letzterer ist von dem Processe einer gewöhnlichen Furchung ja sehr verschieden, oft einer Knospung gleich. Indessen thut der Name nichts zur Sache, und, wenn wir einmal unter „Furchung“ diejenigen

zerlegt das Ei, so weit es überhaupt furchungsfähig ist, in eine Anzahl Zellen, welche reif zur Gewebebildung sind. Diese bilden dann die primären Keimblätter. Ein Rest von unreifen Furchungszellen (bei den holoblastischen Eiern) oder von Eiprotoplasma, welches noch nicht in Zellform übergeführt wurde (bei den meroblastischen), bleibt übrig. Weder diese unreifen Zellen — so mag man sie wohl am besten nennen — noch das nicht zu Zellen umgeformte Protoplasma treten für jetzt in den integrierenden Bestand der Keimblätter ein. An diesem Material vollzieht sich vielmehr erst später eine weitere Zellenbildung, die „secundäre Furchung.“ Die unreifen, mit Nahrungsdotter überladenen Zellen der holoblastischen Eier theilen sich oder, wenn man will, „furchen“ sich weiter, oder es schnüren sich von ihnen die protoplasmareicheren Partien ab, während der Rest als Nahrungsmaterial verbraucht wird, — die ungeformten Protoplasmareste (Keimfortsätze) der meroblastischen Eier werden in Zellen abgetheilt. Die Kerne aller dieser durch secundäre Furchung neugebildeten Elemente stammen in letzter Instanz vom Furchungskern ab. Das so (secundär) gewonnene Zellenmaterial wandert zwischen die primären Keimblätter ein und wird zur Blut-Bindesubstanz.

Ich stimme also, wie schon Eingangs hervorgehoben, mit His in einer Hauptsache, in der Unterscheidung der archiblastischen von den parablastischen Geweben, überein. Auch darüber, welche von den definitiven Geweben des Körpers wir zu den archiblastischen, welche zu den parablastischen zählen sollen, herrscht kein namhafter Zwiespalt (vgl. darüber weiter unten). In einem andern Hauptpunkte dagegen gehen wir weit auseinander. Bei His findet sich eine strenge durch nichts vermittelte Scheidung zwischen beiderlei Gewebsgruppen; nirgends, auch nicht einmal in der Eizelle, besteht zwischen ihnen ein Berührungspunkt. Ich gehe nicht so weit. Wie unschwer aus meiner Darstellung ersichtlich sein dürfte, ist im Protoplasma der Eizelle und dem Furchungskern die gemeinsame Quelle aller Gewebe gegeben: die Anlagen der einen Abtheilung (der archiblastischen) entwickeln sich nur früher, die andern (parablastischen) später, jedoch aus demselben

---

Zellenbildungsprocesse begreifen, welche direct am Material der Eizelle vor sich gehen — nicht an den Zellen der Keimblätter —, so lässt sich der Name „secundäre Furchung“ auch vertheidigen.



Protoplasma. Hier besteht also zwischen His und mir ein einschneidender Unterschied der Ansichten, der die weittragendsten Consequenzen birgt. Nach His' Theorie z. B. würde es gar nicht möglich sein, dass einmal aus einem Leucocyten parablastischer Abkunft etwa eine Epithelzelle, oder eine Muskelzelle, oder sonst irgend etwas archiblastisches entstünde, oder umgekehrt; während bei meiner Auffassung eine solche Möglichkeit wenigstens nicht von vorn herein ausgeschlossen ist. Ob factisch so etwas vorkommt, ist freilich eine andere Frage, und bin ich zur Zeit, gestützt auf zahlreiche eigene neuere Untersuchungen über die Regeneration der Gewebe, durchaus nicht geneigt anzunehmen, dass unter normalen Verhältnissen sich Epithelien aus Bindegewebszellen, oder aus Muskelzellen, oder aus Nervenzellen regenerirten, oder dass sich einmal Bindegewebe aus Epithelien oder Muskelfasern u. s. w. entwickelte. Weder meine eigenen Erfahrungen, noch eine gewissenhafte Prüfung der verlässlichen Literatur haben mir irgend einen positiven Anhaltspunkt dafür gegeben. Ich darf wohl hinzufügen, dass ich auch hinsichtlich der pathologischen Neubildungen meinem früheren Standpunkte durchaus treu geblieben bin. Freilich kann ich jetzt in dieser Beziehung weniger mehr aus eigener Erfahrung, als aus der Erwägung der neueren Publicationen Anderer sprechen. Immerhin darf ich sagen, dass ich darin noch keine zwingenden Gründe gefunden habe, meinen bisherigen Standpunkt zu verlassen.

Man könnte mir nun vielleicht einwenden, dass ich gar kein Recht hätte, die Gewebe später auseinander zu halten, von einer Specificität derselben zu sprechen, wenn ich eine gemeinsame Ursprungsquelle annehme. Ein solcher Einwand berücksichtigt aber nicht den Umstand, dass die Anfangs mehr indifferenten Bildungszellen im weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung sehr wohl einen specifischen Character erlangen können, den sie von diesem Zeitpunkte ab bewahren und auch auf ihre Nachkommen übertragen. Dass dieser Character unter allen Umständen „indelebilis“ sei, soll damit nicht behauptet werden. Wie es aber neben dem Anpassungs-Vermögen auch eine Vererbung gibt, so können auch, meiner Meinung nach, im Reiche der Gewebe einmal erlangte und durch Jahrtausende bewahrte Charactere der Nachkommenschaft als zunächst unveräusserliches Gut übermacht werden. Dabei gibt es, wie im Reiche der Individuen, so auch unter den Geweben grössere

und geringere Verschiedenheiten. Durch eine grössere Kluft getrennt sind die archiblastischen und die parablastischen Gewebe von einander, als die verschiedenen archiblastischen Gewebe, oder gar die Varianten der parablastischen Gewebe unter sich. Bei diesen letzteren sind bekanntlich Uebergänge von einem zum anderen nichts seltenes. Bei den niederen Organismen scheint eine scharfe Trennung zwischen Epithel- und Muskelgewebe nicht zu bestehen, wenigstens sind Uebergänge bekannt gemacht worden<sup>1)</sup>. Und was das Verhältniss zwischen Epithel und Nervengewebe betrifft, so wissen wir ja, dass eine und dieselbe Keimblattanlage auch bei den höchstorganisirten Geschöpfen beide noch vereinigt; haben dieselben sich aber aus dieser Anlage einmal gesondert, dann tritt auch eine bleibende Trennung ein.

Alles dieses zeigt, dass eine genetische Sonderung der Gewebe in archiblastische und parablastische, so wie eine weitere Differenzirung dieser in Unterabtheilungen, sehr wohl vereinbar ist mit der Auffassung, dass sie alle eine gemeinsame Wurzel im Eiprotoplasma haben, und dass wir nicht nöthig haben, mit His die Trennung im Archiblast und Parablast auch bis in die Anfänge der Eizelle zu übertragen.

---

Die von mir hier vertretene Auffassung stimmt in manchen Punkten mit der Lehre der Brüder Hertwig<sup>2)</sup> überein. Ich habe wohl nicht nöthig, hier eine Analyse ihrer hochbedeutenden Arbeit zu wiederholen, da His eine solche in ausführlicher Weise mit wohlbegründeter Kritik gegeben hat (Parablast p. 89 ff.). Nur auf die Unterschiede möchte ich aufmerksam machen, welche zwischen dem Hertwig'schen „Mesenchym“ und dem Parablast in dem von mir angenommenen Sinne bestehen:

---

1) N. Kleinenberg: Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig, 1872. 4. — O. Hertwig: Ueber die Muskulatur der Coelenteraten. Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. und Naturw. für 1879. p. 142. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XIII. Vgl. auch O. u. R. Hertwig: Die Actinien. Ibid. Bd. XIV. p. 42.

2) Oscar und Richard Hertwig: Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jen. Zeitschr. für Naturw. XV. 1882.

Zunächst vermisst man in der Hertwig'schen Darstellung eine präzise Angabe über die Quellen des von ihnen sogenannten Mesenchym-Gewebes. Die Brüder Hertwig lassen dasselbe aus Wanderzellen entstehen, welche aus dem „epithelialen Verbande“ ausscheiden, das heisst also von einem der bereits gebildeten Keimblätter abstammen, und in den Interstitien dieser Keimblätter ohne feste Ordnung sich ablagern (s. l. c. p. 3. 80. 120. 122.) Wir bleiben dabei über die Herkunft dieser Zellen, wenn wir dieselbe genauer angeben sollen, im Dunkeln; nur bezüglich ihrer Gruppe der „Enterocoelier“, wozu auch die Wirbelthiere gehören, geben die Verff. an, dass hier das Mesenchym meist von den Wandungen der Leibeshöhle ausgehe. — Ich habe hier den Versuch gemacht, die Abstammung des Parablasten genauer zu formuliren. — Von den subgerminal bei den Meroblastiern auftretenden Kernen und Zellen ist bei den Brüdern Hertwig nirgends die Rede; ferner wird z. B. beim Vergleiche des Mesenchyms der Mollusken mit denen der Ctenophoren (pag. 8) ziemlich summarisch verfahren. Es ist doch sicherlich keine so „geringfügige Verschiedenheit“, ob eine Zelle aus Zellen abgeleitet wird, die schon Bestandtheile von Keimblättern sind, oder von Elementen, die, wie bei den Mollusken, mit der Furchung noch nicht fertig sind. Darin liegt eben der Hauptunterschied meiner Auffassung von der der Brüder Hertwig, dass meine Parablastzellen von Elementen abstammen, welche noch zum Furchungsmaterial gehören, während ihre Mesenchymzellen schon Bestandtheile der Keimblätter waren oder doch von solchen herrühren. Immerhin lässt sich aber bezüglich der Herkunft der Zellen eine Verständigung zwischen der Hertwig'schen Auffassung und der meinigen leichter finden, als zwischen mir und His. Mit His theile ich aber ein Bedenken gegen das Mesenchym, und zwar gegen seine weiteren Umwandlungen, wie diese von den Brüdern Hertwig zugelassen werden. Nicht allein Binde substanzgewebe, sondern auch Nerven und Muskelzellen sollen aus demselben hervorgehen und ist damit einer strengeren Scheidung zwischen Mesenchym und archiblastischen Geweben (epithelialen Keimblattproducten Hertwig) wieder der Boden entzogen. Ich kann mich in dieser Beziehung den Einwänden, welche His vorgebracht hat, nur anschliessen, und müsste vorzugsweise dessen Argumente wiederholen, wenn ich des weiteren hier darauf eingehen wollte.

---

Ein Umstand ist hier noch zu berühren, ich meine das Verhältniss des Parablasten zum Hypoblasten, da die Angabe, dass der Hypoblast sich aus Parablastzellen aufbaue, oder doch verstärke, von verschiedenen Seiten gemacht worden ist. So haben Lereboullet<sup>1)</sup>, van Bambeke<sup>2)</sup>, Kupffer<sup>3)</sup> und Gensch<sup>4)</sup> diese Meinung für Knochenfische ausgesprochen, Balfour (Elasmo-branch fishes, an mehreren Orten, z. B. p. 51. 57 und 89) für die Selachier, Kupffer<sup>5)</sup> für die Reptilien. Und bei den Amphibien gibt Götte<sup>6)</sup> ja an, wie wir gesehen haben, dass das Blut aus Dotterzellen entstehe, denselben Elementen, welche sich nach ihm auch gelegentlich an der Bildung des Hypoblasten betheiligen können. Man wolle hiezu auch die neueren Arbeiten von Scott und Osborn über die Entwicklung von Triton (Quart. Journ. m. Sc. 1879), sowie von Scott (Morphol. Jahrb. VII. u. Quart. Journ. m. Sc. 1881) und Nuel (Arch. de Biologie. T. II 1881) über Petromyzon vergleichen.

His legt nun entschieden Verwahrung gegen eine derartige Meinung ein (cf. Parablast p. 73). Bezüglich der Vögel<sup>7)</sup> und Knochenfische leitet er den weiteren Zuwachs des Hypoblasten, wie oben bereits angegeben wurde, von demjenigen Protoplasma ab, welches meinen Keimfortsätzen entspricht; für die übrigen Vertebratenklassen geht er auf die Bildung des Darmepithels nicht weiter ein. Für mich besteht gar keine Schwierigkeit zuzulassen, dass dasselbe protoplasmatische Material, welches die Parablastzellen erzeugt, auch dem Hypoblasten einen Zuwachs liefern könne, mit andern Worten: dass z. B. beim Hühnchen Zellen, welche aus den

1) Lereboullet: Recherches d'Embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse. Mém. de l'Acad. des Sc. Paris 1862.

2) van Bambeke, Ch.: Recherches sur l'embryologie des Poissons osseux. Mém. couronnés et Mém. de savants étrangers de l'Acad. royale de Belgique. Vol. XL. 1875.

3) Kupffer: Zoologischer Anzeiger 1879. Nr. 39. 42. 43.

4) Gensch: Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. Dieses Arch. XIX. p. 144.

5) Kupffer: Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere. Arch. für Anat. und Entwicklungsgesch. 1882. p. I (16).

6) Götte, A.: Entwicklungsgeschichte der Unke (l. c.), s. besonders p. 260 und 265.

7) His: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. l. c. 1876. p. 274 (285).

Keimfortsätzen sich bilden, später dem Verbande des Hypoblasten zufallen und zu Darmepithelien werden, oder, dass einzelne Dotterzellen von Amphibienembryonen, statt zu zerfallen oder bei der Blutbildung Verwendung zu finden, zu Hypoblastzellen sich umgestalteten. Wohlverstanden gehe ich nicht so weit zu behaupten, dass eine Zelle, die schon den definitiven Character, entweder als Darmepithelzelle oder als Parablastzelle, gewonnen hat, später sich noch, die erstere in eine Parablastzelle, die letztere in eine Darmepithelzelle, metamorphosiren könnte; dafür fehlt bis jetzt jeglicher bestimmte Anhalt. Nur so lange die Zelle noch den indifferenten Typus einer Dotterbildungszelle, bezw. einer secundären Furchungszelle, bewahrt, besitzt sie die Fähigkeit einer Umwandlung nach beiden Seiten. Selbstverständlich ist auch die Möglichkeit nicht abzuweisen, dass diese anscheinend indifferenten Zellen doch schon für die eine oder die andere Anlage praedestinirt sind; aber wir sind bis jetzt nicht im Stande, diese Bestimmung den jung gebildeten Zellen anzusehen. — Indem His selbst aus seinem interglobulären Protoplasma im Keimwalle Hypoblastzellen ableitet, unterstützt er, wie ich noch bemerken möchte, die Meinung der Uebrigen, insofern diese ja den Parablasten auf dieselbe Quelle zurückführen.

---

Bisher habe ich mich fast ausschliesslich an die Arbeiten von His gehalten; es erübrigt noch, die Angaben der anderen Autoren, welche meiner Auffassung entweder günstig sind, oder ihr entgegenstehen, anzuführen, so weit dies nicht bereits geschehen ist.

Balfour<sup>1)</sup> stimmt in der Gesamtauffassung der Eistruetur und der Erklärung der Furchungsformen auf Grund dieser Structur in allen wesentlichen Dingen mit mir überein. Von ihm rührt auch der erste Nachweis eines vom Keim ausgehenden protoplasmatischen Netzwerkes im Dotter meroblastischer Eier her (bei Selachiern und Reptilien). Ferner spricht Balfour eingehend von einer Zellenbildung aus dem Protoplasma dieses Netzwerkes; die zu den Zellen gehörigen Kerne lässt er noch „frei“, auf dem Wege einer generatio spontanea, entstehen, beobachtete jedoch auch Theilungserscheinungen an ihnen<sup>2)</sup>. Ueber die Verwendung dieser Zellen ist bei Balfour nur

1) Balfour: *Elasmobranch fishes* p. 1, 39, 53, wo auch auf ähnliche Beobachtungen eines Netzwerkes von Fol (Geryoniden), Metschnikow (Coelenteraten) und Eimer (Reptilien) hingewiesen wird, pag. 55 und 89. — Vergleichende Embryologie, übers. von Vetter p. 57 und p. 88 ff.

2) Siehe hierüber besonders: *Vergl. Embryologie* I, p. 103 seqq.

wenig angegeben; dass er einen Theil von ihnen zu Hypoblastzellen werden lässt, wurde vorhin schon bemerkt. In der Monographie über die Selachier wird, l. l. c. c., angedeutet, dass sie auch zur Blutbildung in Beziehung stehen sollen; Genauerer fehlt jedoch sowohl hier wie in der vergleichenden Embryologie, in der überhaupt von der Blutbildung kaum die Rede ist. Das Bindegewebe lässt Balfour theils von den Urwirbeln, theils von den Seitenplatten des Archiblasten ausgehen (s. Vergl. Embryologie II. p. 44—46.)

Von Torpedo-Eiern erwähnt auch Alexander Schultz<sup>1)</sup> in sehr bestimmter Weise das protoplasmatische Netzwerk im Dotter.

van Bambeke<sup>2)</sup> hat eine ähnliche Angabe für das Ei von Tinca und anderer Cyprinoiden. Dagegen soll bei Lota eine scharfe Trennung zwischen Dotter und Keim bestehen. — An den Eiern aller Knochenfische ist aber seit Lereboullets (l. c.) und Kupffers<sup>3)</sup> Untersuchungen eine protoplasmatische Rindenschicht genau bekannt, welche mit dem Keime zusammenhängt, und namentlich in eine besondere, zwischen Nahrungsdotter und Keim befindliche Schicht: „couche intermédiaire“ van Bambeke<sup>4)</sup> übergeht. Letzterer l. c. sowie E. Klein<sup>5)</sup>, haben diese Schicht am genauesten studirt; sie geben an, dass sie sich später furcht, als der eigentliche Keim, und zwar in der Art, wie ich den Process der „secundären Furchung“ hier beschrieben habe. Das heisst, es treten scheinbar freie Kerne in ihr auf, um welche sich das Protoplasma später zu Zellenindividuen gruppirt. Diese Schicht ist reicher an Dotterelementen, als der Keim im engeren Sinne. (Man kann das offenbar auch so beschreiben, dass man sagt, es sei keine scharfe räumliche Grenze zwischen Keim und Dotter vorhanden; ersterer gehe durch die Couche intermédiaire in letzteren über, und zwar mittelst allmählich abnehmender Protoplasmafortsätze — m). van Bambeke lässt vorzugsweise Hypoblastzellen aus seiner couche intermédiaire hervorgehen; bezüglich der Entwicklung von Blut-Bindesubstanz äussert er sich, ebenso wie Klein, der übrigens in einigen Nebendingen von van Bambeke abweicht, noch unbestimmt. Sicher bringt erst Romiti<sup>6)</sup>, welcher im Strassburger anatomischen Institute eine sehr eingehende Untersuchung über die Entwicklung von Lachs- und

1) A. Schultz: Zur Entwicklungsgeschichte des Selachier-Eies. Dieses Archiv XI. p. 569 (577).

2) Ch. van Bambeke: Poissons osseux, l. c.

3) C. Kupffer: Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Dieses Archiv IV. p. 209 (216 seqq.)

4) Ch. van Bambeke: Premiers effets de la fécondation sur les oeufs des poissons etc. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Belge. T. 74. Nr. 16. p. 1056. 1872.

5) E. Klein: Observations on the early development of the Common trout. (Salmo fario.) Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XVI. p. 113.

6) G. Romiti: Studi di embriologia III, sullo sviluppo del sangue. Rivista clinica di Bologna. Nvbr. 1874. p. 377.

Forellen-Eiern angestellt hat, wieder die subgerminal entstehenden Zellen mit der Blutbildung in Verbindung, nachdem bekanntlich schon C. Vogt<sup>1)</sup> und Aubert<sup>2)</sup> die letztere an der Oberfläche des Dotters constatirt hatten.

Dass die fraglichen Bildungen — die von mir sogenannten secundären Furchungszellen — in der That Zellen seien, ist nicht von Allen anerkannt, ebensowenig, dass sie an dem Orte, wo sie zuerst gesehen werden, entstanden. So hält Oellacher<sup>3)</sup> eine Einwanderung derselben vom Keim her für möglich, und ist neuerdings diese Auffassung von W. Wolff<sup>4)</sup> wieder angenommen worden. Ausser van Bambeke, Klein und Romiti sprechen sich besonders noch Owsjannikow<sup>5)</sup> und Kupffer<sup>6)</sup> für ihre Zellennatur aus, während His (Parablast, 71) Bedenken dagegen äusserst. Kupffer in seiner werthvollen Abhandlung über den Ostseehäring geht am genauesten auf diese Seite der Sache ein. Es scheint mir, seinen Befunden zu Folge, gar kein Zweifel an der Deutung der in Rede stehenden Gebilde als Zellen mehr möglich zu sein. Ueberhaupt ist die Abhandlung Kupffers noch in mehrfacher Beziehung, sowohl für die Lehre vom Parablasten im Allgemeinen, als auch für die von mir angenommene Theorie wichtig. Kupffer stellt die merkwürdige Thatsache fest, dass im unbefruchteten Keime des Häringseies noch keine räumliche Sonderung von Keim und Nahrungsdotter besteht. Zwischen den Dotterkugeln befände sich das Eiprotoplasma in Form eines spärlich entwickelten Gitterwerkes zerstreut. Erst mit dem Zutritte der Spermatozoen trete eine Sonderung ein, indem das Protoplasma sich an die Oberfläche des Eies beuge, dort an einer Stelle sich als „Keim“ besonders stark anhäufe, aber auch von den Rändern dieses Keimes aus als dünne Rindenschicht an der gesamten Eioberfläche sich hinziehe. Kupffer meint, dass in Folge der Befruchtung das Eiprotoplasma, auf Kosten des Nahrungsdotters durch eine Art Assimilation des letzteren, sich rasch vermehre. Wie dem auch sein möge, es begreift sich nach dieser Darstellung, dass beim Häringe weder der Keim noch das Rindenprotoplasma vom Nahrungsdotter

---

1) C. Vogt: Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.

2) H. Aubert: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. VII. 1856. s. a. Ibid. V. 1854.

3) J. Oellacher: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. XXII, Heft 4 und XXIII. Heft 1.

4) W. Wolff: Ueber die Keimblätter des Huhns. Dies. Arch. Bd. XXI. pag. 45.

5) Ph. Owsjannikow: Ueber die ersten Vorgänge der Entwicklung in den Eiern von *Coregonus lavaretus*. Bull. de l'Acad. de St. Petersbourg. XIX. 1874.

6) C. Kupffer: Die Entwicklung des Haringes im Ei. Jahresbericht der Commission zur wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1874, 1875, 1876. Berlin 1878. p. 175—226.

scharf gesondert sein können und dass Fortsätze der Keimmasse und des Rindenprotoplasmas zwischen die Dotterelemente eindringen müssen. Der ganze Vorgang erinnert an die Verhältnisse bei manchen Arthropoden, auf welche vorhin verwiesen wurde. — Nach Kupffers Darstellung furcht sich nun zunächst der obere Theil des Keims, während eine basale Schicht desselben nebst dem Rindenprotoplasma nicht von der Furchung betroffen wird. Die basale Schicht, subgerminale Platte Kupffer, verdickt sich in ihren Randtheilen und geht dort continuirlich in die Rindenschicht über. Hier stimmt Kupffer durchaus mit van Bambeke und Klein überein. Nach abgelaufener Furchung sollen nun in diesem der Furchung nicht unterliegenden Theile des Ei-Protoplasmas freie Kerne entstehen; diese umgeben sich mit Protoplasmahöfen, und die so gebildeten Zellen treten zum Hypoblasten zusammen. — Nach der in Kupffers Laboratorium entstandenen Arbeit von Gensch (l. c.) ist es auch wohl für den Häring wahrscheinlich, dass die Blutzellen aus diesem Material hervorgehen, wenngleich Kupffer selbst für den Häring diesen Nachweis nicht führen konnte, da hier die Blutzellen auffallender Weise sich sehr spät, erst nach dem Ausschlüpfen der Fischchen, bilden, in einem Stadium, welches nicht weiter verfolgt wurde.

Kupffer scheidet streng zwischen den durch den Furchungsprocess hergestellten Zellen und den mit freier Kernbildung entstandenen und adoptirt die Trennung von His in archiblastische und parablastische Gewebe. Freilich besteht zwischen His und ihm die grosse Differenz, dass Kupffer den Hypoblasten seinen parablastischen Geweben zuzählen muss. Es scheint mir demgemäss der Passus in Kupffers Arbeit, welcher im Sinne einer Scheidung von Archiblast und Parablast für His eintritt, nicht ganz an seinem Platze, da nicht nur diese schwerwiegende Differenz bestehen bleibt, sondern Kupffer auch noch die Annahme von His, dass der Nebendotter zelliges Material enthalte, bezw. formell bilde, zurückweist. Die scharfe Trennung, welche Kupffer, l. c. p. 206—208, zwischen dem sich furchenden Keime und seiner subgerminalen Platte und Rindenschicht einführt, ist nicht wohl gerechtfertigt, denn nach Kupffers eigenen Aeusserungen stellt anfangs das Rindenprotoplasma und die subgerminale Platte mit dem Keime ein Continuum dar; die Sonderung erfolgt erst später durch den Furchungsverlauf (p. 206 und 207). Dass aber die Furchung hier eine Sonderung bedingen muss, folgt aus der Anordnung und der Beschaffenheit der betreffenden Theile. Zunächst enthält die subgerminale Platte, wie aus Kupffers Darstellung sich entnehmen lässt, mehr Nahrungsdotterelemente, als der eigentliche Keim, kann also an der Furchung sich nicht so prompt betheiligen, wie das reinere Protoplasma des Keimes; ferner aber ist das Rindenprotoplasma vom Furchungscentrum zu weit entfernt, und muss auch schon wegen seiner Anordnung in einer dünnen Schicht ganz andere äussere Erscheinungen bei der Zerfällung in Zellen darbieten. Endlich wird Kupffer gewiss zugestehen, dass die Annahme einer freien Kernbildung nach unsern neueren Erfahrungen nur mit äusserster Vorsicht zulässig sei. Kupffer hat, das erkenne ich bereitwillig



an, diese Vorsicht nicht ausser Acht gelassen, aber auch den strengen Beweis für eine generatio spontanea der Kerne nicht geführt. Es ist also sicher nicht unstatthaft, wenn ich die so wichtigen Beobachtungen Kupffers in dem von mir hier acceptirten Sinne zu erklären suche und darin eine Unterstützung meiner Auffassung vom Archiblast und Parablast zu finden vermeine.

Wenn ich im Vorhergehenden die Meinung aufgestellt habe, dass die Kerne der Parablastzellen nicht durch generatio spontanea entstünden, sondern vom Furchungskern abstammten, so gibt C. K. Hoffmann<sup>1)</sup> dafür einen willkommenen Beleg. An den durchsichtigen Eiern von *Scorpaena* u. A. constatirte er die Bildung eines Furchungskerns durch Conjugation des Eikerns und Spermakerns im Sinne O. Hertwigs. Die erste Theilung des Furchungskerns liefert zwei Tochterkerne, von denen einer im Keime verbleibt, der andere in den Nahrungsdotter hinabsinkt; letzterer liefert durch fortgesetzte Theilung zahlreiche Kerne, die man wohl ungezwungen als Kerne der Parablastzellen ansehen darf. Freilich nimmt Hoffmann eine Betheiligung von Parablastzellen am Aufbau des Embryo nicht an. — Bezüglich der Bedenken gegen eine freie Kernbildung bei der Furchung wolle man auch W. Flemmings Aeusserungen (dies. Arch. XVIII. p. 360 ff.) vergleichen.

Die Amphibien anlangend, so ist wohl Götte<sup>2)</sup> der Erste, der die Blutzellen von den Dotterzellen, also von ausserhalb der eigentlichen Embryonalanlage gelegenen Elementen, ableitet. Dieselbe Ableitung gibt er später<sup>3)</sup> für das Hühnchen und die Knochenfische, und hält sie in seinen weiteren Publicationen über die Batrachier-Entwicklung<sup>4)</sup> aufrecht. Wenn sonach zwischen Götte und His eine gewisse Uebereinstimmung besteht, so ist doch hervorzuheben, dass Götte die Binde substanz nicht mit dem Blute zusammen, sondern von der archiblastischen Keimanlage entstehen lässt und ausserdem gegen die hier ebenfalls zurückgewiesene Auffassung von His, als sei der Nebendotter leucocytären Ursprunges und liefere die Parablastzellen, polemisiert (Entwicklung der Unke, p. 554). Wenn Götte (dieses Arch. X) von „Dotterzellen“ auch beim Huhn und bei den Teleostiern spricht, so meint

---

1) C. K. Hoffmann: Vorläufige Mittheilung zur Ontogenie der Knochenfische. Zool. Anzeiger 1880, Nr. 71 und 72. S. a.: Contributions à l'histoire du développement des Plagiostomes. Archives Néerlandaises T. XVI. 1881, und: „Zur Ontogenie der Knochenfische“, Abhandlungen der kgl. Akad. der Wissensch. zu Amsterdam 1881.

2) Götte: Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus. Dieses Archiv V, 1869, p. 90 (113).

3) Götte: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes bei Hühnerembryonen. Dieses Archiv X, 1874. p. 145.

4) Götte: Entwicklung der Unke. Leipzig 1875 (l. c.) und: Kurze Mittheilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. Dieses Archiv IX, 1873, p. 396 (411).

er damit ganz etwas anderes als His. Für Götte ist jedes Ei, sei es auch noch so gross, ein einheitliches Ganze; ein Unterschied zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter existirt nicht, somit auch kein reeller Unterschied zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern. Das Hühner- und Knochenfischei müssen genau so aufgefasst werden, wie das der Batrachier und beide könnten ebenso gut einer totalen Furchung unterliegen, wie das Batrachierei, wenn dieselben günstigen Bedingungen dafür vorhanden wären. Warum das Hühnerei z. B. sich nicht total furcht, erörtert Götte: Entwickl. der Unke p. 108 und: dieses Arch. X. p. 154. Die Argumentation kommt im wesentlichen darauf hinaus, dass die Kräfte, welche die Furchung bewirken, an der grossen Masse des Eies „erlahmen“. — Man vermisst bei Götte den Nachweis, weshalb denn die Knochenfischeier, die z. Thl. doch kleiner als die Eier der Batrachier sind, keine totale Furchung zeigen und liegt darin, abgesehen von vielem anderen, ein wunder Punkt der eigenthümlichen Furchungs-Theorie Göttes. — Es ist hier nicht der Ort, genauer auf diese einzugehen; nur ist hervorzuheben, dass Götte als „Dotterzellen“ bei Hühnern und Fischen diejenigen Zellen bezeichnet, welche bei dem nach abwärts in die Eimasse fortschreitenden und dort verlangsamten Furchungsprocesse zuletzt gebildet werden, während die früher entstandenen sich schon zu den Keimblättern zusammengelagert haben. Beim Hühnchen sind diese Dotterzellen alle gross und körnerreich; sie entsprechen den von vielen Autoren, z. B. Peremeschko, beschriebenen grossen körnigen Elementen. Die rascher und zu Anfang gefurchten Zellen, welche sich zu den beiden primären Keimschichten ordnen, nennt Götte in ihrer Gesamtheit: „Keim.“ Wenn er überhaupt einen Gegensatz zwischen „Keim“ und „Dotterzellen“ macht, welches befremden könnte, da nach Götte ja beide einem völlig gleichen Materiale entstammen und durch denselben Process gebildet werden, so begründet er das mit Rücksicht auf die verschiedene Lage, Anordnung, zeitliche Differenz der Bildung und die verschiedene spätere Bedeutung der beiderlei Zellengattungen.

Wie man sieht, stimmt Götte in manchen Beziehungen wieder mit dem von mir hier vertretenen Standpunkte überein: so unter anderem darin, dass zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern keine Grenze sei, darin, dass der Furchungsprocess sich nicht auf das, was Stricker „Keim“ genannt hat, beschränke, sondern in den Nahrungsdotter der Autoren eingreife; freilich geschieht das in anderer Weise, als ich es interpretire. Wenn man aber wieder liest, wie Götte, dieses Arch. X, pag. 196, die Bildung seiner Dotterzellen bei den Knochenfischen schildert, so ist eine fast vollständige Uebereinstimmung nicht zu verkennen. Hinzufügen will ich noch, dass Götte (ebendasselbst p. 151) die scheinbar freien subgerminalen Kerne beim Hühnchen von dem Kernmaterial der Furchungszellen abzuleiten geneigt ist, und für die Knochenfische auf jene beim Hühnchen gefundenen Kerne verweist. In diesem Punkte würde also auch, ungeachtet mancher Differenzen, welche bei Götte bezüglich der Furchungskernbildung bestehen, eine Ueber-

einstimmung vorhanden sein. Vielleicht legt Götte übrigens jetzt selbst nicht mehr so viel Gewicht auf das, was er in seinem grossen Werke über den Furchungsprocess und die dabei statthabende Kernbildung geäussert hat.

Die Untersuchungen Disse's, l. c., und die Angabe Balfours von subgerminalen Kernen im Hühnereie sind schon erwähnt worden; desgleichen Kupffers diesbezügliche Mittheilungen für das Ei der Reptilien. Hier sind nur noch, was die Sauropsiden anlangt, Gassers<sup>1)</sup> Bemerkungen nachzutragen. Letzterer beschreibt ebenfalls, wie His, die interglobulären vom Keime ausgehenden Protoplasmafortsätze im Keimwalle von Hühner- und Gänseembryonen; das Protoplasma soll sich auf Kosten der Dotterkugeln ernähren und damit an Masse zunehmen. In demselben treten Kerne auf — woher? wird nicht angegeben — namentlich an den Knotenpunkten der netzförmig verbundenen Protoplasmafortsätze. Um diese Kerne gliedert sich das Protoplasma zur Bildung von „Keimwallzellen“ ab. Letztere werden hauptsächlich zur Bildung von Blutkörpern und Gefässwandungszellen verwendet, rücken indessen auch in den Mesoblasten ein, wo ihr Schicksal unbestimmt bleibt. Gasser schildert, wie unter Umständen, unter Verbrauch der Dotterkugelsubstanz, sich das Keimwallprotoplasma an Stelle einer oder der anderen Dotterkugel setzen könne. Bei der Zellenbildung entstanden dann, am Platze solcher Dotterkugeln, Nester von Zellen. Gasser's Auffassung dient also auch dem hier vertretenen Standpunkte zur Stütze.

Kölliker<sup>2)</sup> hebt wiederholt hervor (z. B. p. 46), dass beim Hühnereie der Keim (Bildungsdotter, Reichert) nicht scharf vom Nahrungsdotter abgegrenzt sei; auch während des Ablaufes der (primären) Furchung bleibt dieses Verhältniss zwischen Keim und Nahrungsdotter (hier zunächst weissem Dotter) ungeändert (p. 71 und 77). Die Masse des Keimes nimmt während der Furchung zu, ergänzt sich, wie Kölliker meint, aus dem weissen Dotter. (Ich erinnere hier an die Angaben von Kupffer und Gasser.) Nach Kölliker (wie nach Götte) wäre überhaupt keine Grenze zwischen Bildungsdotter (Keim) und Nahrungsdotter anzugeben; erst mit der vollendeten Furchung wisse man, was zum Bildungsdotter gehöre. Hierin wieder differirt nun Kölliker von meiner Auffassung sowohl, wie von Götte. Ich lege, wie Balfour, den Schwerpunkt auf das activ bei der Furchung sich betheiligende Protoplasma; dieses kann eine Menge Nahrungsdotterelemente mit in den Furchungsprocess hineinziehen, wie es andererseits sehr wohl denkbar ist, dass in dem sich nicht furchenden Theile des Eies noch eine ansehnliche Masse Protoplasma stecken bleibt, welches sich niemals formell am Aufbau des Embryo betheiligt. Die Argumentation Köllikers ist,

1) Gasser: Der Primitivstreif bei Vogelembryonen (Huhn und Gans). Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissensch. in Marburg. XI. Supplement. Cassel 1879. 4. p. 55 und 87.

2) A. Kölliker: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.

wie man sieht, eine andere, und seine weitere Darstellung ist ebenfalls dem hier Vertretenen nicht günstig. Kölliker lässt nur diejenige Zellenbildung zu, welche das Resultat des von mir als „primäre Furchung“ (Furchung sensu strict. Autt.) bezeichneten Processes ist. Ist diese Furchung (beim meroblastischen Ei) vorbei, so liefert der nicht gefurchte Eirest keine Zellen mehr, sondern dient nur noch als Nahrungsmaterial für die bisher gebildeten Zellen, die sich durch Theilung vermehren und alle Körpergewebe bilden. Einen Unterschied zwischen archiblastischen und parablastischen Geweben, selbst in dem gemilderten Sinne, wie ich ihn hier acceptire, erkennt Kölliker nicht an (p. 48, 50, 102, 178, 1009.) Das, was His „Keimwall“ nennt und aus weissem Dotter und Keimfortsätzen zusammengesetzt betrachtet, bezeichnet Kölliker als „Keimwulst“ und sieht es, ebenso wie H. Virchow<sup>1)</sup> als ausschliesslich aus grossen Hypoblastzellen bestehend an. Hier ist also eine Anknüpfung weder an His, noch Götte, noch an das hier Vertretene möglich. Ich bemerke nur, dass ich ausser Stande bin, mich der Kölliker'schen Deutung des Keimwalles anzuschliessen und verweise besonders auf die von Disse l. c. dagegen vorgebrachten Bedenken.

Die Kerne im Keimwall des Hühnchens sind auch von Rauber<sup>2)</sup> beschrieben worden, werden aber von Kölliker in Abrede gestellt (l. c. 1010). In seiner neuesten Arbeit: Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens; Festschrift zur Jubelfeier der Universität Würzburg, 1882, leitet Letzterer (pag. 45) die gesammte Blut-Bindesubstanz, in Uebereinstimmung mit dem eben Referirten, vom Mesoblasten ab, letzteren so aufgefasst, dass er entweder vom Ectoblasten oder Entoblasten, oder von beiden zugleich, entstehe. Von Zellen, die meinen secundären Furchungszellen zu vergleichen wären, ist auch hier keine Rede. Ich komme weiter unten, bei der speciellen Besprechung des Mesoblasten, auf diese eben citirte Abhandlung noch zurück.

Was bezüglich der Literatur der Evertebraten hierher gehört, ist bereits passenden Orts notirt worden; desgleichen ist die bedeutsame Arbeit der Brüder Hertwig schon in Rede gewesen.

## VI.

Versuchen wir nunmehr zum Schlusse eine Gruppierung und kurze Characterisirung der Gewebe nach ihrer Entwicklung. Dieselbe wird im Ganzen ebenso ausfallen müssen, wie die von

1) H. Virchow: Beobachtungen am Hühnereie über das dritte Keimblatt im Bereiche des Dottersackes. Dissertatio inaug. Virchow's Archiv. 62. Bd. 1874.

2) Rauber: Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens. Morphol. Jahrbuch II. p. 550.

Hier, wenn ich auch in einzelnen Punkten von ihm abzuweichen gezwungen bin. Ich theile ebenfalls in folgender Weise ein:

A) Archiblastische Gewebe:

1. Epithelgewebe,
2. Muskelgewebe,
3. Nervengewebe,

B) Parablastische Gewebe:

1. Leucocyten,
2. cytogene oder adenoide Bindesubstanz,
3. Endothelien,
4. farbige Blutkörperchen (Blut), (ferner: Lymphe, Synovia, Eiter),
5. pigmentirtes Bindegewebe,
6. Fettgewebe,
7. Schleimgewebe,
8. fasriges Bindegewebe,
9. Knorpel,
10. Knochen,
11. Zahnbein.

Die Epithelgewebe scheiden sich in Deckepithelien und Enchymepithelien, unter welchen letzteren ich die secernirenden Drüsenzellen verstehe, so weit sie embryologisch nachweisbar aus derselben Anlage mit den Deckepithelien hervorgehen. Die von solchen Drüsen gelieferten Secrete sind als „epitheliale Secrete“ zu bezeichnen und gliedern sich, je nach dem grösseren oder geringeren Gehalte an Flüssigkeiten, ungezwungen in eine Reihe, die etwa mit der Thränenflüssigkeit und dem Harn beginnt, dann durch Speichel, Magen- und Darmsaft, Galle, Schleim, Milch, Samen zum Ei führt, mit welchem gleichsam die secretorische Zelle selbst als Drüsenproduct erscheint. In den Cuticularbildungen sehe ich epitheliale Stützsubstanzen.

Alle 3 Keimblätter vermögen Epithelien zu liefern und ist die Anschauung unrichtig, als ob dazu nur die beiden Grenzblätter befähigt seien. Man muss vielmehr sagen: alle Zellen archiblastischen Ursprunges können unter gewissen Umständen Epithelien bilden, und halte ich für das wesentlichste Bildungsmoment die Lagerung der Zellen an einer freien, äusseren Oberfläche. Dass letzteres für die secernirenden Drüsen, ebenso wie z. B. für den Darm- und Respirationstractus, der Fall ist, erscheint ohne

weiteres klar; auch hat es kein Bedenken, wenn wir die Entwicklungsgeschichte entscheiden lassen, die Thyreoidea und die Hypophysis hier heranzuziehen. Ueber die Nebennierenzellen, die His hierher stellt, erlaube ich mir kein Urtheil, da deren Entwicklung noch nicht hinreichend sicher gestellt ist. Bekanntlich hat sie v. Brunn<sup>1)</sup> von den adventitiellen Zellen der grossen Unterleibsgefässe abgeleitet, während man sie neuerdings (Balfour Elasmobranch fishes) wieder mit Nervelementen in genetische Verbindung bringt. Bis zum embryologischen Austrage der Sache ist hier kein sicheres Urtheil zu fällen.

Schwieriger dürfte die Anerkennung der Fachgenossen dafür zu gewinnen sein, dass ich, ebenso wie Kölliker<sup>2)</sup>, auch die zellige Auskleidung des Coeloms, also der gesammten Leibeshöhle, (Pleura-Pericardial-Peritoneal-Scrotalhöhle) zu den ächten Epithelien rechne. Hierin differire ich mit His in einem wesentlichen Punkte. Zweien Einwendungen ist hier zu begegnen. Einmal dem Umstande, dass scheinbar die Coelomböhle keine äussere Oberfläche darstellt, dann der Darstellung von His, der ich früher selbst<sup>3)</sup> im Wesentlichen beipflichtete, als ob die zellige Bekleidung von Leucocyten abstamme, die durch die ursprünglichen archiblastischen Wandbekleidungs-elemente hindurch zur freien Coelomfläche hindurch gewandert wären, um, dort sich ausbreitend, deren späteren nunmehr ächt parablastischen Zellenbelag (Coelom-Endothel) zu bilden.

Was den Einwand betrifft, dass das Coelom keine äussere Oberfläche darstelle, so erlauben die neueren Untersuchungen von Alexander Agassiz<sup>4)</sup>, Metschnikow<sup>5)</sup>, Kowalevsky<sup>6)</sup>,

1) A. v. Brunn: Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwicklungsgeschichte der Nebennieren. Dieses Archiv VIII. 1872. pag. 618.

2) Kölliker: Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens l. c. pag. 45/46.

3) Waldeyer: Eierstock und Ei p. 122.

4) A. Agassiz: Embryology of the starfish. Contributions to the natural history of the united States. V. 1864.

5) E. Metschnikow: Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. impér. de St. Pétersbourg 1869. VII Sér. T. XIV. Nr. 8.

6) A. Kowalevsky: Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Ibid. T. XVI. Nr. 12. 1871 und: „Amphioxus“ l. c. dies. Arch. XIII. 1877. p. 181.

O. und R. Hertwig<sup>1)</sup>, Hatschek<sup>2)</sup> u. A. für mehrere Thierkreise demselben zu begegnen. So weit mir bekannt, hat zuerst Alexander Agassiz für die Echinodermen gezeigt, dass deren Leibeshöhle in Form eines paarigen Divertikels vom Urdarme sich abschnürt. Huxley hat später, seit für die Evertibratenreihe bei mehreren Abtheilungen ähnliches nachgewiesen war — jetzt kennt man es bei den Echinodermen, Brachiopoden, Enteropneusten und den Chaetognathen — eine Leibeshöhle dieses Ursprungs als ein Enterocoelom bezeichnet<sup>3)</sup>, und die Brüder Hertwig haben diejenigen Thiere, deren Leibeshöhle als ein Enterocoelom auftritt, Enterocoelien benannt. Von den Evertibraten fehlen bis jetzt noch ein Theil der Würmer (Platoden, Bryozoen und Rotatoria), die Mollusken und Cephalopoden; für die übrigen Würmer und die Arthropoden liegen jedoch Anhaltspunkte vor, dass bei ihnen die Sache sich ähnlich verhalte, und die Coelenteraten sind nicht im Besitze einer Leibeshöhle. (?) Bei Mollusken, Cephalopoden, Bryozoen, Rotatorien und Platoden bilden sich zwar auch Spalträume, die als Leibeshöhle angesehen werden, aber ihre Genese, so wie ihr anatomisches Verhalten ist ein völlig anderes; Huxley bezeichnet solche Räume als ein Schizocoelom. — Für weiteres verweise ich in dieser Beziehung auf die wiederholt genannte „Coelomtheorie“ der Brüder Hertwig.

Gehen wir zu den Vertebraten über, so haben uns die schönen Untersuchungen Kowalevsky's (s. dieses Archiv XIII l. c.), dem wir grade auf diesem Gebiete die wichtigsten Thatsachen verdanken, für den Amphioxus klar gezeigt, dass letzterer zu den Enterocoeliern gehört. O. Hertwig<sup>4)</sup> hat es im verflossenen Jahre in ausgezeichneter und gründlicher Darstellung höchst wahrscheinlich gemacht, dass auch die Amphibien hierher gerechnet werden müssen. Für den Amphioxus liegt schon durch Hatschek l. c. eine bestätigende Control-Untersuchung vor, und darf man daher

---

1) Coelomtheorie, l. c. Jenaische Zeitschrift.

2) Amphioxusentwicklung, l. c. Arbeiten aus dem zoologischen Institute in Wien.

3) Thomas H. Huxley: On the classification of the animal kingdom. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XV. New Ser. 1875. p. 52.

4) O. Hertwig: Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschr. für Naturw. XV. p. 286. 1882.

das Enterocoelom bei diesem Ahnherrn der Wirbelthiere als gesichert ansehen.

Selbst wenn aber die Hertwig'sche Darstellung der Coelomentwicklung bei den Amphibien sich nicht in vollem Umfange bestätigen sollte, ist eine Ableitung der Leibeshöhle der höheren Vertebraten von der Urdarmhöhle, dem „Archenteron“ Balfours, sehr wohl zulässig. Balfour zeigt in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte für die Selachier den Weg, auf dem dieses geschehen kann, und ich mag seinem Gedankengange gern zustimmen.

Wir wissen aber, dass bezüglich der Entstehung des Mesoblasten noch die grössten Meinungsverschiedenheiten zwischen den Forschern bestehen — man vgl. die neueren Arbeiten der Brüder Hertwig mit den Ergebnissen Köllikers, Kupffers, Kollers und His'. Was indessen Kölliker l. c., Kupffer l. c. (Reptilienentwicklung) und Koller<sup>1)</sup> darlegen, würde — freilich in ganz anderer Weise — der Coelombekleidung ebenfalls einen ächten Epithelialcharakter vindiciren, denn der Mesoblast wäre dann vollkommen ein Product des Epiblasten, einer Drüsenwucherung in compacter Form vergleichbar, in welcher der Hohlraum, das Coelom, erst später erschiene, ähnlich, wie es ja auch bei vielen Drüsen der Fall ist.

Noch von einem anderen Gesichtspuncte aus wird aber die Zurechnung des Coeloms zu den „Aussenräumen“ des Körpers zulässig erscheinen: ich meine durch die Communication, welche dasselbe bei den höheren Vertebraten stets mit der Aussenwelt eingeht, und zwar durch die bekannte Abdominalöffnung der weiblichen Tube, die in der Anlage ja auch bei dem männlichen Geschlechte vorhanden ist. Bei niederen Vertebraten finden wir solche Communicationen durch die Pori abdominales, wobei ich natürlich von dem Bauchporus des Amphioxus, als einer anderen Bildung, absehe. Die einfache Thatsache, der, wenn auch nachträglich, doch regelmässig eintretenden Communication mit der Aussenwelt spricht sehr dafür, dass wir es beim Coelom der Vertebraten mit einem Aussenraume, keinem Binnenraume im strengen Wortsinne, zu thun haben. Als solche Binnenräume sind die Höhlungen des Gefässapparates, die Gelenkhöhlen, die Sehnen-

---

1) K. Koller: Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Dieses Archiv XX, p. 174.



scheiden und Schleimbeutelräume, die Lymphräume um das Centralnervensystem und des Bulbus oculi, so wie des inneren Ohres zu bezeichnen. Diese zeigen bei ihrer Entwicklung niemals eine offene Communication mit einem Aussenraume des Körpers (Darmlumen, Respirationslumen, Urogenitallumen etc.) oder gar mit der Aussenwelt selbst; sie sind stets vollkommen abgeschlossen. Wenn Communicationen eintreten (Foramen Magendii und Aperturae laterales des IV. Hirnventrikels z. B.), so sind diese secundäre.

Ich sagte vorhin, dass ich Epithelien definiren möchte als „Zellenbeläge freier Oberflächen oder Aussenräume des Körpers, welche einen archiblastischen Ursprung haben“. Jetzt, nachdem ich „Aussenraum“ und „Innenraum“ des Körpers genauer definirt habe, wird der Begriff: „Epithel“ klar und scharf präcisirt erscheinen. Dass auch die zellige Auskleidung des Hirn-Rückenmarks-Ventrikels unter den Begriff „Epithelzellen“ falle, ist, ihrer Entwicklung nach, unbestreitbar.

His gesteht selbstverständlich zu — und ich komme damit zu dem zweiten der vorhin genannten Einwände — dass die Auskleidung des Coeloms bei dessen erstem Auftreten eine archiblastische sei und sonach gegen ihre Bezeichnung als Epithel beim Embryo nichts eingewendet werden könne. Aber später ändere sich das. Es sollen sich nämlich, wie vorhin bemerkt, Zellen parablastischen Ursprunges in Form von Leucocyten durch die epithelialen Zellen der primären Coelomwand hindurchdrängen, sich an der freien Oberfläche ansiedeln und, sich abplattend und aneinander-schliessend, einen neuen zelligen Ueberzug liefern, der nunmehr, nach der von His aufgestellten Definition, als ächtes Endothel bezeichnet werden müsste. Die in die zweite Reihe gedrängten früheren archiblastischen Elemente lässt His z. Thl. in Muskelzellen, z. Thl. in Harn- und Geschlechts-Epithelien übergehen. Diese Auffassung der Dinge ist bereits 1868 von His veröffentlicht und begründet worden<sup>1)</sup>.

Mich bewog vor 12 Jahren der grosse Umschwung, den v. Recklinghausens bahnbrechende Untersuchungen über die Lymphgefässe in unsern Anschauungen über das Bindegewebe und die serösen Cavitäten hervorriefen, zu der mit His' Meinung stimmenden Annahme, dass im weitaus grössten Theile des Coeloms

1) Entwicklung des Hühnchens, l. c. 172. 174.

die ursprünglich epitheliale Oberfläche durch eine bindegewebige ersetzt werden müsse, und selbst die Erkenntniss, dass die Oberfläche des Eierstocks und das Zellenkleid der Tube nimmer anders als „epithelial“ aufgefasst werden dürfe, brachten mich nicht dazu, die Vorstellung von der endothelialen (d. h. bindegewebszelligen) Auskleidung der übrigen Coelomfläche aufzugeben. Bekanntlich hat sich ja auch Pflüger, in seinem klassischen Werke über den Eierstock vor eine ähnliche Alternative gestellt, in demselben Sinne entschieden, wie später His und ich. Da ich nun mit dem Ausdrucke: „Peritoneum“ den Begriff einer in allen ihren Theilen bindegewebigen Haut verband, aus vielen andern Gründen aber mich gezwungen sah, dem Zellenbelage des Eierstockes einen epithelialen Character zu vindiciren, so wurde ich zu dem Schlusse gedrängt, dass das Ovarium, ebenso wie die Binnenfläche des Ostium abdominale Tubae, keinen Peritoneal-Ueberzug habe.

Ich kann diese Ansicht heute nur noch zum Theil aufrecht erhalten, und erachte es bei der Wichtigkeit der Sache für meine Pflicht, mich selbst, so weit es nothwendig ist, zu berichtigen. Begreiflicher Weise habe ich der Frage, wie der Zellenbelag des Coeloms — in specie des Peritoneums — aufzufassen sei, von meiner ersten Beschäftigung mit der Sache an, stets die regste Aufmerksamkeit geschenkt. Schon manche pathologische Erscheinungen, wie die Entwicklung von Tumoren epithelialen Characters im Bereiche des Coeloms, ferner eine grosse Anzahl vergleichend anatomischer Facta, wie z. B. die Eibildung vieler Evertrebraten, namentlich der höher entwickelten Würmer, an scheinbar beliebigen Stellen ihres Coeloms, endlich eine unausgesetzte Beschäftigung mit der Entwicklung dieser Theile, überzeugten mich, dass die zellige Bekleidung des Coeloms nie aufhöre eine archiblastische zu sein. Die Hypothese, welche ich früher aufgestellt hatte, dass die ursprünglichen archiblastischen Zellen, ausser am Ovarium und am Tubenostium, im Laufe der Entwicklung zu Grunde gingen, so dass dann die unterliegenden Bindegewebelemente in dieser Weise an die freie Fläche gelangten, konnte ich durch keine zwingenden Beobachtungen erweisen. Andererseits zeigten mir auch erneute Untersuchungen des Grenzgebietes zwischen Eierstock und den anstossenden Theilen des Peritoneums, dass nicht immer und überall die Grenzen zwischen Keimepithel und gewöhnlichem Peritonealepithel so scharf sind, wie ich es damals allgemein hin-

gestellt hatte. Dr. Hagen-Torn, den ich, um mich der Unterstützung eines unparteiischen Dritten zu erfreuen, im Laufe des verflossenen Jahres veranlasst hatte, seine an der Gelenk-Synovialis begonnenen Untersuchungen auch auf dieses Gebiet von mehr allgemeiner Bedeutung auszudehnen, gewann dieselben Resultate. Es kam hinzu, dass durch die Untersuchungen aus Ranviers Laboratorium, sowie von Herrmann und Tourneux<sup>1)</sup> die Annahme offener Stomata in den serösen Häuten hinfällig wurde, und ich mich durch eigene Untersuchungen von der Richtigkeit dieser Ergebnisse versichern konnte. Endlich vermochte ich mich ebensowenig, wie von dem Schwinden der archiblastischen Coelombekleidung, von einem Durchwandern von Leucocyten im Sinne von His zu überzeugen. Dass Leucocyten ins Coelom einwandern, gebe ich His gerne zu; doch muss ich bekennen, dass ich weder bei ihm, noch bei eigenen Untersuchungen, zwingende Beweise für eine Ansiedelung derselben an der freien Oberfläche und Umwandlung in Endothelzellen habe finden können.

Ich fasse daher die gesammte Coelombekleidung, wenigstens aller Wirbelthiere, heute als eine ächt epitheliale auf. Zwischen den Belegzellen des Peritoneums, resp. der Pleura etc., und denen des Keimepithels, des Tubenepithels u. s. w. herrscht nur derselbe Unterschied, wie zwischen den Zellen der Bronchien und denen der Lungenalveolen. Alle sind sie desselben Ursprunges, alle sind epithelial; nur haben die einen eine cylindrische Form angenommen, die andern haben Flimmerhaare getrieben, die andern sind stark abgeflacht.

Ich sprach vorhin von der Ansicht, dass der Eierstock keinen peritonealen Ueberzug besitze und sagte, dass diese jetzt nur noch zum Theil aufrecht erhalten werden könne, zum Theil aber bestehen bleiben müsse. Man wird fragen, welcher Theil dieser Ansicht noch sein Recht behalte? Das Peritoneum als seröse Haut besteht aus zwei Theilen, dem Epithel und der bindegewebigen Unterlage. Letztere erlangt an fast allen Unterleibsorganen eine grosse Selbständigkeit, so dass sie als eigene Membran leicht abpräeparirbar ist und auch bei vielen pathologischen Processen, z. B. subserösen Tumoren, Blutungen etc. in Kapselform abgehoben

1) Tourneux et Herrmann: Recherches sur quelques épithéliums plats dans la série animale. Journ. de l'anat. et de la physiologie par Ch. Robin. Mars 1876. p. 199 et Juillet 1876. p. 386.

wird. Nun finde ich auch noch heute, in Uebereinstimmung mit meinen früheren Untersuchungen, dass eine solche membranöse Unterlage des Epithels, die für sich abpraeparirbar oder durch Blutergüsse etc. abhebbar wäre, am Eierstocke nicht existirt: am Hilus ovarii geht einzig das Peritonealepithel, unter Umwandlung seiner abgeplatteten Form in die cylindrische des Keimepithels, ununterbrochen weiter über die Oberfläche des Eierstockes hinweg; die bindegewebige Serosa verliert sich in das Stroma ovarii, ohne für sich, etwa in der sogenannten Albuginea ovarii, noch darstellbar zu bleiben. In diesem Sinne muss auch noch heute der Satz, dass das Ovarium keinen Peritonealüberzug habe, aufrecht erhalten werden.

Kehren wir zu der Characterisirung der epithelialen Gebilde zurück, so ist noch hervorzuheben, dass dieselben bekanntlich eine Art Stützsubstanz zu liefern vermögen, als welche ich, wie vorhin bemerkt, die Cuticularbildungen ansehe. Ich fasse diesen Begriff nicht so enge, wie er dem Namen nach allerdings acceptirt werden sollte, als eine häutchenförmige Oberflächen-Bildung, sondern glaube, dass auch zwischen den epithelialen Zellen von diesen eine erhärtende Ausscheidung in Form eines Netzwerkes, oder in ähnlicher Gestalt, geliefert werden könne, welche als ein stützendes Gerüst fungirt und den an den freien Flächen vorkommenden Cuticularbildungen an die Seite zu setzen wäre. Mich bewegt zu dieser Annahme vorzugsweise das Vorkommen verästigter starrer glänzender Fäden zwischen den Secretionszellen vieler Drüsen. Ohne mich hier endgültig über deren Natur entscheiden zu wollen, spricht manches mir dafür, dass sie wenigstens theilweise in dem erwähnten Sinne zu deuten seien.

Das zweite der archiblastischen Gewebe ist das Muskelgewebe. Es ist seit langem schon bekannt (vgl. Kölliker, Gewebelehre I. Aufl. p. 67), dass die beiden Formen desselben, das glatte und quergestreifte Muskelgewebe, nicht scharf zu trennen sind; auch die neueren Erfahrungen von Schwalbe, Klein, Ranvier, Blanchard, Kölliker, u. A. sprechen mit Evidenz dafür, dass eine sichere Grenze zwischen den beiden Formen des contractilen Gewebes nicht besteht, und muss ich mich, gestützt auf eigene Untersuchungen, ebenfalls in diesem Sinne äussern. Soweit ich die Entwicklung der Muskelelemente verfolgt habe, ist die Quelle

sowohl der glatten wie der quergestreiften Muskulatur ausschliesslich in dem archiblastischen Antheile des Mesoblasten zu suchen, und zwar vorzugsweise in den Urwirbeln. Ich für meinen Theil bin überhaupt noch nicht ganz sicher davon überzeugt, dass auch die sogenannten Seitenplatten Muskelzellen liefern und halte vor der Hand noch an der von S. Schenk<sup>1)</sup> vertretenen Ansicht fest, dass die Elemente der Seitenplatten nur das Coelom- und Keimepithel bilden. Ich weiss sehr wohl, dass fast alle anderen Autoren diese Seitenplatten ebenfalls als Muskelquellen ansehen, und möchte auch eine Erfahrung, welche im verflossenen Semester Dr. Uskow mir mitgetheilt hat — siehe dieses Archiv XXII. Bd. — nicht übergehen, so dass ich meine Zweifel nur als den Ausdruck der Erkenntniss des Unfertigen, was die Sache noch hat, möchte angesehen wissen. Uskow fand, dass die erste Anlage der Lunge sowohl wie der Leber durch eine Verdickung einer entsprechenden umschriebenen Partie des Mesoblasten eingeleitet wird. Die Zellen derselben werden hochcylindrisch, und da nun auch die unmittelbar darunter liegende Gewebsschicht sich durch das Auftreten neuer Zellen verstärkt, so tritt — um speciell bei der ersten Lungen-Anlage zu bleiben — diese als ein kleiner Hügel jederseits am sogenannten Mesocardium posterius hervor, welcher Hügel von einem hohen sich lebhaft färbenden Cylinderepithel überzogen wird, während die benachbarten Zellen viel niedriger, in gewöhnlicher Weise erscheinen. In diesen Hügel wächst nun vom Vorderdarm aus der epitheliale Lungenkeim hinein. Mit Recht kann man fragen, was die Verdickung des mesoblastischen Cylinderepithels — wir wollen es, seiner Lage halber, vorläufig so bezeichnen — bedeute? Hier ist nun ein von Uskow betonter Umstand von Wichtigkeit, dass nämlich ein deutlicher Grenzcontour, der früher zwischen dem genannten Epithel und seiner Unterlage bestand, schwindet, und dass Abkömmlinge der Cylinderzellen in das unterliegende bindegewebige Lager hineinzutreten scheinen. Der Gedanke liegt nahe, dass es sich hier um muskulöse Elemente handelt, da wir für die epithelialen und rein bindegewebigen Theile eine andere Quelle unzweifelhaft vor uns haben. Ein anderer Theil der cylindrischen Zellen würde natürlich als viscerales Pleuraepithel zur Verwendung kommen. Auf-

1) Vgl. u. a. Schenk: Lehrbuch der vergleichenden Embryologie. Wien 1874. p. 55.

fallend ist, dass eine ähnliche epitheliale Verdickung dem Müllerschen Gange gegenüber erscheint; ich habe auf letztere bereits in meiner Schrift über den Eierstock hingewiesen, ihr damals aber eine ganz andere, wie es scheint, falsche Deutung gegeben. Vielleicht ist hierin auch die Quelle der Muskulatur eines Theiles der ausführenden Wege des Genitalapparates zu suchen. Ganz in derselben Weise verhält es sich mit der Leber, worüber das Nähere bei Uskow nachzulesen ist.

Uebrigens hat es auch keine grossen Schwierigkeiten, die gesammte Muskulatur selbst sehr weit peripherisch verzweigter Canäle, wie der Blutgefässe und der Ausführungsgänge grosser Drüsen-complexe, von einer einzigen centralen Quelle abzuleiten. Schon His (Parablast, p. 104) hat mit Recht darauf hingewiesen, dass hier die distale Muskulatur in continuirlicher Folge von der zunächst benachbarten proximalen entstehen möge.

Ziehen wir die Ontogenie wie die Phylogenie zu Rathe, so dürften die Muskelfasern von der Form der glatten die älteren und ursprünglicheren sein; die quergestreiften entwickelten sich dann vielleicht in Anpassung an die Erfordernisse rascherer und genauer bemessener Bewegung, denn wir sehen die letztere immer an das quergestreifte Faserelement geknüpft. — Quergestreifte und glatte Fasern sind die einzigen dem Muskelgewebe zugehörigen Elemente; das Sarkolemma ist, meinen Untersuchungen zu Folge, bindegewebiger Natur und durch eine Kittmasse mit der contractilen Faser verklebt. Das parablastische Sehnengewebe hängt nur mit dem Sarkolemma und dem Perimysium (wie schon Reichert<sup>1)</sup> angegeben hat) zusammen.

Das Nervengewebe steht dem Epithelgewebe noch am nächsten, wie schon die allbekannte Entwicklung des Centralnervensystems beweist. Aus diesem leiten sich aber in ununterbrochener Folge die peripheren Nerven ab. Wir rechnen, ebenso wie His, zum Nervengewebe: die Nervenzellen, die Nervenfasern und die von Virchow<sup>2)</sup> sogenannte Neuroglia. Dass letztere nicht zum parablastischen Bindegewebe zu rechnen sei, darüber

1) K. B. Reichert: Bemerkungen zur vergleichenden Naturforschung im Allgemeinen und vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat, 1845. p. 76 ff.

2) R. Virchow: Gesammelte Abhandlungen. Frankfurt a. M. 1856. pag. 890.

finden wir schon früher von mehreren Seiten ausgesprochene Angaben. Besser<sup>1)</sup> erklärte, wohl als der Erste, bereits 1866, dass die Anlagen der Nervenzellen und Nervenfasern mit denen der Neuroglia zusammenfielen und leitete speciell die Nervelemente aus weiter entwickelten Glia-Bildungen ab. 1869 entschieden sich Henle und Merkel<sup>2)</sup> dafür, dass die Neuroglia kein Bindegewebe sei. Hierher Gehöriges treffen wir auch bei Fritsch<sup>3)</sup>. Histogenetisch haben indessen erst die neueren Arbeiten von Götte<sup>4)</sup>, Stricker und Unger<sup>5)</sup> wohl allgemein die Anschauung von der nervösen Natur der Neuroglia befestigt. Wir haben in letzterer eine zwar aus nervöser Quelle stammende, aber nicht zu nervöser Function entwickelte Gewebsmasse zu sehen, die wesentlich als Stützsubstanz functionirt und eine Modification des Hauptgewebes darstellt, ähnlich wie die Cuticularbildungen beim Epithel und das elastische Gewebe unter den Binde-Substanzen. Schwierig ist es bei dem heutigen Stande der Histogenese zu entscheiden, was an einer Nervenfaser nervös sei, was nicht. Sicher dürfen wir den Axencylinder und seine Aequivalente, die Axenfibrillen, als nervös ansehen; ob aber auch die Markscheide und die Schwannsche Scheide, ist mindestens sehr zweifelhaft.

Indem wir zu einer kurzen Erörterung der parablastischen Gewebe übergehen, stoßen wir zunächst auf die Thatsache, dass ebensohier, wie bei den archiblastischen Bildungen, feste Gewebsmassen so gut, wie flüssige vorhanden sind. Zu den letzteren zählen die Blutflüssigkeit, die Lymphe, die Cerebrospinalflüssigkeit, der Inhalt der Augenkammern, die Synovia u. A. Die parablastischen Gewebe zeigen sämmtlich 3 Hauptbestandtheile, durch deren Variationen oder theilweises Schwinden die verschiedenen Formen hervorgebracht werden; es sind dies:

1) L. Besser: Zur Histogenese der nervösen Elementartheile in den Centralorganen des neugeborenen Menschen. Virchow's Archiv für pathol. Anat. XXXVI. Bd. p. 305.

2) J. Henle und F. Merkel: Ueber die sogenannte Binde-Substanz der Centralorgane des Nervensystems. Zeitschr. für rationelle Med. III. Reihe, 34. Bd. p. 49 (1869).

3) G. Fritsch: Bericht über eine wissenschaftliche Expedition nach Kleinasien. Berliner akadem. Monatsberichte, 1875. p. 508 (519).

4) A. Götte: Entwicklungsgeschichte der Unke, p. 275 ff.

5) S. Stricker und L. Unger: Untersuchungen über die Entwicklung der centralen Nervengewebe. Wiener akad. Sitzungsber. 13. Nov. 1879.

die Zellen, die Grundsubstanz und die Fasern. Als die primitive Form der parablastischen Zelle betrachte ich mit Rollett<sup>1)</sup> und His (Parablast) die Leucocyten, wobei ich bemerke, dass Rollett viel weiter geht als His und ich, und die Leucocyten als allgemeine Keimzellenform für verschiedenartige Gewebe ansieht; er hat darin bekanntlich in neuerer Zeit sehr viele Nachfolger, namentlich auf pathologisch-anatomischem Gebiete, gehabt.

Herrscht diese Leucocytenform der Zellen vor und treten dabei die homogene Grund- oder Kittsubstanz so wie die Fasern in den Hintergrund, so kommt die von Kölliker<sup>2)</sup> sogen. cyto gene (adenoide, His) Binde substanz zum Vorschein. Aus dieser sind alle sogenannten parablastischen Drüsen: Lymphdrüsen, Milz und die definitive Thymus etc. gebildet. Ueberwiegen die leimgebenden Fasern, so haben wir das faserige gewöhnliche Bindegewebe, theils in lockerer, theils in fester Form. Bei vorherrschender Grundsubstanz entwickeln sich Knorpel, Knochen und Zahnbein. Sind endlich die Bindegewebszellen in gewisser Weise besonders ausgebildet, bezw. umgebildet, dann treten damit, je nach der Art der Umbildung, das Fettgewebe, die pigmentirte Binde substanz und das Endothelgewebe in die Erscheinung. Letzteres besteht, wie es His definirt hat, aus abgeplatteten Parablastzellen, welche einen continuirlichen Belag von Oberflächen herstellen. Ich muss diese Definition noch dahin verschärfen, dass diese Oberflächen „Binnenräumen“ des Körpers angehören, von mir sogenannte „Binnenflächen“ darstellen. Wie vorhin erörtert, scheide ich die Coelomflächen der Vertebraten aus. Für das Endothel bleiben, meiner Ansicht nach, also nur noch übrig: die Gefässräume, die Binnenräume der Hüllen des Centralnervensystems, die lymphatischen Räume der Sinnesapparate, die Gelenkhöhlen und die Schleimbeutel nebst den Sehnenscheiden. Die letzteren 3 Höhlen zeigen jedoch keinen continuirlichen Endothelbelag, sind daher eher als nackte Bindegewebsflächen aufzufassen, cf. Hagen-Torn, dieses Archiv 21. Band.

Ich will diesen Abschnitt nicht schliessen, ohne auf das bemerkenswerthe Zusammentreffen hingewiesen zu haben, welches

1) A. Kölliker: Gewebelehre. 4. Aufl. p. 70.

2) A. Rollett: Ueber Elementartheile und Gewebe und deren Unterscheidung. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz, herausgegeben von A. Rollett. II. Heft, 1871. p. 111 (132.)



sich für die phylogenetische und ontogenetische Entwicklung der Bindesubstanzen ergibt. Thatsache ist, dass die parablastischen Gewebe, und besonders die Bindesubstanzen, erst im Vertebratenstamme ihre volle Ausbildung erreichen und dass die höchstentwickelten Formen derselben erst bei den höheren Vertebraten auftreten. Den niederen Formen der Coelenteraten fehlt dagegen noch jede Bindesubstanz und es ist mir sogar fraglich, ob man bei ihnen überhaupt von parablastischen Bildungen reden darf. Entsprechend diesem Verhalten sehen wir ontogenetisch die Bindesubstanzen als die letzten in der Gewebsreihe sich entwickeln.

## VII.

Man kann über den Ursprung der Gewebe und deren histogenetische Eintheilung nicht gut handeln, ohne über das vielbesprochene mittlere Keimblatt, den Mesoblasten, seine Meinung abzugeben, und so sei es auch mir zum Schlusse gestattet, noch darauf zurückzukommen. Götte<sup>1)</sup> hat, wie wir sahen, mit Recht zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass man streng zwischen dem Mesoblasten und den beiden zuerst auftretenden Keimblättern unterscheiden müsse. Er nennt diese die beiden „Keimschichten“ und zeigt, dass die späteren 3 Keimblätter der Autoren mit diesen beiden Keimschichten, oder wie man sie auch bezeichnen kann, den beiden primären Keimblättern, nicht zu vergleichen seien, denn das mittlere der späteren 3 Keimblätter, der vielberufene Mesoblast, nimmt allemal seine erste Entstehung, mag man nun diesem oder jenem Autor folgen, aus einem oder dem anderen der beiden primären Keimblätter, oder aus beiden zusammen, nicht aber, wie diese, aus dem gefurchten Materiale unmittelbar.

Nun gehen aber die Ansichten der Forscher bezüglich der Quelle des Mesoblasten weit auseinander. Die Einen, und als Hauptvertreter dieser Meinung muss Kölliker<sup>2)</sup> genannt werden,

---

1) A. Götte: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere I. Dieses Archiv, Bd. IX. p. 679 ff.

2) Vgl. besonders: Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur Feier des 300jähr. Bestehens der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg. Leipzig 1882.

wollen den Mesoblasten, wenigstens was die höheren Wirbelthiere angeht, ausschliesslich aus dem primären Epiblasten hervorgehen lassen. Wieder Andere, und in erster Linie ist Remak zu nennen, stellen den primären Hypoblasten, Götte's untere Keimschicht, als Mesoblastquelle ausschliesslich hin. Ihm folgen Götte (l. l. c. c.) und neuerdings alle diejenigen, welche wie Kowalevsky und O. und R. Hertwig (l. l. c. c.) den Mesoblasten auf eine symmetrische vom primären Hypoblasten ausgehende Faltenbildung, zwischen die beiden primären Keimblätter sich vorschiebend, zurückführen. Zwischen beiden extremen Ansichten gibt es zahlreiche Vermittler, welche sowohl dem Epiblasten, wie dem Hypoblasten seinen Antheil an der Mesoblastbildung vindiciren; es wären hier His<sup>1)</sup>, Rauber<sup>2)</sup>, Gasser<sup>3)</sup>, Kupffer<sup>4)</sup>, Duval<sup>5)</sup>, Gerlach<sup>6)</sup> u. A. zu nennen, deren Meinungen aber unter sich auch noch in manchen Punkten differiren. Man wolle es mir zu Gute halten, wenn ich hier die so oft in allen Abhandlungen über die Keimblattbildungen citirten Ansichten nicht abermals wiederhole.

Unter diesen Umständen scheint es wohl unabweislich, dass man den Mesoblasten als ein zusammengesetztes und vielleicht auch veränderliches Gebilde ansehen muss. Denn an der Herkunft desselben bei verschiedenen Thiergruppen aus dem primären Hypoblasten, und zwar nach jenem öfter besprochenen Modus der Faltung im Sinne Kowalevsky's, kann man füglich, Angesichts der so zahlreichen Bestätigungen, nicht zweifeln. Für die Säugethiere haben wir in E. v. Beneden einen entschiedenen Vertreter derselben Ansicht, wenn auch nicht auf dem Wege der Faltenbildung. Vergleiche auch die Erörterungen Balfours in dessen vergleichende Embryologie II. 262. Stellt man diesem die so bestimmt ausgesprochenen neueren Erfahrungen Köl-

1) W. His: Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. Arch. für Anat. und Entwicklungsgeschichte. 1877.

2) Rauber: Primitivstreifen u. Neurula der Wirbelthiere. Leipz. 1877.

3) Gasser: Ueber den Primitivstreifen bei Vogelembryonen. (l. c.) und: Beiträge zur Kenntniss der Vogelkeimscheibe. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1882. p. 359.

4) Kupffer: Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere. (l. c.)

5) M. Duval: Études sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Ann. Sc. nat. VI. Sér. 1880.

6) Leo Gerlach: Biol. Centralbl. 1881. 1 und 2.

likers gegenüber, welcher beim Kaninchen und Huhn scharf jegliche Betheiligung des primären Hypoblasten ausschliesst, so erscheint eine Vermittelung unmöglich. Und dennoch mehren sich die Stimmen zu Gunsten Köllikers (vgl. z. B. Braun<sup>1)</sup> und Koller<sup>2)</sup>). Wo liegt da das Rechte?

Zwischen E. v. Beneden und Kölliker gibt es in der That keine Vermittelung; hier können nur weitere Untersuchungen entscheiden. Anders liegt die Sache, wenn wir die Angaben für die niederen Thiere mit denen für die höheren Vertebraten zu versöhnen suchen. Hierbei ist die Annahme wohl zulässig, dass mit der höheren Entwicklungsform Leistungen eines primären Keimblattes auf das andere übertragen werden, um so mehr, als wir ja am Blastoporus beide primären Keimblätter, selbst nach ihrer vollkommenen Ausbildung, immer continuirlich in einander übergehen sehen und in der Phase der Blastula Haeckels eigentlich gar kein Unterschied existirt. Beide zusammen vertreten eben eine Grundlage des Körpers, die archiblastische.

Man müsste also schliessen, dass zur Zeit, wann der (primäre) Mesoblast entsteht, überhaupt noch keine vollendete Differenzirung der Zellen in den beiden primären Keimblättern eingetreten sei, und dass thatsächlich die Bildung des (primären) Mesoblasten, wenn wir von den niederen Thierformen zu den höheren fortschreiten, immer mehr vom primären Epiblasten übernommen wird.

Es kommt aber noch ein anderes Moment für die Mesoblastbildung in Betracht, was mir bisher noch nicht hinlänglich gewürdigt zu sein scheint: ich meine den Antheil, den der Parablast an der Bildung des Mesoblasten nimmt. Meiner Meinung nach muss man einen primären und secundären Mesoblasten unterscheiden. Der primäre ist derjenige, welcher von den beiden primären Keimblättern hergestellt wird, sei es nun, dass der Hypoblast oder der Epiblast vorwiegend Antheil nimmt. Zu diesem primären Mesoblasten gesellen sich später die parablastischen Elemente hinzu, die ja, wie bekannt, sobald sie einmal erschienen sind, sehr rasch sich aus sich selbst heraus (durch Theilung) vermehren — wofür der Verfolg der karyokinetischen Figuren Belege bietet — und nun schaa-

1) M. Braun: Ueber die Entwicklung des Wellenpapageis. Semper: Arbeiten des zool. zoot. Instituts in Würzburg. V. Bd. Heft II und III.

2) R. Koller: Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Dieses Archiv XX. p. 174 ff.

renweise, wesentlich zunächst als Gefässanlagen, in das Bereich des primären Mesoblasten hineinwandern. Was von parablastischen Elementen zwischen die Zellen des Epiblasten und Hypoblasten hineingelangt, ist kaum der Erwähnung werth, wenigstens in der ersten Entwicklungsperiode, so lange die Keimblätter noch gut erkennbar sind. Das Gebiet des Mesoblasten ist es, welches hauptsächlich von parablastischen Elementen aufgesucht wird, und den so mit letzteren durchsetzten Mesoblasten bezeichnet man wohl passend als „secundären“. Demgemäss würde der primäre Mesoblast zu den archiblastischen Gebilden gehören, der secundäre aber auch parablastische Elemente enthalten. Dass parablastische Elemente reichlich in den primären Mesoblasten hineingelangen, dafür kann ich mich besonders auf die erwähnten Angaben von His und auf Kupffer<sup>1)</sup> berufen. Meine Zählung der Keimblätter, die im Wesentlichen sich also auf Götte's Unterscheidung stützt, würde demnach folgende sein: 1) Abgefurchter Keim (Morula, Blastula). 2) Die beiden primären Keimblätter: a) primärer Epiblast, b) primärer Hypoblast. 3) Auftreten des primären Mesoblasten, der entweder aus 2b oder aus 2a und 2b hervorgeht (nach Kölliker bei Säugern und Vögeln auch allein aus 2a). Wir haben dann, falls der primäre Mesoblast nur aus 2b hervorgeht, im dritten Stadium:  $\alpha$ ) den primären Epiblasten,  $\beta$ ) den primären Mesoblasten,  $\gamma$ ) den secundären Hypoblasten, d. h. den von 2b nach Abzug von  $3\beta$  verbleibenden Rest. Für den Fall, dass auch der Epiblast einen Antheil lieferte, müssten wir in diesem Stadium auch von einem secundären Epiblasten sprechen. Im vierten Stadium würde dann durch das Hinzutreten der parablastischen Elemente aus dem primären Mesoblasten der secundäre hervorgehen.

Angesichts des eben Besprochenen, namentlich der Thatsache, dass der Mesoblast ein so bunt zusammengewürfeltes Gebilde darstellt, aus dem, selbst wenn wir uns auf den primären Mesoblasten beschränken, wenigstens zweierlei Gewebe, Epithelien und Muskeln, hervorgehen; ferner, dass der streng gesonderte Epiblast ebenfalls zweierlei Geweben, Epithelien und Nerven, den Ursprung gibt, muss man nothwendig zu dem Schlusse kommen, dass die Keimblätter für die Histogenese des Embryo keine einschneidende Bedeutung haben;

---

1) Kupffer: Die Gastrulation etc. l. c. p. 17 u. a.

den secundären Mesoblasten kann man eigentlich kaum mehr ein Keimblatt nennen. In dieser Auffassung des Mesoblasten so wie in der Abweisung einer histogenetischen Bedeutung der Keimblätter, schliesse ich mich demnach zum Theil an Götte, O. und R. Hertwig, so wie an Kölliker an, vgl. besonders des Letzteren Aeusserungen, l. c. Keimblätter des Kaninchens p. 44 ff., während in einzelnen Anschauungen und Motivirungen noch Differenzen zwischen uns bestehen bleiben. Jedenfalls glaube ich meiner Auffassung vom Parablasten und Mesoblasten den Vorzug grösserer Einfachheit vor der His' und Köllikers, und schärferer Umgrenzung des Mesenchym- bzw. Parablastbegriffes gegenüber den Brüdern Hertwig vindiciren zu dürfen. Auch passt sie ungezwungen in den Rahmen einer monophyletischen Descendenzlehre.

Die scharfe Trennung der einzelnen Gewebe tritt erst später ein mit v. Baers Primitivorganen, und scheint allerdings dann, wenigstens für die höheren Thiere, unter normalen — vielleicht auch unter pathologischen Bedingungen — für die Dauer des Lebens Bestand zu haben. Dennoch besteht auch eine erste viel frühere histogenetische Differenzirung; diese findet aber ihren Ausdruck nicht in den bisher angenommenen Keimblättern, sondern im Archiblast und Parablast: wir dürfen in dieser von His begründeten Lehre, mag sie auch nicht in ihrem vollen Umfange aufrecht zu erhalten sein, sicherlich einen bedeutenden Fortschritt der allgemeinen Embryologie und Anatomie erblicken.

---