



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien : I. Die frühesten Entwicklungsvorgänge bei der Waldeidechse
Author(s)	INUKAI, Tetsuo
Citation	Journal of the College of Agriculture, Hokkaido Imperial University, Sapporo, Japan, 16(3), 125-201
Issue Date	1927-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/12589
Type	departmental bulletin paper
File Information	16(3)_p125-201.pdf



Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien

I. Die frühesten Entwicklungsvorgänge bei der Waldeidechse

(*Lacerta vivipara* Jacq.)

Von

Tetsuo Inukai

(Aus dem zoologischen Institut, Universität Sapporo)

Mit 2 Figuren im Text und 14 Tafeln

Einleitung

Ein Blick auf die entwicklungsgeschichtliche Literatur über die Reptilien wird bald davon überzeugen, daß sie sehr spärlich ist im Vergleich zu der über die beiden an diese Tiergruppe sich anschließenden Wirbeltierklassen, den Amphibien und Vögeln, bei denen uns, wie bekannt, wirklich umfangreiche Ergebnisse vorliegen. Der Grund dafür liegt wohl schlechthin darin, daß bei den letzt genannten Tierklassen das Untersuchungsmaterial uns einmal sehr nah steht, demgemäß bequem zu erhalten ist, und zweitens nicht schwer zu bearbeiten ist. In dieser Hinsicht sind besonders die Anuren unter den Amphibien und die Hühner unter den Vögeln zu nennen, die so häufig als Untersuchungsmaterial zur Verfügung standen, daß die so reichliche Literatur sich größtenteils auf diese zwei Tierformen bezieht.

Ganz anders verhält es sich mit den Reptilien, bei denen die Sammlung der Eier, womit man arbeitet, schon mit einigen Schwierigkeiten verknüpft ist. Dabei ist hier sowohl Erheben der Eier in ein Gefäß mit Wasser, wie es bei den Amphibien gewöhnlich geschieht, als auch Bebrütung, wie sie bei den Vogeleiern benutzt wird, ausgeschlossen; vielmehr muß man die einzelnen nötigen Entwicklungsstadien von den einzelnen, Eier enthaltenden Weibchen entnehmen. Verhältnismäßig leicht erhält man die Eier der Eidechsen, die in der freien wie auch in Gefangenschaft abgegeben werden und uns zum Gebote stehen.

Schon daraus wird wohl klar, daß unter den Reptilien die Eidechsen am frühesten, am häufigsten und am weitgehendsten untersucht worden

sind und dementsprechend über ihre Entwicklungsgeschichte die reichlichste Literatur vorliegt, wenn sie auch in dieser Beziehung unter den Amphibien den Lurchen und unter den Vögeln den Hühnern weitaus nachsteht. Indessen liegen auf die frühen Entwicklungsstadien sich beziehende, spärliche Ergebnisse nur von verhältnismäßig wenigen Forschern vor. Es sind hier zu nennen: z.B. KUPFFER und BENECKE (1878), BALFOUR (1879, 1885), STRAHL (1880, 1881a, 1881b, 1881c, 1882a, 1882b, 1883a, 1883b, 1883c, 1883d, 1884a, 1884b, 1884c, 1887, 1894, 1902), KUPFFER (1882), WELDON (1883), WENCKEBACH (1891), WILL (1895a, 1895b), PETER (1903, 1904a, 1904b) u.A. Dieser Umstand unserer Kenntnis sowie ziemliche Häufigkeit des Materials in meinem Bereiche haben mich veranlaßt, die vorliegende Arbeit zu unternehmen.

Die Eier, die mir als Material zur Verfügung gestanden haben, entstammten von zwei aneinander nahe stehenden Spezies, von denen die eine durch *Lacerta vivipara* vertreten ist und sich in Sachalin bevölkert, während die andere, *Takydromus tachydromoides*, die sich über ganz Japan verbreitet und sich nur auf diese Inselgruppe beschränkt, wie STEJNEGER (1907, p. 243-244) mit Recht konstatiert hat. Wenn gleich nun die genannten Spezies einander nahe verwandt sind, so stellen sie sich tiergeographisch gegeneinander, indem nämlich ihr Verbreitungsgebiet durch eine dazwischen liegende Wasserzone, die Sojastraße, abgetrennt ist (HATTA, 1913). Während *Lacerta vivipara* sich weit über das dahinter liegende eurasiatische Festland verbreitet, ist das tiergeographische Gebiet von *Takydromus tachydromoides* südwärts bis nach Formosa, Korea und dem gegenüberliegenden chinesischen Festland ausgedehnt, wo diese Spezies durch einige nahe verwandten Formen aus demselben Genus vertreten ist (STEJNEGER, loc. cit., p. 229-247). Also liegt unser Interesse darin, zu untersuchen, wie die zwei nahe verwandten, aber durch die unüberwindbare Barriere abgetrennten Eidechsenformen sich entwicklungsgeschichtlich zueinander verhalten.

Die Brunstzeit der Waldeidechse, *Lacerta vivipara*, dauert von Mitte bis Ende Mai; die Paarung findet auf den höher gelegenen Teilen der Berg- und Waldabhänge statt, wo die Erdoberfläche bereits durch die Sonnenstrahlen getrocknet über die Schneebedeckung hervorragt. Nichtsdestoweniger fällt die Brunstzeit der japanischen Eidechse, *Takydromus tachydromoides*, die weit nach Süden verbreitet ist, mit derjenigen der Waldeidechse zusammen. Die Beobachtungen in der Gefangenschaft, die ich ausgeführt habe, wiesen darauf hin, daß die letztere Spezies im Laufe des Augusts ein bis acht fertige Echschen, die bald

nach der Geburt herumlaufen, hervorbrachte; daher ihr lateinischer Name.

Takydromus ist hingegen ovipar; die frühere Entwicklungsphase verläuft besonders in erheblichem Maße im Mutterleib, erst später kommen die Eier in die Welt heraus, deren jedes einen so weit entwickelten Embryo enthält, daß er bereits mit geknicktem Kopf und mit 25 oder 26 paar Mesodermsoniten ausgerüstet ist.

Sowohl bei *Lacerta* als auch bei *Takydromus* dauert die Geburt monatelang; bei beiden Formen fanden sich nur 1–8 Eier, wobei die Vierzahl am häufigsten vorkam, und zwar waren sie gewöhnlich auf beiden Seiten gleich an Zahl, immer rechts mehr, wenn eine ungleiche Zahl auf beiden Seiten vorhanden war, zuweilen jedoch auch links mehr, was selten der Fall war.

Bei *Takydromus* fand ich von über 4000 gesammelten Individuen etwa 300 Weibchen, die befruchtete Eier trugen, und unter 323 Waldeidechsenexemplaren, die ich in Sachalin gesammelt hatte, enthielten 46 Weibchen befruchtete Eier. Von den 300 *Takydromus*-Weibchen gelang es mir über 1000 Blastodermen bzw. Embryonen taugbar herauszupräparieren; die 46 Waldeidechsenweibchen lieferten über 200 Eier, von denen ebenso viele taugbare Exemplare von Blastodermen und Embryonen gewonnen werden konnten.

Das spindelförmige Ei bei *Takydromus*, das jetzt in Betracht kommt, ist etwas größer als bei *Lacerta*: seine Längsachse mißt bei der letzteren Art 7–10 mm und bei der ersteren 8–11 mm, während seine Querachse bei der Waldeidechse 4.6–6.0 mm und bei *Takydromus* 5–7 mm beträgt. Was die Lage des Keimes betrifft, so findet sich eine Hälfte aller Exemplare in der äquatorischen Zone, insbesondere stellt sich die Körperachse parallel mit dem Äquator oder steht etwas schief zu ihm. Bei der anderen Hälfte ist die Stellung ganz unbestimmt, manchmal in der Nähe des einen oder anderen Pols, ja sogar beliebig zwischen den beiden genannten, extremen Ortschaften lokalisiert. Gleichzeitig ist auch die Keimscheibe bei dem letzteren Fall nicht bestimmt, sondern je nach der Lage des Keimes variabel gerichtet.

Die durch Vivisection herausgenommenen Eier wurden bei *Takydromus* in Status nascendi und bei der Waldeidechse nach Abschälung der lederartigen Eischale in die modifizierte Bouinsche Flüssigkeit nach McCLELLAND gebracht, die ich als das Fixierungsmittel mit Vorliebe benutzte, und blieben darin 6 Stunden. Darauf wurden die Eier ins Alkohol-Lithiumcarbonat-Gemisch getan, um dadurch das Pikrin zu entziehen. In der darauf folgenden Operation wurde das Blastoderm

bezw. der Embryo mit einem scharfen Rasiermesser aus der Dotterkugel herausgeschnitten; die Objekte wurden bis zum Gebrauch in 90%-igem Alkohol aufbewahrt.

Von den aufbewahrten Objekten habe ich typische Exemplare, bei denen einzelne Entwicklungsstadien erkennbar sind, in toto photographiert; dazu benutzte ich den ZEISSschen Mikrophotoapparat. Zur Schnittpräparierung wurden die aus Aufbewahrungsalkohol herausgenommenen Exemplare in absoluten Alkohol übertragen, um dadurch vollständig entwässert zu werden und kamen der Reihe nach in Xylol und Xylol-Paraffin. Die Paraffindurchtränkung geschah wie gewöhnlich im Thermostat. Alsdann wurden die Objekte in Serienschritte, die alle 10 μ dick sind, zerlegt; dabei benutzte ich das SCHANZESche Mikrotom. Zur Färbung verwendete ich Boraxkarmin nach GRENACHER, wodurch bei Stückfärbung das Protoplasma gar nicht von dem Farbstoff affektiert wurde. Nachdem die Schnittserien nach HEIDENHAINscher Wassermethode auf die Objektträger aufgeklebt und im Thermostat ausgebreitet worden sind, wurden sie ins Xylolbad gebracht, um sie von Paraffin zu befreien und sich aufzuklären zu lassen und sie schließlich mit Kanadabalsam einzuschließen.

Verschiedene Umstände haben mich gezwungen, die vorliegende Arbeit auf die Ergebnisse über *Lacerta vivipara* zu beschränken; was diejenigen über *Takydromus tachydromoides* betrifft, so beabsichtige ich eine besondere Arbeit herzustellen, die bald nach der vorliegenden veröffentlicht werden soll. Jede der beiden Eidechsenarten weist ihren eigenen Entwicklungsgang auf, sodaß er klarer gelegt werden kann, wenn man jede einzeln behandelt.

Ich möchte hier die Gelegenheit benutzen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. S. HATTA an der Universität Sapporo, der mir mit Rat und Tat beständig beistand und an meiner Arbeit lebhaften Anteil nahm, meinen innigsten Dank auszudrücken.

Abgesehen von alten Forschungen wie denjenigen von EMMERT und HOCHSTETTER (1811), ist die gemeinsame Arbeit von KUPFFER und BENECKE (1878) die erste, die mit Hilfe der modernen Technik hergestellt worden ist. Ihre Untersuchungen über die Gastrulaeinstülpung der Eidechsenkeimhaut (*Lacerta agilis*) und die Urmundbildung¹⁾ gelten

1) Daneben standen ihnen gleichzeitig die Schildkrötenembryonen (*Emys europaea*) zur Verfügung.

immerhin als der erste Befund in frühen Entwicklungsstadien des Eidechsenkeimes, mit denen sie sich andern Forschern voran zu allererst beschäftigt haben. Was sie jedoch über das unter der eingestülpten Zellschicht liegende Paraderm und die sogenannte Allantoisanlage beziehen, hat totale Umwandlungen erfahren, obschon KUPFFER außer den genannten Objekten noch die Keime einiger Schlangenarten als Material herbeibrachte (1879, 1882a, 1882b, 1884) und sich bemühte, seine Auffassung aufrecht zu halten. KUPFFER und BENECKE versuchten nämlich den aus dem nach unten verschlossenen, neurenterischen Kanal entstandenen Blindsack als die Allantoisanlage aufzufassen. Zuerst trat BALFOUR (1879, 1881) dieser Ansicht entgegen und wies für *Lacerta muralis* das Fortbestehen des Kanals auf, was durch STRAHL (1880) völlig bestätigt worden ist.

STRAHL hat diese Meinung durch seine nachherige, ausführliche Arbeit (1881) über die Entwicklungsvorgänge von *Lacerta vivipara* klargelegt und festgestellt, daß das Einstülpungssäckchen animale Organe wie das Mesoderm und die Chorda liefere, während die Allantoisanlage sich als zwei spaltförmige Aushöhlungen innerhalb des Primitivstreifens (Endwulst) zeige.¹⁾ Sehr wichtig sind seine drei nachfolgenden Arbeiten, die sich mit den früheren (1882) und späteren (1883a) Stadien der Keimscheibe von *Lacerta agilis*, *L. vivipara* und *L. viridis* und über *Canalis neurentericus* und Allantois bei *Lacerta viridis* (1883b) beschäftigten; in der ersten (für *Lacerta agilis*) und zweiten Arbeit (für *Lacerta agilis*, *L. vivipara*, *L. viridis*) behandelt er wesentlich den Primitivstreifen, von dem das Mesoderm geliefert, und den Beginn der Einstülpung, durch welche die animale Zellschicht hervorgebracht wird; und in der dritten gibt er die Entstehungsweise des *Canalis neurentericus* und der Allantois an. In dieser läßt STRAHL das letztere Gebilde innerhalb des Endwulstes entstehen und sekundär mit dem hinteren Stück des Darmes communicieren, während er die Ansicht KUPFFERS (1882a, 1882b, 1884) und LWOFFS (1894), daß die Anlage des *Canalis neurentericus* eine Gastrulabildung vorstelle, dahin stellt. Seine Untersuchungen wurden neben den drei oben genannten Eidechsenarten (*L. agilis*, *vivipara*, *viridis*) auf *Anguis fragilis* und *Tropidonotus natrix* (1883) ausgedehnt und weisen immerhin darauf hin, daß seine früheren Angaben richtig sind.

So gingen die Beobachtungen über die Eidechsenentwicklungsgeschichte von der Bildung des *Canalis neurentericus* und der Allantois

1) Er konnte jedoch nicht entscheiden, ob die Aushöhlungen Natur- oder Kunstprodukte sind.

aus, die daher auch später noch immer im Zentrum der Fragestellung standen. Aber das Hauptinteresse in der frühen Entwicklung konzentriert sich auf die Gastrulation und Keimblätterbildung; dazu kommt die Bedeutung des Primitivstreifens, der mit dem letzteren Prozeß in engem Anschluß steht.

Das Ergebnis WENCKEBACHS (1891) über *Lacerta agilis* ist zwar kurz, aber sehr wichtig, einmal dadurch, daß der Forscher die Gastrulation von Beginn an beobachtet und bis in die späteren Stadien der Vollendung verfolgt hat, zweitens, weil das ausgewählte Objekt den sehr selten beobachteten Vorgang klarlegt, wie sich neben der nach vorn gerichteten „die kleine, nach hinten gerichtete Einstülpung“ (S. 60) vollzieht, kurz, er hat durch seine Untersuchungen alle Fälle des bei Reptilien stattfindenden Invaginationsprozesses klar gelegt. Nach dem Forscher geht die Einsenkung auf der oberen Keimschicht vor sich und zwar ist die Furche zur Längsachse des späteren Embryo quer gestellt, wie STRAHL (1881) auch sah. Die Urdarmtasche geht nach und nach tiefer, bis sie endlich in die darunter liegende Dotterhöhle ausbricht. Wie Fig. 3 klarlegt, ist die hintere Lippe der Furche, die den Primitivstreifen der Autoren vorstellt, von der vorderen weit abgesetzt, wenn die weite nach hinten gerichtete Einstülpung hervortritt. WENCKEBACH nimmt an, „daß die primäre untere Schicht des zweiblättrigen Keimes der Reptilien (und Säugetiere) den Dotterzellen des Amphibieneies gleich zu setzen sei“ (S. 75). Was die Terminologie anlangt, so ist die genannte untere Keimschicht „das cenogenetische Entoderm, die durch Einstülpung entstandene Urdarmwand ist palingenetisches Entoderm. Zusammen bilden sie das Entoderm, beide Entodermabteilungen gesondert auftreten, aber bald innig miteinander verwachsen“ (S. 75). Das mit Zylinderepithel gebaute Urdarmdach gibt der Chorda Ursprung, während der dünnepitheliale, doppelwandige Boden sich der Rückbildung unterwirft und schließlich spurlos verloren geht, sodaß der Urdarm und die Dotterhöhle, die als ein intercellularer Raum angesehen werden muß, sich vereinigen.

Was das Mesoderm betrifft, so nimmt der Forscher zwei Abteilungen an: das gastrale, die sich vom Urdarmdach aus, seitlich von der Chordaanlage, entwickelt, und das peristomale, das „von dem ganzen Umfang des Blastoporus zwischen beide primäre Schichten“ hineinwuchert. Beide „gehen seitlich von dem Blastoporus von Anfang an kontinuierlich ineinander über“. Seitlich von der Stelle, wo das gastrale Mesoderm entsteht, ist ein Teil der Urdarmwandung übrig, der zur späteren dorsalen Darm-

wand wird, folglich findet sich die Mutterschicht des Mesoderms in der schmalen Zone zwischen dieser Stelle und der Chordaanlage.

Darauf folgt WILL (1895), der sich mit reichlichem Material von einer Reihe Eidechsenarten wie *Lacerta muralis*, *L. lilfordi*, *L. viridis*, *L. vivipara* und *L. agilis* beschäftigt hat. Basierend auf seinen Resultaten über Gecko (*Platydactylus facetaus*), wüüber er mit großem Erfolg gearbeitet hat (1893), gibt er an daß große Übereinstimmung zwischen Gecko und Eidechsenarten besteht. Andererseits sind die Ergebnisse in Einklang mit den obengegebenen Resultaten WENCKEAACHS, sodaß der Tatsache nach denselben kaum neues hinzugefügt zu sein scheint. Einen wichtigen Punkt bezüglich der nach hinten gerichteten Einstülpung bei *Lacerta agilis* hat WILL übersehen und hält die von WENCKEBACH beobachtete Erscheinung für eine Zufälligkeit.

Was die Auffassungsweise anlangt, so faßt WILL seine Primitivplatte als Blastoporus auf, da deren vorderer Abschnitt eingestülpt ist, während der hintere einen indifferenten Teil des Entoderms darstellt, der dem Dotterpfropf des Amphibiencies vergleichbar ist und folglich als Entodermpfropf bezeichnet werden kann. In Bezug auf die Art und Weise, wie der doppelwandige Urdarmboden gebildet ist und untergeht, deckt sich das Ergebnis WILLS mit demjenigen WENCKEBACHS fast völlig. WILL konstatiert eine paarige, gastrale und eine unpaarige, peristomale Abteilung des Mesoderms, wie WENCKEBACH auch beobachtete, aber der erstere weicht von dem letzteren insofern ab, als er ein „Zwischenplatte“ annimmt, das die zwischen der Chordaanlage und der Ausgangsstelle des gastralen Mesoderms sich erstreckende Entdermzone vorstellt und durch Faltung des Entoderms ins Mesoderm verwandelt wird, wie durch eine Serie für Gecko gezeichneter schematischer Darstellungen, Textfig. J, I-V, deutlich wird. Noch zu erwähnen ist eine besondere Keimstruktur, nämlich die Sichel, die KUPFFER (1882) bei dem günstigen Keim von *Lacerta agilis*¹⁾ abgebildet (Fig. 1) und erläutert hat. Sie tritt hinter dem Urmund zutage, nachdem die Einstülpung sich einigermaßen vollzogen hat und der Embryonalschild erschienen ist, auf beiden Seiten läuft sie zum lateralen zugespitzten Horn aus. Das anders gestaltete, aber identische Gebilde, das WILL (1895) bei *Lacerta muralis* fand und als Primitivplatte bezeichnete, entspricht dem Primitivstreifen der Autoren; die oben erwähnte Sichel bei *Lacerta agilis* faßt KUPFFER anders auf, da er sagt: „Ausdrücklich

1) Dasselbe Gebilde hat der Autor wieder bei *Emys europaea* gefunden und abgebildet (Fig. 8) und stellt als das identische mit demjenigen bei *Lacerta agilis*.

hebe ich hervor, daß an dem Embryonalschilde der Eidechse nichts bemerkt habe, was als Primitivstreif und Primitivrinne bezeichnet werden könnte“ (S. 9). Im Gegensatz zu KUPFFER fand WILL, daß bei *Lacerta muralis* die von dem Embryonalschild abgesetzte Primitivplatte früher als der Urmund auftritt (Fig. 1, Taf. I) und durch das weitere Wachstum des Embryonalschildes innerhalb desselben eingeschlossen wird (Fig. 5, Taf. I), sobald der dellenförmige Urmund erscheint. Endlich hat PETER (1904) bei *Lacerta agilis* seine Meinung dahin geäußert, daß außer der mesodermalen Entstehung der Chorda auch der Durchbruch der Urdarmtasche in die Furchungshöhle, entsprechend der Angabe BALLOWITZ' (1901) über Schlangen, auf Dehiscenz von Zellen zurückzuführen ist, während der Embryonalschild kein definitives Gebilde darstellt, sondern bloß eine durch die Verdickung des Ekto- und Entoderms hervorgerufene Erscheinung ist.

Im vorstehenden habe ich in vorläufigen und flüchtigen Zügen die in der Literatur behandelten wichtigen Punkte erörtert, so weit sie sich auf die Eidechsenentwicklung bezieht. Was die anderen Reptilienarten betrifft, so berücksichtige ich die Befunde für dieselben bei den am Schluß zuzufügenden allgemeinen Erläuterungen.

Das Problem der vorliegenden Arbeit ist also, die oben erörterten Entwicklungsvorgänge bei *Lacerta vivipara*, klarzulegen, sie zerfällt demgemäß in die Fragen nach der

- 1) Gastrulation.
- 2) Keimblätterbildung

Daran schließt sich eine Erörterung über die Chorda- und Medullarkanalbildung, die sich gleichzeitig vollzieht, und über die erste Differenzierung des Mesoderms an.

Teil I. Die Flächenansicht

Das früheste Stadium, das mir zur Verfügung gestanden hat, ist durch eine ovale Keimscheibe (Fig. 4) vertreten, auf deren Oberfläche sich eine schwach hervortretende Querfurche (um) erkennen läßt. Wie der weitere Verlauf der Entwicklung aufweist, ist diese Querfurche die erste Andeutung der Gestral- oder Sichelgrube¹⁾ im Sinne von WILL

1) Die Furche deutet natürlich die beginnende Einsenkung der Gastrulainvagination an, die somit den Urmund vertritt, dem man in der Literatur über die Reptilienentwicklung verschiedene Namen beilegt, wie Gastralmund (KUPFFER u. BENECKE), Prostoma (KUPFFER, WILL), Blastoporus (BALFOUR, WENCKEBACH) usw. Ich halte sie für identisch mit der Primitivgrube des Hühnerkeimes.

(1893), die vor allem zur Orientierung des werdenden Organismus wichtig ist, einmal weil eine durch deren Mittelpunkt senkrecht gezogen gedachte Achse die Längsachse des Keimes vorstellt, zweitens dadurch, daß der der Furche näher stehende Keimscheibenrand den hinteren vertritt.

Die Gastralgrube selbst stellt sich recht geradlinig und ist dadurch hervorgebracht, daß die Keimscheibenoberfläche sich vertieft. Bei der Flächenansicht scheint die Vertiefung hinten steil, vorn allmählich abgeflacht zu sein (Fig. 4);¹⁾ in Wirklichkeit ist sie aber nichts anderes als eine einfache Depression, deren Boden abgerundet ist, wie Fig. 4' klarlegt, in der ein Sagittalschnitt durch die Grube der in Fig. 4 wiedergegebenen Keimhaut abgebildet ist.

Was den Umriß der Keimscheibe betrifft, so kann ich leider nicht bestimmt sagen, ob der ovale, wie in Fig. 4 der Fall ist, eine gewöhnliche Form ist oder nicht, da dieses Exemplar das einzige ist, das ich demselben Stadium besitze. Verglichen mit Exemplaren in jüngeren sowohl wie älteren Stadien, ist die in Fig. 4 wiedergegebene Keimscheibe nach der rechten Seite mehr ausgebreitet als eine gewöhnliche, die kreisrund sein soll.

Daher kann bei unserem Exemplare von dem hinteren Anhang des Embryonalschildes, den WILL (1895) bei *Lacerta muralis* entdeckt und als identisches Gebilde mit der von KUPFFER (1882) bei *Lacerta agilis* beobachteten Sichel bezeichnet hat, keine Rade sein. Zwar sah WILL das Anhängsel, das nachher durch Wachstum des Schildes ausgeglichen wird, vor dem Auftreten der dellenförmigen Gastralaeinsenkung, während KUPFFER die Sichel nach diesem Stadium fand. Nach PETER (1904 a) ist die Sichel bei *Lacerta agilis* der Gestaltung nach (Fig. 5) derjenigen WILLS sehr ähnlich, jedoch tritt bei ihr von Anfang an die Einsenkung auf. In dieser Hinsicht ähnelt *Lacerta agilis* an *Lacerta lilfordi* (WILL, 1895 Figg. 2,3).

Das nächst ältere Stadium tritt durch eine Veränderung hervor, die die Sichelgrube betrifft (Fig. 5, um), indem diese nämlich nicht nur tiefer wird, sondern sich auch nach vorn biegt. Besonders vertieft sich die Grube an ihrem Mittelpunkt in ansehnlichem Maße, wird jedoch ziemlich plötzlich nach beiden Seiten seichter, um sich endlich zur Keimoberfläche abzuplatten. Die vordere und hintere Lippe (vl, hl) ragt ziemlich stark hervor, bedingt durch den Grubenboden, der sich nicht

1) Sowohl dieses Bild als auch Fig. 5 sind durch die Beleuchtung bei der Photoaufnahme nicht wenig beeinträchtigt.

scharf nach innen einschlägt, sondern immer noch breit und abgerundet ist. Auf einem Sagittalschnitte (Fig. 5') stellt sich die Grube (um) aber nicht mehr vertikal, sondern geht schief nach vorn, sodaß die vordere Lippe steil steht, während die hintere allmählich in die Keimoberfläche übergeht.

Im vorliegenden Stadium stellt die Gastralgrube somit eine Mulde dar, deren mittlere Tiefe nach beiden Seiten hin seichter wird, dabei aber nach vorn gebogen ist; folglich nimmt die Grube zum ersten Male Sichelform an.

Das ovale Feld (s) vor der Grube erscheint dichter konstruiert zu sein und vertritt das Keimgebiet, das als Embryonalschild bezeichnet wird. Eine ringförmige Zone der Unebenheit, die auf der runden Keimscheibenoberfläche auffällt, ist durch die in der Keimhöhle vorhandenen Zellengruppen hervorgerufen, wie ein Sagittal- (Fig. 5') oder Querschnitt aufzeigt.

Die Keimscheibe von *Lacerta vivipara*, die STRAHL (1881) abgebildet hat (Fig. 1), steht in einer annähernd gleichen Entwicklungsstufe wie die eben erwähnte und in Fig. 5 gezeichnete; sie ist bei ihm das einzige Exemplar, das sich auf ein so frühes Entwicklungsstadium dieser Eidechsenart bezieht. Beim Vergleich der beiden citierten Figuren konstatiert man sofort, wie weit sie auseinander stehen; besonders fehlt bei meinem Exemplare der knopfartige Vorsprung an der vorderen Lippe der Gastralgrube, der in Fig. 1 bei der Arbeit STRAHL'S auffällt ist. Ferner stellt der in Fig. 4 wiedergegebene Längsschnitt ein Stadium vor, das nicht so jung wie das eben erwähnte, wie STRAHL annimmt, sondern schon weiter fortgeschritten ist und ungefähr einem Keim entspricht, den ich in Fig. 7 abgebildet habe: die Gastrulaeinsenkung ist bereits nach vorn gerichtet.

Eine auffallende Veränderung, der sich die Gastralgrube in dem nächst älteren Stadium unterwirft, sieht man bei der in Fig. 6 abgebildeten Keimscheibe, die ebenfalls runden Umriß zeigt. Die Grube ist nicht mehr weit offen wie bei dem hervorgegangenen Keim, sondern die vorderen und hinteren Lippen kommen näher aneinander, indem die Öffnung spaltförmig reduziert wird. Der Spalt erstreckt sich nach beiden Seiten und läuft in einen engen Spalt aus, der schließlich völlig verschwindet, sodaß also die ganze Ausdehnung der Grube einen recht sichelförmigen Spalt darstellt. Der Mechanismus, den ein Vergleich des älteren (Fig. 6) mit dem jüngeren Keim (Fig. 5) sofort erkennbar macht, besteht darin, daß die Einstülpung an Tiefe sowohl wie an Breite zunimmt und zwar ihren

Weg nicht einfach nach innen, sondern schräg nach vorn sucht (Fig. 6'a), wodurch die beiden Lippen eng aneinander gebracht werden.

Die Unebenheit, die früher auf der Keimscheibenoberfläche eine ringförmige Zone darstellte, ist jetzt nur wenig deutlich geworden (vergl. Fig. 6 mit Fig. 5), was durch Abnahme der inneren Zellengruppen innerhalb der genannten Zone bedingt wird.

Der Einstülpungsprozeß vollzieht sich eine Zeit lang auf dieselbe Weise wie oben geschildert, was aus der sichelförmigen Gastralgrube zu schließen ist, die trotz einem großen innerlichen Fortschritt (Fig. 7') äußerlich unverändert wie im vorigen Stadium bleibt (Fig. 7), abgesehen davon, daß ihr Winkelspalt beiderseits weiter gegangen ist. Der Gestaltung nach ist die Sichel- oder Gastralgrube im vorliegenden Stadium ähnlich derjenigen bei *Lacerta viridis*, die WILL (1895) abgebildet hat (Fig. 7); vor wie nach dieser Entwicklungsstufe weichen die beiden Eidechsenarten (*L. vivipara* und *L. viridis*) in dieser Hinsicht weit voneinander ab (s. WILL 1895, Figg. 6, 8).

Ganz anders gestaltet sich die Gastralgrube in einem weiter entwickelten Stadium (Fig. 8); die Grube (um) ist nicht mehr sichelförmig, sondern stellt eine Querspalte dar, die sich geradlinig quer hinzieht; sie läuft beiderseits nicht spaltförmig aus, sondern ihre Seitenwinkel sind mehr oder weniger abgestumpft; endlich ist die Öffnung weiter als die des vorangehenden Stadiums, kurz, der Prozess der Entwicklung verändert sich an dem vorliegenden Stadium, das dabei die Rolle des Wendepunktes spielt. Wie diese Veränderung sich vollzieht, versuche ich in den folgenden Zeilen klarzulegen, insofern es mir die Erörterung der oberflächigen Beobachtung erlaubt.

Besichtigt man die in Rede stehende Keimscheibe (Fig. 8), so fällt einem vor allem auf, daß die vordere Lippe (vl) der Grube über der hinteren (hl) hervorsteht. Dieses Verhältnis kommt dadurch zustande, daß die sich einstülpende Tasche sich nicht einfach nach innen, sondern gleichzeitig auch nach vorn einschlägt, aber noch mehr dadurch, daß nur die hintere Lippe (hl) allein sich immer noch mit ihrer Hineinschiebung nach innen beschäftigt, während die vordere (vl) nicht mehr imstande ist einzustülpfen. Da der Umschlagsrand mit einem kantigen Saum versehen ist, ist es undenkbar, daß die oberflächige Keimschicht sich um diese Kante umschlagen und nach innen hineinschieben kann. Das Wachstum der Lippe, wodurch sie über die hintere allmählich hervorragt, kann nur durch Fortwachsen dieser Kante selbst erfolgt sein (Figg. 8', 8'a). Die fortwachsende,

vordere Lippe behält nicht immer die gleiche Breite wie früher, sondern verschmälert sich in dem Maße, als sie weiter wächst, infolgedessen wird die Querausdehnung der Grubenöffnung auch verkürzt. Daher kommt, daß die Gastralgrube in Fig. 8, die schon einigermaßen den besagten Prozeß an sich erfahren hat, schmaler ist im Vergleich mit der in Fig. 7, in der er noch nicht eingetreten ist.

Aus dem gesagtem geht hervor, daß der Vorgang der Gastrulation sich nicht einfach auf die Einstülpung beschränkt, sondern dazu noch ein anderer Prozeß tritt: das Fortwachsen des Umschlagsrandes der vorderen Lippe. Die Grube unterwirft sich also einer eigentümlichen Veränderung ihrer Gestaltung sowohl wie Breite.

Trotz ihrer großen Wichtigkeit, hat man es nicht nur bei den Eidechsen, sondern auch bei den Reptilien überhaupt bisher total vernachlässigt, die genannte Veränderung zu bemerken; man findet in der Literatur weder eine Erörterung noch eine Abbildung darüber, so weit es sich auf die Eidechsen bezieht. Nur WILL (1893) hat beim Gecko eine diesbezügliche Annahme geäußert.

Der besprochene kombinierte Vorgang dauert eine Zeit lang, was man aus der lange unveränderten Gestaltung der Grube konstatieren kann (vergl. Fig. 8 mit Fig 9); ein Unterschied des späteren Stadiums vom früheren besteht nur in den Ausdehnungen, die mit fortschreitenden Stadien abnehmen (Fig. 9), übrigens bleibt die Grube immer dasselbe trotz Entwicklungsstufen. Über den Durchbruch der einstülpenden Tasche in die Keimhöhle, der in dem in Rede stehenden Entwicklungsstadium stattfindet und oft als eine große, entwicklungsgeschichtliche Frage vielfach erläutert wird, spreche ich bei späterer Gelegenheit. Hier ist nur anzugeben, daß in noch weiter fortgeschrittenen Stadien (Figg. 10–12) die hintere Lippe (hl) besonders hervorgetreten zu sein scheint, ein scheinbarer Vorgang, der durch die Veränderung des vor der Grube liegenden Embryonalschildes bedingt wird. Dieser war bis dahin unverändert geblieben, vertieft sich aber nunmehr als eine beginnende Andeutung der Medullarplatte bezw. Medullargrube zuerst flach (Figg. 10, 11, mp), alsdann ihrer Mittelzone entlang immer tiefer (Fig. 12). Dem genannten Vorgang unterwirft sich auch die Gastralgrube (Figg. 10–12, um), die immer noch den Mittelpunkt der Entfaltung darstellt; sie verläuft nicht mehr quer, sondern ist nach hinten gebogen und zwar derart, daß sie ihre hervorragende, hintere Lippe (hl) zu umfassen. Aus einem später zu erörternden Grunde kann diese Erhabenheit mit dem bei Amphibieneiern vielfach erörterten Dotterpfropf als identisch gestellt werden.

Der Entwicklungsvorgang ist also nach dem vorderen Keimbereich ausge dehnt, der im folgenden das Zentrum desselben darstellt, was man schon an der Flächenansicht konstatieren kann. Einerseits sinkt die Medullarfurche (Figg. 12-14, mf, mr) entlang der Mittellinie der breiten Medullarplatte (mp) nach und nach tiefer; andererseits tritt eine zweite Furche (Fig. 13, kf) auf, die als Kopffalte bogenförmig den vorderen Teil des Keimes umfaßt, um dadurch den Embryonalteil von den übrigen abzusetzen. Die Kopffalte dehnt sich, nachdem sie sich ziemlich lange auf das vordere Gebiet (Figg. 14-17, kf) beschränkt hat, immer mehr nach hinten aus, um schließlich den ganzen Embryonalkörper zu umschließen. Bemerkenswert ist die Kopffalte, die sich am hinteren Ende nicht nur beträchtlich vertieft, sondern plötzlich aufhört, sodaß die Grube dadurch sehr ausgeprägt aussieht (Figg. 14, 15). Einerseits sinkt die Medullarfurche auf Kosten der Medullarplatte, die demgemäß in gleichem Maße an Breite abnimmt, tiefer und tiefer, andererseits erstreckt sich die Furche nach vorn und hinten, bis sie schließlich durch die ganze Länge des Embryo hindurch geht, so daß sie vorn die Kopffalte schneidet, hinten die Gastral- oder Primitivgrube trifft (Figg. 14-17, mr). Die Senkung der Medullarfurche vollzieht sich nicht allein, sondern gleichzeitig damit erfolgt auch eine Erhebung des Medullarwulstes (mw), der infolgedessen metamerische Gliederung vorzeigt.

Die Medullarfurche weist zuerst einen flachen Boden auf (Fig. 12, mf), wandelt sich aber nach und nach in die auf einem Querschnitt keilförmig erscheinende Medullarrinne um (Figg. 13-17, mr). Mitsamt den 2 Figuren, die KUPFFER (1882) für *Lacerta agilis* abgebildet hat (Figg. 2,3), ähneln eine Reihe Abbildungen (Figg. 11-19), die WILL (1895) für *Lacerta muralis* gegeben hat, meinen Figuren der entsprechenden Stadien (Figg. 12-17), und man erkennt, daß bei jenen dieselben Umwandlungen vor sich gehen.¹⁾ Diese Umwandlung geht jedoch nicht immer parallel mit dem Entwicklungsgang, sondern steht ihm manchmal nach (Figg. 16, 17, mr). Am hinteren Ende, wo die Furche am spätesten gebildet ist, ist sie in späteren Stadien noch weit offen und abgerundet (Figg. 16, 17, mr). Gerade an der hinteren Ecke dieses erweiterten Teils der Medullarrinne eröffnet sich der Urmund (um) mit dem Canalis neurentericus.

Was den Urmund betrifft, der jetzt mit der Medullarrinne in Kommunikation tritt und den Ausgang des Canalis neurentericus bildet, so

1) Fig. 4 KUPFFERS entspricht wahrscheinlich Fig. 16 der vorliegenden Arbeit.

ist er schon seit langem (Figg. 9-17) auf dem Weg der Reducierung; trotzdem tritt er bis zum ältesten von den in Rede stehenden Stadien noch sehr deutlich hervor (um). Wenn die äußere Öffnung des Urmundes bezw. des *Canalis neurentericus* bei noch fortgeschrittenen Keimen nicht deutlich hervortritt, so ist sie durch die sich verschließenden Medullarwülste zugedeckt (Fig. 18, um, 19, cn).

Also ist es eine Eigentümlichkeit der Eidechsen, wahrscheinlich der Reptilien überhaupt, daß bei ihnen die Medullarfurche so früh auftritt. So kommt es, daß KUPFFER (1882) und IWOFF (1894) die Bildung des *Canalis neurentericus* ohne weiteres als die Gastrulation auffassen, eine Ansicht, die STRAHL (1884) leugnet. Meines Erachtens liegt der Grund für diese Verwirrung einfach darin, daß die vorangehende Gastrulation sich verzögert, weil sie von dem nachfolgenden Prozeß, der in der Einsenkung der Medullarfurche besteht, gedeckt zu werden.

In dem danach in Betracht kommenden Entwicklungsstadium ist die Kopfspitze bereits in die dorsalwärts ausgewachsene Amnionhülle hineingewachsen (Fig. 18); der dorsale Umschlagsrand des Amnions (af) ist noch nicht bogenförmig abgerundet wie später, sondern keilförmig eingeschnitten. Die Medullarrinne ist in ihrer vorderen Hälfte vollständig eingebettet, während die hintere (mr) zu einer schmalen Rinne reduciert ist, und am Ende sogar so weit offen bleibt, daß man über dem hinteren Wulste in die äußere Öffnung des Urmundes (um) lediglich hineinschauen kann. Auf Schnitten kann man konstatieren, daß das vierte Mesodermsomit in Absonderung begriffen ist, daß folglich der Embryo etwas älter als der vorhergehende ist, der mit nur zwei abgesonderten Somiten versehen ist.

Das älteste Stadium, womit die vorliegende Arbeit vorläufig abgeschlossen ist, stellt einen Keim vor, bei dem das vordere Viertel des Embryonalkörpers durch das Amnion umhüllt ist (Fig. 19), dessen hinterer Umschlagsrand einen nach außen gebogenen Halbkreis beschreibt (af). Die Medullarrinne ist in ihrer vorderen Hälfte verschlossen; hingegen öffnet sie sich in der hinteren nach außen durch eine schmale Spaltung (mr), die an ihrem hinteren Ende nicht mehr abgerundet ist. Wie man durch Schnitte nachweisen kann, ist der Embryo mit 6 Paar Mesodermsomiten ausgerüstet, was erkennen läßt, daß die Entwicklungsstufe im Vergleich mit der vorhergehenden nur ein wenig weiter fortgeschritten ist.

Fig. 20 stellt einen weitaus alten Embryo vor, bei dem nicht nur mehrere Mesodermsomite aufgetreten, sondern der Kopf geknickt ist. Nur

ein kleines rundes Feld des Schwanzes bleibt noch von der Amnionhülle ausgesetzt (s). Ein so altes Exemplar habe ich wiedergegeben, auf Schnitten die Verhältnisse des Enddarms und Canalis neurentericus zur Allantoissanlage klarzulegen.

So weit man also aus dem auf der Keimoberfläche vor sich gehenden Entwicklungsverlauf schließen kann, vollzieht er sich bei unserem Objekte recht regelmäßig und stufenweise. Der Prozeß geht von der Urmundgrube aus, deren am tiefsten gesunkener Mittelpunkt das eigentliche Entwicklungszentrum darstellt. Die Grube wächst tiefer, auch dehnt sie sich gleichzeitig nach beiden Seiten hin aus, bis sie sich durch Umwachsung ihrer vorderen Lippe zu einer kurzen und engen Spalte reduciert. Von nun an dehnt sich der Entwicklungsvorgang aus seinem ursprünglichen Zentrum nach vorn in den Embryonalschild aus und zieht sich schließlich in denselben Keimbereiche um, der nun als Entwicklungszentrum darstellt. Die Medullarrinne und Amnionfalte entstehen nacheinander; gleichzeitig mit der Senkung der Medullarrinne erhebt sich der Medullarwulst, wodurch die Rinne sich endlich verschließt.

Von dem oben gesagten unterscheidet sich der in Rede stehende, frühe Entwicklungsvorgang in zwei Phasen, von denen eine seinen früheren, aus der Sichelgrube oder richtiger dem Urmund ausgehenden Verlauf umfaßt, während die andere, in der das Entwicklungszentrum sich in den Bereich des Embryonalschildes verschoben hat, sich auf die danach sich vollziehenden Vorgänge bezieht. Dementsprechend geht die erste Phase im Laufe der in Figg. 10-12 gezeichneten Stadien in die zweite über.

Teil II. Untersuchung der Schnitte

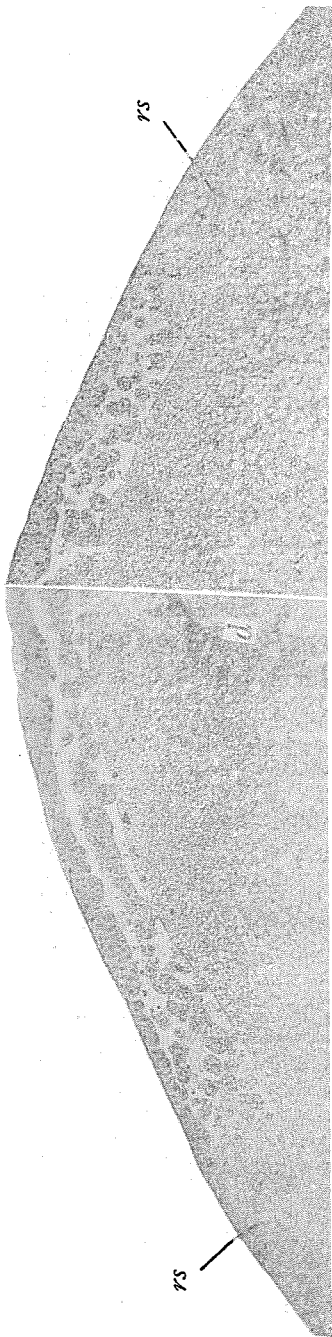
Wir richten uns nunmehr anzusehen, wie weit die inneren Vorgänge die den oberflächigen Veränderungen entsprechenden Entwicklung erfahren hat.

I. Entwicklungsphase

Die erste Phase des Entwicklungsvorgangs wird wiederum in zwei Perioden zergliedert: die erste erstreckt sich vom Auftreten der Urmundeinsenkung oder Gastralgrube bis zu dem Stadium, wo außerdem noch die vordere Lippe der Grube fortzuwachsen anfängt und dadurch die zweite Periode sich einsetzt; das Übergangsstadium fällt somit ungefähr auf das in Fig. 8 abgebildete.

1. Periode

Über die Furchung werde ich bei späterer Gelegenheit einen besonderen Artikel veröffentlichen; aber ein paar Worte darüber sind dazu nötig, um das entwicklungsgeschichtliche Verhältnis zwischen den Furchungszellen bezw. Blastomeren und der Dotterkugel klarzulegen. Bei dem in Fig. 1 abgebildeten Keim geht die Furchung aktiv vor sich, besonders teilen die Zellen sich rege an der Peripherie, und zwar dergestalt, daß der peripherische Keimteil dadurch sich mit den Furchungszellen beigefügt wird, wodurch die Keimscheibe selbstverständlich nach allen Richtungen ausgedehnt wird. Auf den Schnitten (Figg. 1', 1'a) ist ersichtlich, daß im zentralen Teil der Keimscheibe die Dotteroberfläche gegen die Furchungs- oder Keimhöhle (fh) bereits sehr scharf konturiert ist, während in ihrem peripherischen Teil immer noch Zellen aus der Dottermasse beigefügt werden. Bei einem weiter entwickelten Keime (Fig. 2) sieht man noch einen ähnlichen Vorgang in dem in Rede stehenden Keimbezirk, der sich von der entsprechenden Partie des jüngeren Keimes nur durch Mehrzahl und Verkleinerung der Zellen unterscheidet. Dennoch sind die peripherischen Zellen nicht nur grob, sondern ordnen sich radial, bedingt dadurch, daß die Furchungsfurchen radial über die Dotteroberfläche hin laufen, ein Zeichen, daß die Furchung sich fortwährend nach der Peripherie ausdehnt. Ebenso verläuft die Furchung nach der Tiefe. Auf einem Schnitt (Fig. 2') durch den in Fig. 2 gezeichneten Keim bemerkt man den peripherischen Teil der Dottermasse, der sich in Zellen zerlegt, während im zentralen Bereiche die Dotteroberfläche keine Andeutung der Zellenabgabe und sogar bereits gegen die Keimhöhle eine scharfe Abgrenzung zeigt. Mit der fortschreitenden Entwicklung werden diese groben peripherischen Zellen kleiner; andererseits entstehen durch weitere Furchung die groben peripherischen Zellen an der Randzone aufs neue, bis endlich diese peripherische Furchung aufgehoben ist, während die Zerlegung der vorhandenen, groben Zellen immer kleiner werden, so daß die peripherische Demarkation der Keimscheibe, die durch Vorhandensein der groben Zellen scharf erschien, gänzlich verwischt wird (Fig. 3). Wie Fig. 3' aufweist, die einen Schnitt durch die in Fig. 3 abgebildete Keimscheibe vorstellt, findet jedoch in der Peripherie noch Zelllieferung aus der Dottermasse statt. Im zentralen Bereiche teilen und vermehren sich nur die frei gewordenen Zellen (bm) wiederholt, sodaß sie nicht nur die Keimhöhle ausfüllen, sondern sich aneinander anschließen. Trotzdem ist die Dotteroberfläche gegen die Keimhöhle scharf abgegrenzt.



Textfig. 1. Medianer Durchschnitt durch einen Keim, der zwischen beiden in Figg. 3 und 4 abgebildeten Stadien steht, d. i. als Blastula gezeichnet wird. rs, Randschwelle; d, Dotter. $\times 80$.

Aus der Art und Weise der Furchung erhellen daher zwei wichtige Tatsachen: erstens, daß die Verbreiterung der Keimscheibe durch peripherische Furchung geschieht, zweitens daß die durch Vermehrung frei gewordenen Zellen nicht zum Flächenwachstum der Keimscheibe beitragen, sondern sich lediglich differenzieren. Ferner ist hervorzuheben, daß die der Keimhöhle zugekehrte Oberfläche der Dotterkugel keine Andeutung der Zelllieferung mehr zeigt, wenn an der betreffenden Stelle die peripherische Furchung vorüber ist, während der daselbst die Furchungszellen aus der Dotterkugel abgegeben wurden.

Die Zelllieferung an der peripherischen Keimzone hört jedoch auf, bevor noch die Senkung der Gastralgrube offenbar wird, das Blastoderm grenzt sich sodann sehr scharf gegen die Dotteroberfläche ab, sowohl im zentralen Bereiche als auch im peripherischen Bezirk (Textfig. 1). Daraus läßt sich schließen, daß die Furchung so weit geht, bis der kuppenförmige, protoplasmatischen Eipol völlig in Furchungszellen geteilt und kein zelllieferungsfähiges Protoplasma mehr im Dotter enthaltend übrig bleibt. Daraus folgt, daß die Annahme einer später noch stattfindenden Nachfurchung (BALFOUR 1879; KUPFFER, 1882; STRAHL, 1895; WILL, 1893, 1895) ausgeschlossen ist.

Also ist die ansehnliche Dotterkugel aus dem Entwicklungsvorang absolut ausgeschlossen, abgesehen davon, daß sie nur noch als Nahrungslieferant in Dienst steht. Die so vom Dotter abgeschlossen Zellenstruk-

tur bildet das integrale Ganze und stellt die Keimscheibe oder das Blastoderm dar, dem allein die weitere Entwicklung verdankt wird. Also hier ist eine Entwicklungsphase scharf markiert, die darin besteht, daß das Bildungsmaterial vom Nahrungsdotter abgetrennt ist. Das in Rede stehende Stadium, in dem die Furchung abgeschlossen ist, die Einstülpung jedoch noch nicht angefangen hat, bezeichne ich vorläufig als Blastula. Der scheibenförmige Keim oder das Blastoderm ist auf Schnitten nunmehr am Rande abgerundet (Textfig. 1, links) oder abgestumpft (rechts). Die Abrundung des Randes erfolgt durch die eben beendete Furchung und ist durch die noch nicht differenzierten Zellen gebaut, während in dem gespitzen Rand die Zellen erst einigermaßen eine Veränderung erfahren haben; der erstere stellt wahrscheinlich den hinteren Rand des werdenden Organismus vor.

Die aus nur lose zusammenhängenden Zellen bestehenden, äußeren Furchungszellen (Fig. 2', oh), die sich von den unteren, in der Keimhöhle zerstreuten, dotterreichen Zellen unterscheiden, werden unter Vermehrung der komponenten Zellen allmählich dichter zusammengesetzt (Fig. 3', oh), und verwandeln sich endlich in eine eng zusammengedrückte Zellschicht, die sich nach der Peripherie hin verdünnt, aber noch nicht epithelial gebildet ist (Textfig. 1). Dabei konnte eine Einkeilung der unteren zerstreuten Zellen zwischen die genannten äußeren Zellen nicht positiv nachgewiesen werden, höchstwahrscheinlich findet sie nicht statt, obschon sie vielfach behauptet wurde (z. B. WILL, 1893). Allerdings ordnen sich die zusammengedrückten Zellen nach und nach epithelial an und verwandeln sich in ein typisches Zylinderepithel um (Fig. 4', oh), das ich schlechthin als obere Keimhaut bezeichne, womit jedoch nicht das Extoderm gemeint ist. Im größten, zentralen Bereich ist die Keimhaut nicht nur dick, sondern homogen an Struktur und nach außen und innen sehr scharf kontruiert, während nach der Peripherie hin diese Keimhaut sich nicht nur verdünnt, sondern eine unebene innere Fläche hat, deren hinteres Viertel (Fig. 4', rechts) sogar locker gebaut ist. Die genannte Keimhaut beschränkt sich zudem nur auf das Blastoderm und hört an dessen Grenze an der Dotteroberfläche plötzlich auf.

Was die inneren, reichlich Dotter enthaltenden Zellen, die als Entoderm (en) aufzufassen sind, betrifft, so werden sie überall, wo die Furchung vor sich geht, von der Dotterkugel abgesondert, um sich darauf einzustellen, wenn in betreffenden Stellen sie vorüber ist; daher findet immer am peripherischen Keimrand die Absonderung statt (Figg.

1', 1'a, 2', 3'), während in Zentralbereiche die Dotteroberfläche gegen die Keimhöhle scharf abgegrenzt ist. Die so entstandenen Zellen liegen anfänglich in engem Anschluß sowohl an die Dotterkugel als auch an die obere Keimhaut (Fig. 3'); von der ersteren wird jedoch die Entodermzellengruppe durch die Erweiterung der dazwischen vorkommenden Keimhöhle um so weiter abgesetzt, je mehr die Entwicklung weiter geht (Textfig. 1, Figg. 4', 5', 5'a). Die am spätesten entstandenen Zellen, die sich an der Peripherie finden, liegen in späteren Stadien noch am Dotter an und stehen sogar mit der oberen Keimhaut in Zusammenhang (Fig. 5'a).

Das erwähnte Entoderm stellt das cenogenetische Entoderm WENCKEBACHS (1891) dar, aber nicht das Paraderm KUPFFERS (1882 a), dessen Zellen nach dem Autor aus dem Parablast entstammen; nach meinen Ergebnis liefert, wie oben erläutert wurde, nicht nur die so genannte Parablastschicht, sondern die Dotterkugel selbst keine Zelle mehr, wenn die Furchung vorüber ist. Bei dieser Gelegenheit ist zu bemerken, daß das cenogenetische Entoderm nach WENCKEBACH ein primäres ist, das nicht das primäre KUPFFERS und WILLS (1893, 1895), sondern ihr sekundäres entspricht. Ich nenne es schlechthin das Entoderm.

Die Entodermzellen hängen so lose zusammen, daß die einzelnen Zellen in gar keiner strukturellen Verbindung stehen, sondern durchaus frei liegen, sodaß sie nicht polyädrische, sondern variabel rundliche Gestalt annehmen (Figg. 4', 7'). Die Zellen sind auch variabel an Dicke; aber in der Regel befinden sich die dicken Zellen im zentralen Bereiche, nach der Peripherie sind sie kleiner; die in der peripherischen Ecke befindlichen Zellen sind ein Viertel so dick wie die im Mittelbereich vorhandenen dicksten (Figg. 4', 7'). Besonders sind die dicken Zellen mit viel Dotterkörnern beladen. Wahrscheinlich kommt das daher, daß die besprochenen Zellen sich nicht häufig teilen, sich nicht so rege wie die der oberen Keimhaut vermehren, was ich an Hand durch ziemlich selten gefundene Teilungsfiguren nachweisen kann. Wirklich nehmen sie im Verlauf der Entwicklung auch nicht schnell an Zahl zu.

Die Keimhöhle kommt erst später zutage, wenn die obere Keimhaut gebildet ist (Fig. 4', kh). Sie ist eigentlich mit der Furchungshöhle bei den Holoblastieren vergleichbar. Die Höhle wächst weiter, je mehr die Keimhaut sich verbreitert, sodaß sie im Stadium der beginnenden Einstülpung der Gastrulagrube zu ansehnlicher Höhle erweitert ist (Fig. 5', 5'a). Sie ist in der Tat in dieser Phase am ausgedehntesten, da sie gleich beseitigt wird, sobald die Einstülpung fortschreitet (Fig. 7'a).

Durch Färbung ist ein Farbe aufnehmender, zähflüssiger Eiweißstoff als alleiniger Inhalt der Höhle nachweisbar.

Die beginnende Einstülpung wird durch eine schwache Senkung der oberen Keimhaut angedeutet, die auf der Achsenzone am hinteren Viertel der ganzen Achsenausdehnung des Keimes stattfindet. Auf einem Sagittalschnitte (Fig. 4') durch die Achsenzone der in Fig. 4 abgebildeten Keimscheibe tritt die Senkung sehr deutlich hervor (um); der Schnitt traf ihren tiefsten Teil, da sie seichter ist, wenn man die seitlich geführten Schnitte nach Seiten verfolgt. Sehr wichtig ist es, die Örtlichkeit klarzulegen, wo die Senkung stattfindet, weil nämlich das Strukturverhältnis der sich senkenden Keimhaut wichtige Eigentümlichkeiten aufweist, ein Verhältnis, das darin besteht, daß die hintere Begrenzung der Senkung, also die hintere Lippe des Urmundes, die daselbst consistent gebaut ist, plötzlich in die locker gebaute,¹⁾ hintere Strecke (hf) der Keimhaut übergeht. Allerdings unterscheidet sich der genannte Keimabschnitt von dem anderen wesentlich; ich bezeichne ihn vorläufig als hinteres Feld, das dem Entodermpfropf WILLS (1893, 1895) entspricht, betreffs dessen zukünftiger Bestimmung ich jedoch nicht völlig mit WILLS übereinstimme, wie der spätere Verlauf der Entwicklung klarlegt. Das hintere Feld steht an seiner distalen Extremität in Zusammenhang mit der darunter befindlichen Entodermzellenanhäufung, die gegen die Dotteroberfläche bauchig aufgeschwollen ist. Dieses ganze Gebilde (rs), Außenschicht und Entodermzellen zusammengenommen, bezeichne ich als Randschwelle. Die Randschwelle beschränkt sich nicht auf diesen Keimbezirk, sondern entsteht überall dem Keimscheibenrand entlang, besonders aus den Furchungszellen, die durch die am spätesten vor sich gegangene Randfurchung hervorgebracht wurden.

Was die Senkung selbst anlangt, so besteht das Epithel aus den besonders eng angeschlossenen, schmal komprimierten hohen Zylinderzellen (Fig. 4', um), sieht daher sehr consistent aus. Die so charakterisierte Beschaffenheit des sich senkenden Epithels ist durch die rege vor sich gehende Zellvermehrung bedingt, die man durch die Aktivität der komponenten Zellen nachweisen kann. Auf Fig. 4'a, in der die in Fig. 4 wiedergegebene Senkung stark vergrößert ist, tritt deutlich hervor, daß das nach innen vordringende Epithel den darunter liegenden Zellenzug (en) stark unterdrückt. Das Epithel ist sogar an seiner Spitze

1) Von vornherein dürfte klar sein, daß der hintere Keimbezirk locker gebaut ist, wie ich oben bei Schilderung der Blastula erläutert habe (s. 142).

nicht mehr einfach, sondern schon wenn auch unvollständig doppel-schichtig geworden, einige Zellen stehen schon außerhalb der Epithel-schicht, kurz, die Wucherung hat bereits angefangen. Dabei bemerkt man den Dotterreichtum der Entodermzellen (en), die sich dadurch leicht von den aus der oberen Keimhaut entstammten, dotterarmen, klaren und gewucherten Zellen (wz) unterscheiden.

Die Anfänge der Strukturveränderung, wodurch die Urmundsenkung veranlaßt wird, treten jedoch früher auf, so früh, daß bei der Flächenansicht noch keine Spur der Furche bemerkt wird, wie man in Fig. 4'' sieht (um), die einen Sagittalschnitt durch die Achsenzone einer solchen Keimscheibe darstellt. In Fig. 4''a, die eine starke Vergrößerung der genannten Stelle vorstellt, tritt die besprochene Wucherung klar hervor, sie ist aber noch nicht so weit fortgeschritten wie in Fig. 4', sondern die Epithelstruktur hat sich nur so weit verändert, daß einige gewucherte Zellen (wz) daraus hervorgetreten sind. Daher geht die Zellenwucherung bereits vor sich, bevor die Senkung äußerlich sichtbar wird.

Übrigens bleiben die Entodermzellen unverändert. Ebenso wenig verändert sich die vor dem Urmunde liegende obere Keimhaut. Folglich ist im gegenwärtigen Stadium der Entwicklungsvorgang auf den Urmund konzentriert, und zwar beschränkt sich auf denselben, die übrigen Keimbereiche nehmen keinen Anteil daran.

Auf einem Sagittalschnitt durch die Achsenzone des Keimes, der in Fig. 5 abgebildet ist, treten auffällige Veränderungen hervor, denen der Keim sich seit dem oben genannten Stadium unterworfen hat. Vor allem ist der Urmund (um) bemerkenswert, der sich nicht nur weiter vertieft, sondern durch die steil hervortretende, vordere Lippe (vl) in die davor liegende obere Keimhaut (oh) des Embryonalschildes übergeht, während die hintere Lippe (hl) dagegen eine ziemlich allmähliche Abflachung zeigt, um sich darauf in das hintere Feld (hf) zu verflachen. Indessen ist der Urmund noch nichts anderes als eine mit abgerundetem Boden versehene Vertiefung (vergl. Fig. 5', um mit Fig. 7', um). Sehr ähnlich ist der Vorgang bei *Lacerta agilis*, den WENCKEBACH (1891) beobachtet und abgebildet (Fig. 1) hat; aber seine Angabe darüber ist zu einfach, um mit dem vorliegenden Ergebnis verglichen werden zu können. Die dellenförmige Einsenkung des Urmundes, die WILL (1895) bei *Lacerta muralis* (Figg. 2, 3, 30) und *L. lilfordi* (Figg. 28, 29) konstatiert hat, entspricht wahrscheinlich dem in Rede stehenden Stadium meines Objektes; aber eine Erläuterung dazu ist kaum nötig, da die Resultate der beiden Fälle zu weit auseinander stehen. Bei meinem

Objekte sind Zellen des sog. Entodermpropfs z. B. in ihrer Beschaffenheit nicht so scharf, wie WILL abgebildet hat (Figg. 8-30), von den davor liegenden Ektodermzellen abgesetzt. Ebenso wenig stimmt mein Ergebnis mit dem PETERS (1904) überein, der sich mit *Lacerta agilis* beschäftigt hat; man sieht z. B. in Fig. 1 von ihm die dellenförmige Vertiefung des Urmundes auf dem Embryonalschild, die sich ganz anders wie die meines Objektes verhält. Der Autor gibt keinen Schnitt durch den Urmund.

Sehr auffällig ist der Haufen der Zellen (Fig. 5', wz), die aus dem Boden des Urmundes gewuchert haben; das läßt vermuten wie aktiv die Wucherung sich vollzieht, wenn man an frühere Stadien (Fig. 4') zurückdenkt, in dem die entsprechenden Zellen (wz) auf einem Schnitt nur durch einige solche vertreten sind. Die Wucherungszone dehnt sich jedoch nicht durch die ganze Strecke des Bodens aus, sondern die der vorderen Lippe unterliegende Partie ist frei davon, was dadurch ersichtlich wird, daß sie durch einen Spalt vom Zellenhaufen abgetrennt ist (Fig. 5'). Seitlich ist die Einsenkung sehr schwach angedeutet, weil hier noch die Zellenwucherung die Hauptrolle spielt; in Fig. 5'a, die aus einem lateral geführten Sagittalschnitt entnommen ist,¹⁾ zeigt die obere Keimhaut nur eine schwache Vertiefung (um); die zwischen der oberen Keimhaut und dem Entoderm befindlichen Zellengruppen (wz) vertreten dennoch meistens eine solche in der angeschnittenen Achsenzone und sind durch einen Spalt von der Keimhaut getrennt.

Was die hintere Lippe betrifft, so wuchern ihre Zellen nicht nur die Urmundwandung, sondern auch die obere Keimhaut des hinteren Feldes entlang, besonders nimmt von der letzteren beinahe die Hälfte ihrer Ausdehnung Anteil an der Zelllieferung (Fig. 5', hf). Im vorliegenden Falle beschränkt sich die Wucherungszone auf die Achsenzone, in lateralen Teilen (Fig. 5'a) kann man keine Andeutung der Wucherung nachweisen.

Ihrer Entstehung nach muß der gewucherte Zellenhaufen (Fig. 5', wz) mit dem Primitivknoten, den MEHNERT (1892) bei *Emys lutaria taurica* vielfach erörtert, als identisch angesehen werden; das ganze Gebilde stellt somit den Primitivstreifen der Autoren, dementsprechend dessen nach vorn gerichteter Teil (ks), den Kopffortsatz, dar. Nunmehr haben wir einen Primitivstreifen vor uns, der um den Ur-

1) Der in Fig. 5'a abgebildete Schnitt stellt seitwärts den 8. von dem in Fig. 5' wiedergegebenen dar.

mund herum einen ovalen Umriß darstellt; das Gebilde ist seitlich noch nicht vollkommen.

Dieses Verhältnis legt eine Serie Querschnitte klar. In Figg. 5''-5''c, in denen die Querschnitte durch eine etwas ältere Keimscheibe wie die in Fig. 5 wiedergegebene abgebildet sind, tritt die seitliche Ausbreitung des Primitivstreifens deutlich hervor. Auf dem Schnitte durch die vorderen Lippe des Urmundes (Fig. 5''a) findet man nicht nur die Wucherungsaktivität der Lippenwandung, sondern dazu noch die darunter zerstreut befindlichen Zellen (wz), die die basalen Zellen des Kopffortsatzes vorstellen und nach vorn kontinuierlich zum noch locker konstruierten Kopffortsatz verfolgen lassen (Fig. 5'', ks). Verfolgt man die Serie nach hinten, so ist die hintere Lippe rege tätig die Primitivknoten zu liefern (Fig. 5''b, hl). Weiter nach hinten finden sich die in Rede stehenden Zellen zwischen der oberen Keimhaut und dem Entoderm angehäuft (Fig. 5''c, wz), insbesondere sind sie frei von den beiden Keimblättern. Wie man bei beiden Schnitten (Figg. 5''a, 5''b) sieht, beschränkt sich die Zellenwucherung bloß auf die Achsenzzone. Daher kommt der ovale Umriß des Primitivstreifens, der an seiner Achsenzzone aufgeschwollen und demgemäß auf Schnitten linsenförmig gestaltet ist.

Die oben angegebene Erfahrung lehrt uns, daß bei meinem Objekte der als Primitivknoten bezeichnete Zellenhaufen nicht von Anfang an vorhanden ist, wie mehrere Forscher bei Reptilien im allgemeinen angeben, sondern sich erst mit den Zellen bildet, die aus der oberen Keimhaut gewuchert sind.

So weit mir bewußt ist, findet man in der Eidechsenentwicklungsgeschichte noch keine scharf definierte Auffassung des Primitivstreifens, sondern man nimmt als solchen ein Gebilde ähnlich dem gleichnamigen beim Vogel an, das aber mit demjenigen beim Vogel nicht ganz identisch ist und sogar unter den Reptilien auseinander geht. Abgesehen von KUPFFER (1882a), der das Vorhandensein des Primitivstreifens bei den von ihm untersuchten Reptilien leugnet, stimmen die meisten Forscher wie z. B. BALFOUR (1879, 1881, 1885), STRAHL (1881), WENCKEBACH (1891), WILL (1893, 1895) u. A. darin überein, daß das indifferente Zellengebilde hinter dem Urmunde, wo all 3 Keimblätter zusammen hängen, den Primitivstreifen darstellen. Z. B. geben STRAHL (1881, S. 124) und WENCKEBACH (1891, S. 73) an, daß die Gastrulaeinsenkung am HENSEN'schen Knoten stattfindet, wo der Primitivstreifen in den Kopffortsatz übergeht.

Nach meiner Auffassung stellen die das Mesoderm liefernde Ur-

mundlippe, das dahinter liegende Feld sowie das gewucherte Mesoderm zusammen den sogenannten Primitivstreifen dar, folglich ist er dem gleichnamigen Gebilde beim Vogel identisch, wie bei späterer Gelegenheit erläutert werden wird.

Was die Entodermzellen anlangt, so sind sie in der Umgebung des Urmundes in ein locker zusammenhängendes, unregelmäßiges Epithel (Figg. 5', 5'a, 5''-5''c, ent), das jetzt den Namen Entoderm oder richtiger Enteroderm¹⁾ verdient, umgebildet. Das Enterodermepithel schließt sich eng an den Primitivstreifen an, wo er vorhanden ist (Figg. 5', 5'a, 5''-5''c, ent); es ist aber nicht schwer davon zu unterscheiden, und zwar nicht nur durch seine oben erörterte besondere Struktur, sondern auch durch sein Dotterreichtum.

Die Entodermzellen differenzieren sich im vorderen Bereiche noch nicht und stellen bloße Zellenaggregate dar, von Epithelstruktur kann somit keine Rede sein; gleiches gilt auch für die der hinteren Gegend (Figg. 5', 5'a, en). Seitlich bildet sich das Epithel ziemlich schnell (Figg. 5''-5''c, ent), wengleich an lateralen Extremität desselben die Bildung verspätet ist (Fig. 5''a, en). Der Prozeß, wodurch das Enterodermepithel sich bildet, schreitet somit auch aus der Umgebung des Urmundes nach allen Richtungen hin fort.

In der Keimhöhle befinden sich außerdem freie Zellen, von denen, wechselnd an Dicke, auf jedem Schnitte in der Regel einige vorhanden sind (Figg. 5''-5''c, fz) und zwar schließen sie sich entweder an Enterodermzellengruppen oder an die Dotterfläche an, schweben aber meistens ganz frei. Freie Zellen sind nicht immer eigentliche Zellen, sondern es gibt darunter nicht selten Fortsätze, die angeschnitten sind und wie freie Zellen aussehen. Sie sind reichlich mit Dotterkörnern beladen und unterscheiden sich keineswegs von den Enterodermzellen, abgesehen von ihrer kugeligen Gestaltung, die aber nur daher kommt, weil sie frei liegen. Daher unterliegt die Annahme keinem Zweifel, daß diese freien Zellen derselben Herkunft wie die Enterodermzellen selbst sind, insbesondere vom Aufbau des Enterodermepithels ausgeschlossen sind. Ich betone dies deshalb besonders, weil man oft die fraglichen Zellen, parblastische genannt, aus dem Dotter abzuleiten sucht, wo sie durch sogenannte Nachfurchung entstanden wären. Diese Annahme, die durch KOPFFER (1882a), STRAHL (1880), WILL (1893, 1895) u. A. vertreten wird, ist jedoch ausgeschlossen, da der Dotter, wie oben

1) Wie nehmen nach GÖTTE (1890) den Namen Enteroderm auf, da das Epithel die Bestimmung hat, die Darmwandung zu bilden.

vielfach erläutert wurde, durch die sogenannten Randfurchung seit langem Zellen abzugeben unfähig geworden ist; ferner fallen die Zellen späterhin der Degenerierung anheim, wie man im späteren Entwicklungsverlauf tatsächlich beobachten kann. Ich fasse alle Zellen entodermaler Herkunft, die epithelialen und freien zusammen genommen, als Entoderm auf (siehe S. 23).

Im folgenden betrachten wir ein Stadium, das als das älteste aus der I. Periode aufzufassen ist (Fig. 7). Auf einem Sagittalschnitt durch die Achsenzzone einer Keimscheibe, bei der die Gastralgrube völlig entfaltet, aber von der Umwachsung der vorderen Lippe noch keine Rede sein kann (Fig. 7'), sieht man den folgenden Fortschritt. Sehr auffallend ist die Veränderung, der sich das Blastoderm unterwirft: der Grubenboden (um) ist nicht mehr abgerundet und steht vertikal wie früher (Fig. 5', um), sondern schlägt sich scharfkantig schräg nach innen und gleichzeitig nach vorn, sogar der Einschlagsspalt (um) läßt sich einigermaßen in dieser Richtung verfolgen. Der Spalt stellt das Anfangsstadium der Urdarmbildung dar.

Ferner schließen sich die aus der Urmundlippe gewucherten Zellen (Fig. 7', wz) sehr eng zusammen, was den aktiven Vorgang der Wucherung offenbart. Die kompakte Zellenmasse tritt viel deutlicher hervor als die lose zusammenhängenden Enterodermzellenzüge (ent), die noch mehrschichtig und nach unten locker sind. Sie sucht ihren Weg zwischen den letzt genannten Zellenzügen und der oberen Keimhaut zu schaffen wobei die keilförmige, vordere Spitze des Kopffortsatzes (ks) stark die enterodermalen Zellenzüge unterdrückt.

Der Primitivstrifen läßt sich eine Strecke weit nach hinten verfolgen, so weit das hintere Feld die Zellen liefert. Andererseits ist die letzt genannte Keimstrecke, das hintere Feld, nach innen hineingeschoben, und zwar in solchem Maße, daß nur deren hintere Hälfte noch hinter dem Urmunde heraussteht (Fig. 7', hf). Klar ist nunmehr, daß die Urdarmwandung durch Einstülpung jenes Keimteils hervorgebracht wird, der oben das hintere Feld genannt wurde; die vordere Lippe des Urmundes oder deren Fortsetzung (ek), deren obere Keimhaut von nun an den Namen Ektoderm verdient, hat damit nichts zu tun. Hierin stimmt mein Ergebnis mit der Angabe WILLS (1893, 1895) überein, der das hintere Feld als Primitivplatte, Urmundplatte oder Prostomialplatte (1893, S. 17) bezeichnet (siehe S. 25). In der hinteren Fortsetzung des hinteren Feldes ist das Epithel äußerst dünn und locker gebaut und liefert natürlich keine Zellen.

Die Zellenwucherung beschränkt sich nicht mehr auf die Achsenzone, sondern dehnt sich in dem in Rede stehenden Stadium schon bis zur seitlichen Wandung der Gastralgrube aus; in Fig. 7'a, in der ein Schnitt durch die lateralen Partie der Gastralgrube abgebildet ist, sieht man nebst der schwachen Senkung der Grube (um) eine rege Wucherung ihrer Wandzellen.

Die Entodermzellen (Figg. 7', 7'a, en) differenzieren sich noch nirgends in das Enterodermepithel, sondern stellen immer noch einen Aggregatzustand dar. Eine solche Verzögerung des einen oder anderen Teils ist gar nichts besonderes, wie ich schon oben bezüglich des Verschlusses der Medullarrinne einen ähnlichen Fall erörtert habe. Die Abgrenzung der Entodermzellen gegen die gewucherten Zellen ist jedoch ziemlich scharf, indem die verschiedene Beschaffenheit der beiden Zellenarten, die ich oben hinlänglich beschrieben habe, schon Ursache genug ist, die beiden Teile von einander zu scheiden.

Was endlich die Randschwelle (Fig. 7', rs), die mit kleinen Elementen kompakt gebaut ist, anlangt, so schließt sie sich eng an die äußere Keimhaut an und bildet mit derselben ein einheitliches Gebilde: mindestens differenziert sie sich noch nicht in ein Keimblatt.

Fassen wir den Entwicklungsverlauf zusammen, so teilt sich der Vorgang in zwei Züge, von denen der eine in der Einstülpung des hinteren Feldes besteht, wodurch Urmund und Urdarm hervorgebracht werden, während der andere sich mit der Wucherung der Zellen aus den hinteren und seitlichen Urmundlippen beschäftigt und dadurch den Primitivstreifen und dessen Kopffortsatz hervorbringt; dabei bleibt die vordere Urmundlippe ganz frei sowohl von der Wucherung wie von der Einstülpung. Daraus folgt, daß der ganze Entwicklungsverlauf ausschließlich auf die Tätigkeit der hinteren Lippe bzw. des hinteren Feldes zurückzuführen ist, abgesehen von der Differenzierung der Enterodermzellen, die aber von sekundärer Wichtigkeit ist. Die Tätigkeit der vorderen Urmundlippe fängt erst in der

2. Periode

an. Auf einem Sagittalschnitt durch die Achsenzone der Fig. 8 gezeichneten Keimscheibe (Fig. 8'a) tritt klar hervor, daß der Urdarm (ud) in bedeutendem Maße verlängert ist. Es fragt sich, wie diese Verlängerung geschehen ist, ob sie der Einstülpung des hinteren Feldes allein verdankt wird, oder ob ein anderer Prozeß dazu beigetragen hat.

Es gibt zwei Momente, die sich mit der fraglichen Verlängerung der Urdarmtasche beschäftigen: einmal ist klar genug, daß die Hineinschiebung des hinteren Feldes sich seit der letzten Periode fortsetzt und dadurch die Verlängerung bewirkt; das zweite Moment ist in der Reducierung des Urmundspaltes zu suchen, durch die er schmaler und kürzer wächst, wie man bei dem Flächenbild (Fig. 8, um) konstatieren kann. In der Tat ist diese Reducierung erst denkbar, wenn man annimmt, daß die vorderen und zum Teil auch lateralen Urmundlippen an ihrem freien Rande wachsen. Nun versteht sich, daß die vordere Lippe tatsächlich über die sich einstülpende, hintere Lippe hervorsteht (Fig. 8, um). Auf einem Sagittalschnitte durch die Achsenzone der in Fig. 8 wiedergegebenen Keimscheibe (Fig. 8'a) findet man aktive Zellenvermehrung,¹⁾ die in der hervorstehenden, vorderen Lippe stattfindet, ein Vorgang, der auf nichts anderes als auf das Wachstum dieser Lippe zurückzuführen ist. In dieser Hinsicht steht das vorliegende Stadium den weiter entwickelten Stadien (Fig. 9'c) noch weit nach, in denen aktive Zellteilung sich besonders am Rande der Lippe vielfach beobachten läßt. Daraus folgt, daß der Zuwachs sich anfänglich nicht so aktiv wie später vollzieht. Der Grund liegt darin, daß anfänglich im Vergleich mit der Einstülpung des hinteren Feldes das Wachstum der Lippe von sekundärer Wichtigkeit ist, was jedoch später die Hauptrolle in der Entwicklung spielt, während die Einstülpung sich nach und nach verzögert, bis sie endlich gänzlich aufgehoben wird, sodaß alsdann, wenn die Urdarmtasche in die Keimhöhle eingebrochen ist, nur mehr die vordere Lippe allein tätig ist (Fig. 9'c).

Trotzdem die Umwachsung, durch die der Urmund reduciert und die Urdarmtasche verlängert wird, bei den holoblastischen Eiern der Anamnier überall nachgewiesen worden ist, ist der Vorgang bei den Reptilien und Amnioten überhaupt gänzlich vernachlässigt worden. Selbst die Reducierung des Urmundes, die beim Flächenbild einen auffallenden Vorgang vorstellt, hat gar nicht die Aufmerksamkeit der Beobachter angezogen. Nunmehr erkennt man, daß nebst der Einstülpung des hinteren Feldes dieses Wachsum der Urmundlippen bei der Gastrulation die wichtigste Rolle spielt.

Der Kopffortsatz des Primitivstreifens erscheint als eine keilförmige Zellenstruktur (Fig. 8'a, ks), bemerkenswert ist aber seine radiale oder konzentrische Zellenanordnung, die sich auf einem Querschnitt (Fig.

1) Die Teilungsfiguren treten bei starker Vergrößerung äußerst klar hervor.

8''a, ks) am klarsten offenbart und darauf zurückzuführen ist, daß er die vordere Fortsetzung des Urdarmrohres darstellt, dessen Lumen als ein latentes aufzufassen ist. Auf einem Querschnitt durch eine hintere Ebene (Fig. 8''b) ist das Lumen (ud) schon sichtbar, um rückwärts in den weiten, aber depressierten Urdarm (Fig. 8''c, ud) und schließlich in den Urmund (Fig. 8''d, um) überzugehen. Der Urdarm selbst (Fig. 8''c, ud) stellt ein kompakt gebautes Epithelrohr dar, das seitwärts noch keine Zellen abgibt. Was den Primitivstreifen selbst betrifft, so geht die Zellenwucherung des Urdarmbodens sowohl wie des hinteren Feldes ununterbrochen fort, aber so langsam, daß die Zellen sich nicht kompakt anzuhäufen im Stande sind, sondern sich locker legen (Figg. 8', 8'a, 8''b-8''d, wz).

Das Entroderm wandelt sich in das Epithel um, und zwar in der Umgebung des Urmundes und seitlich davon (Figg. 8', 8'a, 8''b-8''d, ent); in dem vorderen Keimbereiche (Figg. 8', 8''b, en) stellt es hingegen immer noch eine lose zusammengefügte, unregelmäßige Zellschicht dar, die nicht überall glatt ist, sondern auf ihrer inneren (der Keimhöhle zugekehrten) Fläche unregelmäßig Zellenhöcker produziert. Das Enterodermepithel überzieht die innere, der Keimhöhle zugekehrte Fläche sowohl des Ektoderms als auch des Urdarmbodens (Figg. 8', 8'a, 8''b-8''d, ent) überall und unterscheidet sich leicht von den sich anschließenden Gebilden durch seine eigentümliche Struktur so wie durch seinen Dotterreichtum.

Ebenso gelockert wird die Struktur der Randschwelle (Figg. 8'a, 8''c, rs); sie ist jetzt in Degenerierung begriffen. Dazu kommen endlich die in der Keimhöhle befindlichen, freien Zellen, die auch der Degenerierung unterworfen sind (Figg. 8', 8'a, 8''-8''d, fz).

In diesem Entwicklungsabschnitt tritt eine Phase ein, die in der Reptilienentwicklung als eine sehr wichtige laut betont wird,—die Phase, in der das Urdarmlumen in die Keimhöhle ausbricht (Fig. 9'c). Trotz meiner Bemühung konnte ich leider endlich nicht direkt beobachten, wie der Durchbruch geschieht, wahrscheinlich vollzieht sich der Vorgang äußerst schnell. Auf einem Sagittalschnitt durch die Achsenzone des in Fig. 9 gezeichneten Keimes sieht man den neugebildeten Durchgang (Fig. 9' c, ud); das äußere Zylinderepithel (ek), das jetzt das richtige Ektoderm darstellt, schlägt sich an der vorderen Urmundlippe nach innen um; und die innere Schicht (chp) ist nach seiner zukünftigen Bestimmung als Cordaplatte zu bezeichnen. Die beiden Schichten unterscheiden sich histologisch keineswegs voneinander, sie

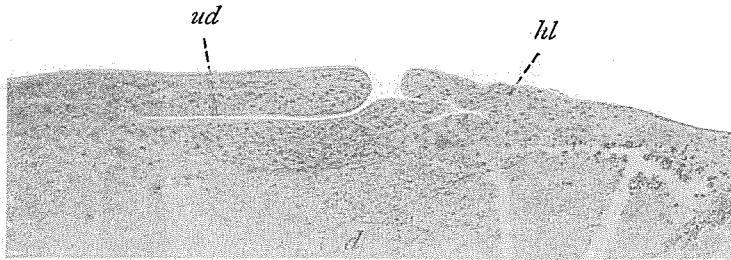
sind ein dicht zusammengesetztes Zylinderepithel. Dementsprechend ist die Chordaplatte nichts anderes als das Gebilde, das man den Kopffortsatz des Primitivstreifens nennt, ist demgemäß nicht entodermaler Herkunft, sodaß sie nicht als Entoderm angesehen werden darf.

Die Chordaplatte verdünnt sich vom Eingang des Urdarms in die Keimhöhle an allmählich nach vorn, bis sie in das dünnepitheliale Enteroderm (ent) übergeht. Wichtig ist festzustellen, ob der Zusammenhang der beiden epithelialen Schichten ursprünglich oder sekundär ist, d. i., ob das Enteroderm seinen ursprünglichen Zusammenhang mit der Chordaplatte beibehaltend sich ausstreckt, oder ob es von seiner noch dem hinteren Feld unterliegenden, hinteren Fortsetzung losgetrennt sich erst sekundär wieder mit der Chordaplatte verbindet, wenn der Durchbruch stattfindet. Die erstere Annahme scheint höchstwahrscheinlich richtig zu sein, wie man aus dem Sachbestand an der Urmundöffnung im jüngeren Stadium schließen kann. Auf einem Sagittalschnitt durch die genannte Partie (Fig. 8'a) läßt sich ein eigentümliches Strukturverhältnis beobachten, daß nämlich an der Übergangsstelle (x) von vorderen Zylinderepithel in die hintere mehrschichtige Schicht die Struktur immer gelockert ist; dasselbe Verhältnis findet man auch auf dem Querschnitt (Fig. 8''b) durch annähernd dieselbe Stelle (x), wo die Epithelzellen auseinander gehen und dadurch auf dem oben zitierten Sagittalschnitt (Fig. 8'a) eine schmale Einschnürung (x) entsteht. Höchstwahrscheinlich findet eine Lostrennung der beiden Teile (dem vorderen einschichtigen Epithel und der hinteren mehrschichtigen Schicht) an dieser Einschnürung statt. Unsere Auffassung weicht also von der Angabe PETERS (1904) weit ab. Wenn die Trennung vollzogen ist, vernarbt die hintere Schicht und endet frei am abgerundeten Rand, dessen innere Fläche von Anfang an mit dem dünnen Enterodermepithel überzogen ist. Die Vernarbung des vorderen Trennungsendes geht nicht so einfach, sondern erfolgt wahrscheinlich wie folgt: das Zylinderepithel zieht sich zurück, und streckt sich derart aus, daß durch gleichzeitige, epitheliale Wiederherstellung die Keimhöhlendecke geschaffen wird. Gleichzeitig zieht sich der Enterodermüberzug nach vorn zurück, um die vordere Fortsetzung der neuen Decke zu ergänzen. Ich kann aber nicht bestimmt sagen, ob ein Teil des genannten Überzugs resorbiert wird oder nicht. Allerdings scheint durch diese Wiederherstellung der Zylinderzellen (Fig. 9'c) an der Trennungszone die nach vorn verdünnte, gleichfalls zylinderepitheliale, vordere Fortsetzung der Chordaplatte hervorgebracht zu werden.

Ist die Annahme nicht verfehlt, so gibt es bei meinem Objekte keinen doppelwändigen Urdarmboden, der nach WENCKEBACH (1891) und WILL (1893, 1895) zerfällt, indem oft kleine Gewebstücke hier und da zeitweilig bestehen bleiben.

Was den Mechanismus, wodurch die besprochene Abtrennung zustande kommt, anlangt, so scheint der Vorgang dergestalt zu erfolgen, daß das vor der Trennungseinschnürung liegende Bodenepithel des Urdarmes eine sich vorwärts schiebende Strebung bewirkt, die wahrscheinlich durch Flüssigkeitstension des Keimhöhleninhaltes hervorgerufen wird, während das hintere Feld seine Hineinschiebung einstellt, sodaß durch zwei Gegenwirkungen die eingeschnürte Trennungslinie zerrissen wird.

Die Keimstrecke, die als das hintere Feld aufgefaßt wird, stülpt sich nicht mehr ein, sondern richtet sich nach der anderen Entwicklungsrichtung, d. i. der Mesodermlieferung und verdient nunmehr den Namen der hinteren Lippe des Urmundes. Dieses Verhältnis tritt bei den Takydromusembryonen (Textfig. 2) sehr klar hervor, bei denen



Textfig. 2. Sagittalschnitt durch die Achsenzone einer Keimscheibe von Takydromus tachydromoides, deren Stadium kurz vor dem Durchbruch der Urdarmtasche in die Keimhöhle steht.
d, Dotter; hl, hintere Lippe; ud, Urdarm. $\times 80$.

Einstülpung und zwar in dem entsprechenden Stadium um den Urmund herum stattfindet und dann die hintere Lippe über den sogenannten Dotter- oder Entodermpfropf hervorragt. Denselben Vorgang beobachtete WENCKEBACH (1891) bei *Lacerta agilis* (Fig. 3). Daher kann man mit Recht sagen, daß sowohl bei *Lacerta* als auch bei *Takydromus* der ins Innere eingedrungene Teil der hinteren Keimstrecke mit dem Entoderm- oder Dotterpfropf als identisches Gebilde angenommen werden muß, während ihre übrigen Teile die hintere und laterale Lippe des Urmundes darstellen: also ist

die diesen Keimbezirk überziehende, obere Keinhaut als Ektoderm aufzufassen. Dabei muß man bemerken, daß nebst dem Dotterpfropf auch die darunter gewucherten Zellen ins Innere hereingezogen werden.

In der vorderen Lippe, besonders in ihrer Randzone findet rege Zellteilung statt, was darauf hinweist, daß sie am freien Rande wächst (Fig. 9'b); der Vorgang dauert noch länger an und wächst daher die Lippe weiter, sodaß die seitliche Strecke des Urmundspaltes sich dadurch verschließt (Fig. 9'a)^b andererseits treten in großer Zahl Mesodermzellen (m) auf, die sich bereits weit seitwärts verbreiten (Fig. 9', m). Der Urmund beschränkt sich nicht allein auf den Durchgang, sondern erstreckt sich etwas seitlich, wie ein Sagittalschnitt aufweist (Fig. 9'b).

Die Zellen der Randschwelle (Fig. 9'c, rs) mitsamt den freien Entodermzellen (en) zeigen jetzt unbestreitbare Neigung zur Rückbildung, da sie an den meisten Stellen Vakuolisierung erfahren; zum Teil sind sie schon resorbiert.

Da die Flüssigkeitstension des Keimhöhleninhaltes mit der fortschreitenden Entwicklung steigt, wobei der Dotter immer mehr verflüssigt wird, werden die vorderen und hinteren Urmundlippen auseinander gerückt, sodaß ihre Deckung in noch weiter fortgeschrittenen Stadien sich immer mehr vermindert (vergl. Fig. 9'c mit Figg. 10'a, 11'). Der Verschuß, der infolge des Wachstums der vorderen Urdarmlippe am freien Rande erfolgt, geht hingegen weiter; auf zwei Sagittalschnitten (Figg. 10'b, 11'a), die durch die seitlich dem Urmund annähernd entsprechende Ebene geführt wurden, erkennt man, daß bei dem älteren Keim (Fig. 11'a) der Seitenspalt bereits verwachsen ist, während er bei dem jüngeren (Fig. 10'b) noch deutlich hervortritt. Ferner differenziert sich das Enterodermepithel auch eine Strecke weit nach vorn und hinten (Figg. 10'b, 11'a, ent), während die Zellen der Randschwelle größtenteils resorbiert sind. Die hintere Urdarmlippe gibt einen ansehnlichen Mesodermzellenzug (m) ab. Die beiderseitigen lateralen Lippen wachsen ebenfalls fort, und zwar derart, daß sie den knopfartigen Dotterpfropf von vorn umarmen, wie oben bei der Flächenansicht klargelegt wurde (Figg. 10-12, lp). Das Wachstumsverhältnis tritt noch deutlicher auf Schnitten zu Tage; in Fig. 10''f, in der ein Querschnitt durch den Dotterpfropf des in Fig. 10 gezeichneten Reimes wiedergegeben ist, stehen die Lippen vom Knopf noch ziemlich weit

1) Bei stärkerer Vergrößerung der in Figg. 9'a, 9'b gezeichneten Schnitte findet man häufige Teilungsfiguren.

entfernt, während auf einem Querschnitt durch den in Fig. 12 gezeichneten Keim (Figg. 12'd, 12'e) die Lippen so weit ausgewachsen sind, daß die Grenzrinne zwischen ihnen und dem Knopf bis auf einen Spalt reduziert wird. Im Gegensatz zu *Takydromus* ragt die ventrale Lippe gar nicht hervor (Figg. 10–15). Schließlich ist der Urmund in einen von vorn und oben nach hinten und unten schief verlaufenden, spaltförmigen Kanal umgebildet, der sich am hinteren Ende der Medullargrube eröffnet und den *Canalis neurentericus* darstellt (Fig. 15', cn).

Die im Laufe der 2. Periode sich vollziehenden Entwicklungsvorgänge faßt man somit folgendermaßen zusammen; die Einstülpung verlangsamt sich und stellt sich schließlich ein, wenn der Urdarm in die Keimhöhle durchbricht. Der Vorgang, der in der vorliegenden Periode die Hauptrolle spielt, ist das Wachstum der vorderen Urmundlippe, durch das sich der Urmund selbst reduziert bzw. verschließt. Die übrigen Veränderungen, die der Keim erfährt, sind vom entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkte aus von sekundärer Wichtigkeit. Dazu kommt die Mesodermbildung, die als wichtiger Entwicklungsvorgang auch in der vorliegenden Periode anfängt.

Der ganze Verlauf der I. Entwicklungsphase, der sich durch die 1. und 2. Periode hinzieht, besteht mithin in der Gastrulation, d. h. in der Einstülpung, durch welche eine vordere Hälfte des hinteren Feldes ins Innere hineingeschoben wird, und im Wachstum der vorderen bzw. lateralen Urmundlippe, welche die durch die Einstülpung entstandenen Urmundöffnung reduziert bzw. verschließt, abgesehen von der Mesodermbildung, die ich späterhin ausführlich erörtern werde. Von diesem Gesichtspunkte aus ist der Durchbruch des Urdarms in die Keimhöhle keine so wichtige Frage, wie man bei der Reptilienentwicklung gemeinhin anzunehmen pflegt.

II. Entwicklungsphase

Wenn die Entwicklungsphase vorüber ist, die aus dem Urmund ausgehend verläuft, zieht sich das Entwicklungszentrum in den vorderen Bereich des Embryonalschildes um, der ganz unabhängig vom ersten das 2. Zentrum vorstellt, dessen Funktion mit der Differenzierung in die Medullarplatte und mit der Mesoderm- und Chordabildung anfängt. Dementsprechend ist die vorliegende Phase in zwei Abschnitte geteilt, deren einer sich mit der Differenzierung der Medullarplatte beschäftigt, während der andere die Mesoderm- und Chordabildung behandelt.

Abschnitt I. Über die Medullarplatte und Medullarrinne

Die erste Andeutung der Medullarplatte, die durch Verdickung der medianen Zone des Ektoderms veranlaßt wird, ist schon in der 2. Periode der I. Phase erkennbar (Figg. 10, 11, 10''a-10''e, 11''a-11''c, mp); die Platte besteht aus dem eng zusammengesetzten Zylinderepithel, das sich, wie man in Figg. 10''a-10''e sieht, anfänglich so breit ausdehnt, daß die beiderseitigen Mesodermflügel dadurch zugedeckt werden, verdünnt sich aber seitwärts ziemlich plötzlich in das seitliche Ektoderm, während das Mesoderm bald über die Platte hinaus nach den Seiten hin sich erstreckt (Figg. 11''a-11''c).

Äußerlich tritt die Medullarplatte durch die Vertiefung entlang ihrer medialen Zone (Figg. 12, 12'a, mf) hervor, wodurch die erste Spure der Medullarfurche angedeutet wird; die Medullarfurche ist noch flach und am tiefsten an ihrer vorderen Strecke (Fig. 12, mf), um sich schließlich nach hinten abzuflachen; dabei tritt die Chorda (Fig. 12' a, chp) zum ersten Mal zutage. Die Vertiefung geht tiefer und wird gleichzeitig weiter nach hinten ausgedehnt (Figg. 13-15, mf). Noch schärfer wird die Platte gegen die übrigen Keimteile dadurch abgegrenzt, daß die Kopffalte der Grenzlinie entlang sich senkt (Fig. 13) und bald das vordere Drittel des Embryo umfaßt (Figg. 13-15, 13'-13'c, kf). Nunmehr erkennt man, daß die Medullarplatte nicht nur die ganze Breite des Embryo einnimmt, sondern sich bis zum Urmunde erstreckt (Figg. 15'', mp), wo sie nach innen in die Chordaanlage umschlagend die vordere Urmundlippe bildet. Auf der ganzen Strecke stellt die Medullarplatte ein mehrschichtiges, dicht zusammengesetztes Zylinderepithel vor. Einerseits senkt sich die Medullarfurche in die Medullarrinne ein, andererseits ragen die Medullarwülste hervor (Figg. 16, 16', mw).

Was die Medullarrinne betrifft, so bildet sich die anfänglich flache Medullarfurche (Figg. 13'a-13'd, mf) und nach und nach in eine tiefe Rinne um, die auf einem Querschnitt mit einem kantigen Boden versehen (Fig. 16') ist, weshalb auch die Rinne kantig ist. Infolge der Annäherung der beidseitigen Wülste wird die kantige Rinne scharfkantig, wird, aber bald in einen schmalen Spalt reduciert, wie man im vorderen Teile (Fig. 16', mr) oder in einem älteren Stadium (Figg. 17'c, 17'd, mr) beobachten kann.

Nach beiden Seiten geht die Medullarplatte, die sich in die Medul-

larrinne senkt, in das plötzlich verdünnte, äußere Ektoderm über (Fig. 16', ek); überall an der Übergangsstelle faltet sich das äußere Ektoderm, das sich daselbst etwas verdickt, zur Kopffalte; infolgedessen scheinen die Medullarwülste stark hervorzuragen (Figg. 16', 17'a-17'd). Gleiches gilt am vorderen Ende der Medullarplatte, wo anstatt der lateralen Kopffalte die vordere Falte vorkommt (Figg. 15'', 15''a). In der hintersten Region verdickt sich nie laterale (Figg. 16'c, 17'd-17'f) und hintere (Fig. 15'') Urmundlippe in die Medullarplatte, die nach innen umschlägt und mit dem Entoderm (ent) in Zusammenhang steht, wodurch der Canalis neurentericus (cn) entsteht.

Die Differenzierung der Medullarplatte findet somit zuerst im vorderen Bereiche des Embryonalschildes statt und schreitet nach hinten fort, also in derselben Reihenfolge, in der der Embryonalschild gebildet wird; zuerst tritt sie im vorderen Bereiche auf, weil er am ältesten ist, um sich dann in die hintere jüngere Region auszudehnen. Bemerkenswert ist, daß einige Spuren der Medullarplatte bzw. Medullarfurche schon in der 2. Periode der I. Phase angedeutet sind (Figg. 10, 10''c-10''e, mp), sogar unmittelbar vor der Gastralgrube vorkommen,—eine Tatsache, die gleichzeitig daraus hinweist, daß der als 2. Entwicklungszentrum aufgefaßte Keimbezirk durch das Wachstum des Embryonalschildes, das durch die nach hinten erfolgende Neubildung des letzteren geschieht, aus der vorderen Urmundlippe scheinbar in jenen Bereich, wo das sich findet, umgezogen ist. Daraus folgt, daß der vordere Keimbezirk, wo die Medullarplatte sich zu differenzieren anfängt, am ältesten ist, und sich allmählich nach hinten verjüngt. Nunmehr ist der Urmund einzig und allein als Entwicklungszentrum aufzufassen. Daher scheint der Urmund sich nach und nach rückwärts umzuziehen, während in Wirklichkeit dessen vordere Lippe, wo das Ektoderm in die Chordaplatte umschlägt, nach hinten wächst. Dieser Vorgang veranlaßte wahrscheinlich die Annahme KUPFFERS (1882a) und LUWOFFS (1894), die Bildung des Canalis neurentericus als Gastrulation aufzufassen. Diese Ansicht darf man nicht notwendig als unrichtig hinstellen, wenn man den Urmund als dem Canalis neurentericus (in jüngeren Stadien) identisch auffaßt, was schon STRAHL (1895) getan hat.

Es braucht ziemlich lange Zeit, bis der Verschluß der Medullarrinne sich vollzieht, da in den ältesten Stadien, die ich in der vorliegenden Arbeit behandle, die Rinne noch offen bleibt (Figg. 19'-19'd, mr).

Abschnitt II. Über die Mesodermbildung

Was die Mesodermbildung, die in der Tat den beherrschenden Vorgang in der II. Phase darstellt, anlangt, so lassen sich die ersten Spuren des Keimblattes schon am Anfangsstadium (Figg. 8''a, 8''b, m) der 2. Periode der I. Entwicklungsphase beobachten; hierbei werden die Zellen aus der beiderseitigen Urmundwandung abgegeben und suchen ihren Weg zwischen dem Ekto- und Enteroderm.

Noch klarer tritt die Zelllieferung der lateralen Urmundlippen auf einem Sagittalschnitt durch die entsprechende Partie des in Fig. 9 gezeichneten Keimes (Fig. 9'a, m) hervor. Der Zellenzug zieht sich aus der Mutterschicht ausgehend nach vorn hin und ist sogar zum Teil so weit seitwärts verbreitert, daß er an einem weiter lateral geführten Schnitte angeschnitten ist (Fig. 9', m). Die hintere Urmundlippe gibt gleicherweise auch Mesodermzellen ab (Fig. 9'c, m), die ihren Weg nach hinten gleichfalls zwischen dem Ekto- und Enteroderm suchen. Überall sind die Mesodermzellen fast gleich denen der Mutterschicht, unterscheiden sich von ihnen nur dadurch, daß sie noch keine Schicht aufbauen, sondern sozusagen zerstreut sind, während ihre Mutterschicht typisch epitheliale Anordnung aufweist.

Bei einem älteren Keim (Figg. 10'-10'b, 10''b-10''g) wächst das Mesoderm nach den Seiten hin in dem Maße weiter, als es durch seine ganze Breite hindurch die verdickte Medullarplatte deckt (Figg. 10''b-10''e, m). In der vorderen Region (Figg. 10''b-10''d) verdankt das Mesoderm seine Bauzellen der anliegenden Chordaplatte (chp), die aus dem dorsal gewölbten Zylinderepithel besteht und von vornherein des Enteroderm überzugs entbehrt. An seinem ursprünglichen lateralen Teil des Enterodermüberzugs anfängt, weist das Epithel Strukturverlockung und gleichzeitig Zellvermehrung auf; die verlockerten und vermehrten Zellen ziehen sich einen Zellenzug bildend nach den Seiten. Am vorderen (Figg. 10', 10'b, m) wie seitlichen (Figg. 10''c, 10''d, m) Rande des Mesodermflügels schließen sich die Zellen eng aneinander an, während in der proximalen Zone (Figg. 10''c, 10''d, m) die Struktur gelockert ist. Der Grund dafür liegt darin, daß im letzteren Abschnitt die Zellen neu herausgetreten sind und sich aktiv distalwärts frei bewegen, während die an der Zugspitze stehenden ältesten, schon inaktiv gewordenen Zellen durch die nacheinander hinzugetretenen, proximalen aktiven Zellen eng zusammengedrängt werden. Dieser Teil des Meso-

derms ist lange als Gastralmesoderm angesehen worden, um ihn so dem Peristomalmesoderm¹⁾ gegenüberzustellen, das sich um die hinteren und seitlichen Lippen des Urmundes bildet.

Was den letzteren Teil betrifft, so stehen die Mesodermzellen auf Querschnitten (Figg. 10''e–10''g, m) nicht in Zusammenhang mit der als ihre Mutterschicht aufzufassenden Urmundwandung, sondern sind davon getrennt; auf Sagittalschnitten (Figg. 10'a, 10'b, m) tritt der Zusammenhang klar hervor; daraus erkennt man, daß die Zellenzüge nicht bloß seitwärts, wie in der vorderen Region, sondern nach allen Richtungen hin ausstrahlen, sodaß kein Zusammenhang sichtbar wird, wenn die Schnitte schief getroffen sind, wie es bei Querschnitten der Fall ist. Verfolgt man etwas nach vorn, ging der Querschnitt schon parallel mit der Richtung des Zellenzugs, die sich hierbei schon ungefähr quer läuft (Fig. 10''e, links, m). Ferner ist das Peristomalmesoderm, so lange es besteht und überall wo es sich findet, gleichfalls verlockert, da seine Zellen aufs neue heraustreten und frei wandern.

In der Tat gibt es gar keine Grenze zwischen dem Gastral- und Peristomalmesoderm; das eine geht ununterbrochen in das andere über; die beiden bilden zusammen ein einheitliches Gebilde. Anfänglich gibt es bloß das Peristomalmesoderm, das—abgesehen von der vorderen Lippe, wo die Chordaplatte liegt—um die Urmundlippe herum entsteht. Die Chordaplatte liefert alsbald nach ihrer Bildung ihrerseits aus beiden Seiten und auch aus der vorderen Spitze Mesodermzellen, (Figg. 8''a–8''c, m). Mit dem Wachstum des Embryonschildes wächst gleichfalls die Mesodermzellen liefernde Chordaplatte und schiebt sich nach vorn, so entsteht das paarige Gastralmesoderm. Das Gastralmesoderm ist mithin nichts anderes als ein Teil des Peristomalmesoderms und zwar der Entstehung nach älter als das Peristomalmesoderm selbst in irgend einem Entwicklungsstadium, eine Tatsache, die nicht selten erläutert wird, trotzdem keinesfalls so einfach und klar wie bei dem vorliegenden Exemplare hervortritt. Also hat das Peristomalmesoderm die Bestimmung, schließlich total in das paarige, gastrale Mesoderm umgewandelt zu werden, wie die spätere Erläuterung klarlegen soll.

Die Angaben der früheren Forscher wie STRAHL (1881a, 1881b,

1) Ich nehme den Namen Gastral- und Peristomalmesoderm auf, den RABL (1889) für Pristiurus- und Hühnerembryonen vorgeschlagen hat, nicht nur weil die zwei Teile des Mesoderms bei meinem Objekte mit denjenigen beim Selachier und Vogel ganz identisch sind, sondern auch deshalb, weil diese Bezeichnungen weithin bekannt sind.

1895), WENCKEBACH (1891), WILL (1893, 1895) u. A., die sich mit der Eidechsenentwicklung beschäftigt haben, stimmen über die Mesodermbildung ziemlich gut miteinander überein; sie unterscheiden gleichfalls einen paarigen und unpaarigen Mesodermteil und sind darin einstimmig, beide auf ein einheitliches Gebilde zurückzuführen. Diese Angaben weichen von meinem Ergebnis in nur zwei Punkten ab, die in der ursprünglichen Bildungsphase des Keimblattes und dem schließlichen Schicksal des peristomalen Mesoderms bestehen. Über die letztere Frage habe ich oben vorläufig gesprochen und werde später noch nachweisen, daß dieses unpaarige Mesoderm total in das paarige umgewandelt wird; bei den früheren Forschern ist nichts darüber zu finden.

Was den ersteren Punkt betrifft, so stimmen die Ansichten der genannten Autoren darin überein, daß man die Zellen, die im Anfangsstadium der Gastrulation aus den Urmundlippen gewuchert sind und sich den Primitivstreifen einverleiben, als Mesodermzellen auffaßt. Meine Beobachtung ergibt hingegen, daß die Zellen noch indifferent sind und sich zum größten Teil in die Chordaplatte dadurch differenzieren, daß sie durch die Hineinschiebung des hinteren Feldes bzw. der sogenannten Primitivplatte ins Innere des Keimes gebracht werden, während davon ein kleiner hinterer Teil, der nicht hineindringt, das peristomale Mesoderm entstehen läßt. Wie oben erörtert wurde, geht die Hineinschiebung des hinteren Feldes im früheren Entwicklungsverlauf rege vor sich (Figg. 5', 7') und dauert so lange, bis die Urdarmtasche im Begriff ist in die Keimhöhle einzubrechen (Figg. 8'a, 8''b, 8''c). Selbstverständlich werden infolgedessen die in Frage gestellten, indifferenten Zellen ins Innere gebracht, um die Chordaplatte hervorgehen zu lassen. Dieses Verhältnis kann man bei Fig. 8'a einsehen, in der die eingestülpten Zellen sich in die Chordaplatte einzuordnen imstande waren. Freilich ist klar, daß die beiden lateralen Ränder der Zellengruppe die ersten Spuren des gastraln Mesoderms vorstellen, das auf beiden Seiten der vorderen Urmundlippe entsteht (Figg. 8''b, 8''c, m).

Was die nicht hineingebracht bleibenden Zellen dieser Art anlangt, so bleiben sie zeitweilig indifferent und vermehren sich durch Wucherung aus der darüber streichenden, oberen Keimhaut (Fig. 8'a), um sich allmählich in das peristomale Mesoderm zu differenzieren (Figg. 9'c, 10'a, 10'b, pm), wenn der Durchbruch der Urdarmtasche in die Keimhöhle erfolgt.

Nun ist klar, daß die seit der letzteren Hälfte der 1. Phase her-

vorgebrachten inneren Zellengebilde, der das peristomale Mesoderm und die Chordaplatte ihre Entstehung verdankt, zusammen den Keimteil vorstellen, der als Primitivstreifen aufgefaßt wird. Daher ist ein überaus großer Teil des als Kopffortsatz aufgefaßten Achsengebildes durch die Chordaplatte eingenommen, nur die aus ihrer vorderen Spitze ausgewanderten Mesodermzellen vertreten die gleichnamige Struktur bei den Hühnerembryonen. Bei unserem Objekte ist somit der mesodermale Kopffortsatz durch einen verhältnismäßig kleinen Teil vertreten, der nach vorn an das Enterodermepithel anstößt (Figg. 10'a, 10''b, ks; 10''a, ent) und allmählich in die unregelmäßigen Zellenaggregate derselben Art übergeht (Figg. 10'a, 10'', en), die WENCKEBACH (1891, Fig. 6) vermeintlich als Resultat der rege vor sich gehenden Zellteilungen in dieser Schicht betrachtete.

Auf Sagittalschnitten (Figg. 11'-11'b) durch den in Fig. 11 wiedergegebenen Keim sowie auf Querschnitten (Figg. 11''-11''c) durch eine annähernd gleichaltrige Keimscheibe zeigt das Mesoderm (m) einen bemerkenswerten Fortschritt.

Vor allem ist die laterale Randpartie des Mesoderms nicht mehr stumpf und plump wie früher (Figg. 10''c, 10''d, m), sondern zugespitzt und gelockert (Fig. 11''b, m) und fängt nunmehr an seitwärts fortzuwachsen, was dadurch erkennbar ist, daß nicht nur seine komponenten Zellen wieder aktiv geworden sind, sondern die genannte Randpartie selbst bei einem noch etwas älteren Keime (Fig. 12'a, m) weit lateralwärts ausgedehnt ist. Sogar lassen die fadenartigen, dünnen Zellenzüge des Mesoderms auf dem Schnitte bereits deutlich die Doppelschicht unterscheiden.

Was die aus der hinteren und lateralen Urmundlippe ausgehenden Zellenzüge (Figg. 11'-11'b, 11''c, m) betrifft, so lassen sie auch die Mesodermis entstehen. Beträchtlich ist das Wachstum nach den Seiten (Fig. 11''c, m); dagegen verlängert sich der hintere Zug tatsächlich nicht, sondern bleibt unverändert; der Grund dafür liegt darin, daß das Mesoderm entsprechend dem wachsenden Umfange des Embryonschildes fortwährend nach vorn wächst. Dieses Verhältnis ist klar ersichtlich auf Sagittalschnitten (Figg. 11'a, 11'b) durch die laterale Urmundlippe; der hintere Abschnitt läßt sich ununterbrochen bis zum lateralen und vorderen verfolgen (m), was darauf hinweist, daß das gebildete peristomale Mesoderm sich in das gastrale verändert. Der laterale Abschnitt des peristomalen Mesoderms ist in dem etwas älteren Stadium (Figg. 12'b-12'e, m) so weit ausgebildet, daß er schon deutlich

die Doppelsehicht zeigt, während der vordere Abschnitt, der als Kopffortsatz bezeichnet wird, im jüngeren (Fig. 11', ks) und älteren (Fig. 12', ks) Stadium nicht bemerklich gewachsen ist. Weiter vorn finden sich die zerstreuten Mesodermzellen (Fig. 11'', m) zwischen dem verdickten Ektoderm (ek) und dünnen Enteroderm (ent) und stellen so den mesodermalen Koffortsatz dar. Die frei in der Keimhöhle vorhandenen Entodermzellen zeigen seit dem zuletzt geschilderten Stadium (Figg. 10''c''10''g, en) offenbare Degenerierung (Figg. 11'a, 11'b, 12'a, en). Ebenso groß ist die Rückbildung, die die Zellen der Randschwelle (Figg. 11', 12'a, rs) enfahren haben.

Bei dem noch weiter entwickelten (in Fig. 13 abgebildeten) Keim unterscheidet sich das Mesoderm von dessen jüngeren Stadium dadurch, daß es sich mechanisch und passiv durch die Kopffalte in die innere und äußere Zone zergliedert (Figg. 13'-13c), die aber freilich nicht abgetrennt, sondern kontinuierlich ist. Außerdem ist das Keimblatt beim gastralen sowohl wie peristomalen (Figg. 13'f, 13'g, m) Teil so weit wie früher ausgebildet, indem es lateral mehr oder minder doppelschichtig angeordnet ist und kantig endet; der vorderste Abschnitt desselben ist gleichfalls durch die genannte Falte in einen inneren und äußeren Teil geteilt (Fig. 13'a, m). Ferner ist im vorderen Bereiche das gastrale Mesoderm von seiner Mutterschicht, der Chordaplatte, abgetrennt (Figg. 13'b-13'd); in der hinteren Region besteht noch dieser Zusammenhang (Fig. 13'f, m), um aber nach hinten ununterbrochen in seinen peristomale Abteilung überzugehen. Jene Querausdehnung des Mesoderms, die sich später in die Seitenplatten differenziert, steht nun außer der Grenzrinne und wird somit als Extraembryonalteil bezeichnet; den entsprechenden, außerembryonale Abteilung des Mesoderms gibt es demgemäß auch außerhalb der Kopffalte.

Im vorliegenden Stadium erreicht das Mesoderm als Keimblatt seine volle Entfaltung; sodann tritt Differenzierung ein, die in der Segmentierung und Leibeshöhlen- und Blutinselbildung besteht, wenn gleich an den Urmundlippen seine Neubildung auch noch in weit späteren Stadien lebhaft stattfindet (Figg. 18'g, 19'e).

In dem in Fig. 15 gezeichneten Stadium, wo der gastrale Abschnitt des Mesoderms von seiner Mutterschicht abgetrennt ist, erfährt das Keimblatt eine wichtige Veränderung; es zergliedert sich nämlich in das Somat und die Seitenplatten. Auf einem Querschnitte (Fig. 15'c) durch die Gegend, die in einiger Entfernung von der hinteren Grenze der Kopffalte liegt, sieht man beiderseits ein Somat, das im vorlie-

genden Stadium das einzige abgesonderte ist; das Somit selbst stellt ein solid aufgebautes Zylinderepithelsäckchen (sm. 2) dar, während die Seitenplatten (st) noch nichts anderes sind als ein unregelmäßig zusammengefügter Zellenstrang, der proximal mehrschichtig, aber distalwärts dünn doppelschichtig ist. Das Somit ist zwischen dem Enteroderm, der Medullarplatte und der noch zusammengedruckten Chorda eingeschlossen und zeigt dementsprechend polyädrischen Umriß. Verfolgt man es nach vorn, so geht das Somit ins Mesoderm über (Fig. 15'b, m), das nur durch die Kopffalte eingeschnürt, aber noch nicht segmentiert ist. Ebenfalls unsegmentiert ist das Keimblatt nach hinten (Fig. 15'd, m), es wird zum peristomalen Mesoderm (Fig. 15'd, pm), das immer noch mit der Urmundwandung in Zusammenhang steht.

Die Segmentierung selbst tritt auf einem Sagittalschnitte durch den proximalen Teil des Mesoderms eines annähernd gleich alten Keimes (Figg. 15'', 15''a) klar hervor; man sieht, daß ein abgesondertes Somit zwischen dem vorderen und hinteren Mesodermstück (sm. 2) liegt, das eine schmale Einschnürung zeigt und in Somitbildung begriffen ist. Wie der weitere Entwicklungsverlauf aufweist, stellt das abgesonderte Somit (sm. 2) das 2. in der Reihe vor, und die zwei in Bildung begriffenen (sm. 1, sm. 3) wird das 1. und 3. ausgebildet. Während bei dem in Fig. 16 gezeichneten Keime das 3. Somit (Fig. 16'a sm. 3) auch bereits abgesondert ist, steht das schon lange in Abgliederung begriffene 1. Somit noch mit seiner vorderen Fortsetzung der Keimschicht in Zusammenhang. Ebenso wenig ist das 4. Somit eingeschnürt, das dem zuletzt abgesonderten 3. Somit folgt. Nach vorn stößt das Mesoderm an die Ecke an, die durch die Medullarplatte und das Enteroderm gebildet ist (Fig. 15''a, m); nach hinten sieht man seinen ununterbrochenen Übergang ins peristomale Mesoderm (Fig. 15''a, pm), das hinter dem Canalis neurentericus (cn) mit dessen medialem Teil (Fig. 15'', m) ein einheitliches Gebilde darstellt. Ein abgesondertes Somit ist sowohl auf Sagittal- als auch Querschnitten ein verschlossenes, polygonales bzw. viereckiges Zylinderepithelsäckchen und von den Seitenplatten gänzlich abgetrennt; infolgedessen ist das Myocoel, das im Inneren des Somiten eingeschlossen ist, und die zwischen den beiden Seitenplatten befindliche Leibeshöhle unabhängig voneinander. Ich betone dies, weil diese Frage mit den nachher auftretenden Vornierenanlagen in inniger Beziehung steht.

Was die Seitenplatten betrifft, so sind sie bei dem in Fig. 15 abgebildeten Keime ein solider Strang (Fig. 15'c, 15'd, st), während bei

dem in Fig. 16 gezeichneten die beiden Platten, die Somato- und Splanchnopleuren (Figg. 16'-16'c, so, sp), von einander abweichen; die dazwischen hervorgetretene Leibeshöhle (eh) ist noch durch die Zellenfäden querdurch in mehrere netzartige Maschen geteilt. Im Vergleich mit dem lateralwärts verdickten Enteroderm (ent) sind die Leibeshöhlenwandungen äußerst dünn und sehen auf Schnitten in der Tat wie Fädchen mit Kernknoten aus. Die Differenzierung hat sich über ihre ganze Breite hinweg erstreckt.

Die Differenzierung nimmt ihren Verlauf nach vorn; ja selbst der peristomale Abteilung des Mesoderms (Figg. 16'b, 16'c, pm), die auf beiden Seiten des neurenterischen Kanals (cn) und hinter demselben (Fig. 15'', pm) noch mit der Mutterschicht in Zusammenhang steht und die immer aufs neue wuchernden Zellen aufnimmt, unterwirft sich gleichfalls derselben Differenzierung, wodurch die Seitenplatten doppel-schichtig werden, während von Somitenbildung noch keine Rede sein kann.

Bevor wir die weitere Entfaltung der Seitenplatten behandeln, richten wir unsere Aufmerksamkeit einen Augenblick auf die Differenzierung der Übergangsstelle zwischen dem Somiten und den Seitenplatten. Die genannte Zone des Mesoderms ist seit RÜCKERT's Angabe über Hai-fischembryonen (1888, S. 254) als Nephrotom bekannt, weil sie sich zum Vor- und Urnierenkanälchen bezw. Wolffschen Gang entwickelt.

Die früheste Andeutung der Vornierenanlage ist bereits bei einem mit 2 oder 3 abgesonderten Somiten ausgerüsteten Keime erkennbar (Figg. 16', 16'a, vn. 2), und zwar ist die Anlage durch die distal in die Somato- und Splanchnopleura geteilte Hälfte des soliden Somitalteils vertreten. Im Gegensatz zu den dünnen Seitenplatten ist der Somitalteil zylinderepithelial und fest gebaut, darauf zeigt sich eine schwache Einschnürung an dessen Mittelteil (Fig. 16'), die durch die Bauart der komponenten Zellen bedingt ist, indem an dieser Zone die Zellen entweder nach innen (proximal) oder nach außen (distal) gerichtet radiale Anordnung annehmen, mit der Bestimmung, schließlich die distale Vornierenanlage von dem proximalen Somiten selbst abzuschneiden.

Auf diesem Entwicklungszustande bleibt die Vornierenanlage ziemlich lange, mindestens vom Dreisomiten-Stadium (Figg. 16', 16'a, vn. 2., vn. 3) bis zum 7-Somiten-Stadium (Figg. 18'b, 18'c, 19'a, 19'b, vn). An Bauart sind die Vornierenanlagen überall ganz gleich, wo sie auftritt, unterscheiden sie sich voneinander nur durch ihre Entwicklungsmächtig-

keit, die nach hinten mehr oder weniger abnimmt. Jedenfalls ist klar, daß der solide Abschnitt des Mesoderms, der sich später in das Somit und Nephrotom differenziert, segmental ist, im Gegensatz zu den Seitenplatten, die total unsegmentiert bleiben.

Bis zu den behandelten ältesten Stadien ist die Vorniere noch nirgends gebildet, sondern bleibt als bloße Anlage, die oben vielfach geschildert wurde. Vorn stellt das segmentale Mesoderm an seiner distalen Extremität einen epithelialen Blindsack dar (Fig. 18'a, x), der einem Vornierenkanälchen sehr ähnlich ist, aber tatsächlich nur dadurch zustande kommt, daß der Schnitt durch die Stelle durchgeführt ist, wo das segmentale Mesoderm durch die Amnionfalte bzw. Grenzrinne stark eingeschnürt von den Seitenplatten abgetrennt ist, indem nach hinten die Faltung noch nicht bis zur Amnionfalte bzw. Grenzrinne geht, und infolgedessen in das unveränderte Mesoderm übergeht (Figg. 18'b, 19'a). Nach vorn sucht dieses Keimblatt indessen seinen Weg zwischen dem Ektoderm, Enteroderm und der Medullarplatte hindurch (Fig. 19', m), welche letztere als ein Paar Hörner an der vorderen Kopfxremität des Embryo hervorsticht (Fig. 18', mw).

Die Entwicklungsstufe der Vorniere, die HOFFMANN (1889) bei *Lacerta agilis* beobachtet hat und die er als deren früheste Anlage annimmt, bezieht sich auf weitaus spätere Stadien als diejenigen, womit ich mich beschäftigt habe. Unsere Ergebnisse stimmen jedoch darin überein, daß dieses Gebilde mesodermaler Herkunft ist und zwar aus dem somitalen Mesoderm hervorgeht, und stellt sich gegen Angabe PERÉNYIS (1888), nach der der Vornierengang ektodermalen Ursprungs ist.

Wir wenden uns im folgenden wieder der Differenzierung der Seitenplatten zu. Überall wo die Somite abgesondert sind, findet man auf einem Querschnitte (Figg. 16', 16'a, 16'b) ein oder zwei Verdickungen, die manchmal klein (Fig. 16', bi), manchmal auch enorm dick (Fig. 16'b, bi) sind und als Vorläufer der Blutinseln aufzufassen sind. Eingehende Untersuchungen darüber weisen darauf hin, daß die Blutinseln durch die lokale Zellvermehrung und die dadurch hervorgerufene Verdickung der Splanchnopleura selbst hervorgerufen ist; das darunter liegende Enteroderm sowohl wie die darüber sich überziehende Somatopleura nimmt keinen Anteil an der Blutinselverdickung, indem die Verdickung gewöhnlich durch Räumen abgetrennt und davon scharf markiert, falls sie damit in Kontakt liegen.

Auf Fig. 16'd, die den lateralen Teil des in Fig. 16'b wiedergegebenen Querschnitts stark vergrößert darstellt, tritt das besprochene

Verhältnis sehr deutlich hervor; das dünne Ektoderm (ek) zieht sich über den Keim, der auf dem Dotter (d) liegt. Unmittelbar auf dem Dotter liegt das Enteroderm (ent), das sich am peripherischen Teil dem Ektoderm eng anschließt. Das Mesoderm (m) ist sowohl vom Ektoderm als auch vom Enteroderm (ent) durch einen weiten Raum abgetrennt und besteht aus der einfachen dünnen, lockeren Somatopleura (so) und der unregelmäßig gebauten Splanchnopleura (sp), die sich an zwei Stellen verdickt (bi). Diese Verdickung stellt die oben angeführten Blutinseln dar und ist nichts anderes als eine lokale Verdickung der Splanchnopleura selbst, deren komponente Zellen sich vermehren. Nach vorn wie hinten (Fig. 16'c), wo vom Somiten noch keine Rede sein kann, trifft man keine Spuren der besprochenen Verdickung.

Einen großen Fortschritt in der Entwicklung der Blutinseln bemerkt man bei in dem Fig. 18 gezeichneten, mit 6 Somiten ausgerüsteten Embryo (Figg. 18'c–18'd, bi), aber noch weiter entwickeln sie sich bei dem in Fig. 19 abgebildeten Embryo, der mit 7 Somiten versehen ist (Figg. 19'–19'e, bi). Bei dem ersteren sind die Inseln noch nicht kranialwärts vom 2. Somiten aufgetreten (Fig. 18'a), während sie bei dem letzteren nicht nur vorn über das 1. Somit hinaus gebildet sind (Fig. 19', bi), sondern hinter der Embryonalanlage bereits vorhanden sind.

Die einzelnen Blutinseln wechseln an Dimensionen sowohl wie an Ausbildung. Die in Fig. 17'c abgebildete Blutinsel ist zwar klein, aber steht noch so niedrig an Entwicklung wie die in Fig. 16'a wiedergegebene, sie ist erst auf dem Weg der Entwicklung. In Fig. 18'c', die eine starke Vergrößerung der rechten Seite von Fig. 18'c vorstellt, entwickeln sich die Blutinseln in solchem Maße, daß sie beinahe fertig gebildet sind; die unter dem Ektoderm (ek) liegende Somatopleura (so) steht in keiner Beziehung mit der anliegenden Blutinsel, sondern ist durch die Leibeshöhle davon getrennt; andererseits berührt die Splanchnopleura (sp) diese nur mechanisch, obschon sie den Blutinseln Ursprung gab, und ist eigentlich schon davon abgehoben. Das auf der Dotteroberfläche sich hinziehende Enteroderm (ent) zeigt sich als eine großkernige Zellschicht, während die darunter liegenden Dotterkerne degenerieren. Die Lagebeziehung der Splanchnopleura und Blutinseln tritt schon unter schwacher Vergrößerung überall deutlich hervor (Figg. 19'b–19'e, sp, bi)

Was die Blutinseln selbst anlangt, so sind die Zellen bereits in endotheliale Wandung (Fig. 18'c', ed) eingeschlossen. Diese zeigt

Netzwerk und differenziert sich dadurch die eingeschlossenen Blutzellen (bz), die sich sehr aktiv vermehren, wie sehr häufig vorkommende, dunkler gefärbte, mitotische Figuren aufzeigen. Ebenso weit ausgebildet sind die meisten, in der hinteren Region befindlichen Blutinseln (Figg. 18'a-18'f, Figg. 19'c-19'e, bi). Freilich findet man unterdessen mehrere jüngere Blutinselanlagen (Figg. 18'c, 18'e, 19'a-19'e, bi), die später nacheinander aufgetreten sind.

Aus dem oben gesagten geht hervor, daß das vorliegende Stadium die wichtigste Entwicklungsphase des Mesoderms darstellt, weil nämlich hierbei die allererste zu Grunde liegende Differenzierung sich vollzieht, der dieses Keimblatt sich unterwirft. Das Mesoderm zergliedert sich dadurch zuerst in den proximalen, segmentalen oder somitischen und distalen unsegmentierten Abschnitt; der erstere differenziert sich in das Skleromyotom und Nephrotom, während der letztere einfach die Seitenplatten darstellt, die aus der Somato- und Splanchnopleura bestehen. Dazu kommt die Veränderung der Splanchnopleura, durch die die Blutinseln entstehen.

Der Entwicklungsgang des Blutes und der Blutgefäße, der sich bei dem vorliegenden Material äußerst klar vorfolgen läßt, wird als ein selbstständiger Artikel bei späterer Gelegenheit veröffentlicht werden. Hier betone ich nur, daß die Blut- und Blutgefäßenlage ganz und gar mesodermalen Ursprungs ist und durch die Splanchnopleura allein beliefert wird; der dem Keimwall des Vogels entsprechende Dotterwall, der manchmal als Blutinsellieferant aufgefaßt wird, ist von dieser Frage ausgeschlossen. In dieser Hinsicht stimmt mein Ergebnis somit dem von WENCKEBACH (1891) und besonders von STRAHL (1885, 1895) ziemlich gut überein, während es von der Angabe CORNINGS (1890) abweicht, der eine entodermale Herkunft der Blut- und Gefäßzellen anzunehmen geneigt ist.

Was das Peristomalmesoderm anlangt, dessen letzter Teil bis zu den späteren Stadien mit der Mutterschicht in Zusammenhang steht und demgemäß immer undifferenziert bleibt, so differenziert es sich im Laufe der Entwicklung in den somitalen und unsegmentierten Teil bis zu totaler Differenzierung, kurz, bis es in das Gastralmesoderm verwandelt ist, was man bei der Differenzierung des Keimblattes in der Schwanzknospe (Figg. 21a, 21b, m) konstatieren kann. Daher die Behauptung STRAHL'S (1895), daß durch eine allmähliche Sonderung des Endwulstes sich das Medullarrohr, die Chorda, die Urwirbel und die Produkte des Entoderms differenzieren. Der Endwulst stellt nach

ihm die Schwanzknospe dar, die ursprünglich der dorsalen Lippe des Urmundes entspricht.

Das vor dem Urmunde und über die Keimhöhle sich hinziehende Zylinderepithel (Figg. 8'a, 8''a, 8'b, ks), das ich als Kopffortsatz bezeichnet habe, stellt größtenteils die Chordaanlage dar, deren Vorderende die Mesodermzellen liefert, um dem mesodermaien Kopffortsatz Ursprung zu geben. Das genannte Chordaepithel wird ursprünglich durch die Urmundeinstülpung und zwar durch die Hineinschiebung des hinteren Feldes und besonders durch die darin gewucherten Primitivknotenzellen hervorgebracht, schlägt dann dorsal direkt in die äußere Schicht der vorderen Urmundlippe um. Die Chordaanlage wächst der Länge nach, insbesondere durch freies Wachstum der vorderen Urmundlippe, das die Reducierung bzw. Umwachsung des Urmundes bewirkt (Figg. 8–11). Die Umwachsung geht besonders aktiv vor sich, nachdem die Urdarmtasche endlich in die Keimhöhle ausgebrochen ist, und verlängert sich dabei die Chordaplatte (Fig. 9'c, chp), der eine beträchtliche Ausdehnung erreicht. Sie ist an Länge doppelt so weit wie das Anfangsstadium ausgedehnt ist (vergl. Fig. 9'c, chp mit Eigg. 10'a, 12'', chp), obschon die Kopffalte vorn den Embryonalkörper noch nicht begrenzt (Fig. 12). So entsteht die Chordaplatte, die somit außen in direkter Berührung mit der Medullarplatte liegt und auch direkt über die Keimhöhle (Figg. 9'c, 12'a, 12'b, chp) streicht. Daraus folgt, daß durch die ganze Längserstreckung der Chordaplatte hindurch die Keimhöhlendecke von Anfang an des enterodermalen Überzugs, der sonst überall vorhanden ist, entbehrt.

Also ist klar, daß das Chordaepithel (Figg. 9'c, 10'a, chp) durch freies Wachstum hervorgebracht wird, das es mitsamt dem darüber liegenden Ektoderm (Figg. 9'c, 10'a, ek) erfährt, bis schließlich die ganze Achsenzone der Keimhöhlendecke dadurch gedeckt wird (Fig. 12'' chp). Daraus geht hervor, daß die ganze Strecke des Chordaepithels mitsamt dem darüber liegenden Ektoderm eine neue Bildung ist, die seit dem Ausbruch der Urdarmtasche hauptsächlich durch freies Wachstum gebildet ist, und daß das Epithel nie mit dem Enteroderm oder irgend einem anderen Gebilde bekleidet, sondern immer nackt ist. Nunmehr tritt die Faltung der Kopffalte ein (Fig. 15'') und setzt dadurch den embryonalen Körper von dem außerembryonalen Teil scharf ab.

Diese des enterodermalen Überzugs entbehrende Chordaanlage ist transversal nicht flach, sondern nach oben gewölbt (Figg. 10''c, 10''d,

chp), die komponenten Zellen nehmen daher auf Querschnitten radiale Anordnung an. Eerner verdünnt sich das Epithel nach vorn (Figg. 10''b, 11''a, ks; 12'' chp), um sodann vor- und lateralwärts in den enterodermalen Überzug überzugehen. Die Chordaanlage liefert lebhaft von beiden Seiten die Zellen, denen die paarige, gastrale Abteilung des Mesoderms ihre Entstehung verdankt (Figg. 10''c, 10''d, 11''b, m). Im Laufe der Entwicklung wird das Chordagewölbe immer tiefer (Figg. 12'a, 13'd, 13'e, che) und verändert sich in den Strang, der auf Querschnitten einen nach beiden Seiten ausgezogenen, ovalen Umriß zeigt (Figg. 13'a-13'd, 15'b, 15'c, 17', 17'a, ch), wenn die Chordaanlage vom Mesoderm losgetrennt ist. Schließlich rollt das die Anlage darstellende Epithelstück sich ein, sodaß der auf dem Schnittende beinahe runde Chordastrang hervorgebracht wird (Figg. 18'b, 18'e, 19'a, 19'b, ch).

Verfolgt man ihn nach hinten, so geht die Chordaanlage bzw. der Chordastrang durch den oben geschilderten Entwicklungsverlauf selbstverständlich immer in die Urmunddecke über (Figg. 10''e, 11''c, 12'b, 12'c, 13'f, chp), die schließlich als vordere Wandung des Canalis neurentericus aufgefaßt werden kann, da der Urmund während dieses Zeitverlaufs fortbesteht (Figg. 18'e-18'g, 19'c, 19'd, cn), sodaß es tatsächlich schwer zu sagen ist, wann der Canalis neurentericus anfängt, der in der Tat nichts anderes als die späteren Stadien des Urmundes darstellt. Hierin hat wahrscheinlich die Ansicht STRAHL'S (1881) ihren Grund, daß die Chorda der Wandung des Canalis neurentericus ihren Ursprung verdanke. Was die Herkunft dieser Keimzone anlangt, so fassen einige Forscher wie STRAHL (1881, 1895) und PETER (1904) sie als mesodermal auf, während andere wie BALFOUR (1879, 1881, 1885) und WENCKEBACH (1891) entodermale Abstammung behaupten. Meines Erachtens ist diese Abweichung der Ansichten auf die Auffassungsweise des Gebildes zurückzuführen; in Wirklichkeit verdankt, wie WILL (1893) betont, „die gesammte Chorda dem Gastrulaentoderm den Ursprung und zwar geht sie aus dem axialen Teil der dorsalen Urdarmwand hervor“ (S. 62), den ich schlechthin als Chordaplatte bezeichnet habe, um Verwirrung mit dem eigentlichen Entoderm zu vermeiden.

In naher Beziehung mit der Chorda- und Mesodermbildung steht die Strukturveränderung des Enteroderms, die in einer beträchtlichen Verdickung besteht, die hervorgerufen durch Zusammendrängung der komponenten Zellen erst dann eintritt, wenn die Chordaanlage vom Mesoderm abgetrennt und so umgebildet ist, daß auf ihren Querschnitt-

ten ein ovales Schnittende sichtbar ist (Figg. 13'a-13'd, 17'-17/c, ch); bei ein und demselben Individuum bleibt das Epithel in den hinteren Gegenden, wo die Chorda- und Mesodermbildung noch nicht weit fortgeschritten ist, dünn (Figg. 13'e, 15'c, 15'd, 16', 17'd, ent). Auch beschränkt sich die Verdickung auf die Achsenzone, wo das Epithel den Somitenteil des Mesoderms bekleidet (Figg. 17'a, 17'b, 18'b, ent), während seine laterale Fortsetzung, bei der die Splanchnopleura untenliegt, immer noch dünn ist.

Im Zusammenhang mit dem Darmepithel will ich einige Worte über die Entstehung der Allantois machen, auf die bei der Entwicklungsgeschichte der Reptilien seit KUPFFER (1875, 1882a) großer Wert gelegt wird. Bei meinem Objekte wird sie erst in späteren Stadien sichtbar (Fig. 20), wo der Embryo mindestens mit 8 Somiten und mit der im Abschluß begriffenen Amnionbekleidung ausgerüstet ist. Auf einem Querschnitte (Fig. 20') durch den Schwanz des in Fig. 20 abgebildeten Embryo sieht man den klar hervortretenden, neurenterischen Kanal (cn), der sich nach vorn 1 und nach hinten noch 4 Schnitte weit verfolgen läßt, um sodann in den dickwandigen Enddarm überzugehen, der den verschlossenen Blindsack darstellt. Diesem eingeschnürten Halsteil folgt eine seitwärts ausgedehnte Erweiterung, die die Allantois darstellt und sich wieder verengt (Fig. 20'c, al), um schließlich unter dem indifferenten Endwulst blind zu endigen. Bei dem mit 10 Somiten ausgerüsteten Embryo entwickelt sich die Allantois bereits ansehnlich; auf den in Fig. 21-21b wiedergegebenen Schnitten, die nicht recht quer, sondern etwas schräg getroffen sind, tritt die weit entwickelte Allantois (al) unter dem Canalis neurentericus (cn) hervor; die Einschnürung am Hals (Fig. 21, 21a) und die distale Erweiterung (Figg. 21a, 21b, al) sind auch sichtbar.

Mein Ergebnis über die Entstehung der Allantois weicht somit von der Angabe von KUPFFER und BENECKE (1878) und von KUPFFER (1882a) selbst ab, nach der die Allantoisanlage die Aussackung des Canalis neurentericus ist, aber auch von derjenigen von STRAHL (1881a) und ERDÖS (1884), da sie Unabhängigkeit der Allantois vom Hinterdarm behaupten; dagegen bestätigt meine Untersuchung die durch HOFFMANN (1884) und PERÉNYI (1888) vertretene Ansicht der entodermalen Herkunft, weicht jedoch insoweit von der Annahme HOFFMANNS wieder ab, als dieser Trennung des Allantoislumens von dem Canalis allantoideus als zeitweilig vorhanden annimmt. Die Einschnürung zwischen dem Enddarm und dem allantoischen Blindsack, die ich als Hals der Allan-

tois gezeichnet habe, bringt schließlich wahrscheinlich die Abschnürung der letzteren vom Darm zustande. Hierbei bemerkt man, daß die Allantois unter dem Canalis neurentericus zu liegen scheint wie Figg. 21-21b zeigen; daher kommt wahrscheinlich KUPFFER's irrümliche Annahme, daß die untere Aussackung des Kanals der Allantois Ursprung gibt; die von KUPFFER als Allantoisanlage bezeichnete Aussackung der hinteren Wandung des Canalis neurentericus (Fig. 39, al) entspricht höchstwahrscheinlich der Einstülpungsgrube an der hinteren Urmundlippe, die WENCKEBACH (1891) bei *Lacerta agilis* richtig konstatiert hat (Fig. 3, S. 59).

Fassen wir den Entstehungsvorgang der Chorda zusammen, so geht der Prozeß von der um die dorsale Urmundlippe nach innen eingeschlagenen Urdarntasche aus, die, im Gegensatz zum darunter liegenden Entoderm, das durch die locker zusammengefügteten Entodermzellen gebildet ist, aus Zylinderepithel besteht. Das Wachstum des Embryonalschlides, das nach hinten erfolgt, hat eine Ausdehnung des Epithels zur Folge, nachdem die Urdarntasche in die Keimhöhle durchgebrochen ist. Dann nimmt der so hervorgebrachte Epithelstreifen die Achsenzone der Keimhöhlendecke ein und bildet so die Chordaanlage, die im Laufe der Entwicklung derartig dorsalwärts gewölbt wird, daß sie eine der Länge nach sich erstreckende Rinne darstellt. Die beiden Rinnenränder nähern sich einander, und die Rinne selbst wandelt sich schließlich in den Chordastrang um, auf dessen Schnittende die komponenten Zellen radiale Anordnung aufweisen. Aus ihrer Entstehungsweise erkennt man, daß die Chordaanlage von Anfang an des entodermalen Überzugs entbehrt und ihrem vorderen und lateralen Saum entlang an das Enteroderm in engem Anschluß steht, der zwar nicht sekundär, sondern primär ist.

Das Zylinderepithel, aus dem die Chorda entsteht, gibt auch dem Mesoderm Ursprung. An den vorderen und beiden lateralen Rändern der Chordaanlage, also an deren Übergangszone in das Enteroderm, wuchern die Zellen des Zylinderepithels, um die Mesodermzellen abzugeben. Daher scheint in dem vor dem Urmund liegenden Embryonalschild die Chordaanlage zugleich die Anlage des Mesoderms zu sein. In der Tat ist die Anlage beider Gebilde, der Chorda und des Mesoderms, gemeinsam, so lange das in Rede stehende Epithel sich noch nicht differenziert hat, wie man an der dorsalen Urmundlippe sieht, wo die Mesodermzellen erst herauszukommen anfangen und von der Chorda noch keine Rede sein kann (wie z. B. Figg. 8'a, 8''b).

Wenn die Chordaanlage zutage tritt, was durch den Durchbruch der Urdarmtasche geschieht (Figg. 9'c, 10'a, chp), so entsteht auf beiden Seiten das Mesoderm (Figg. 9'a, 9'b, 10'b, m, 9'c, 10''c, 10''d, chp, m), das nach hinten direkt in das einheitliche Peristomalmesoderm übergeht. Daraus folgt, daß die Chorda und das Mesoderm sich aus der gemeinsamen Anlage, d. i. aus der um die Urmundlippen herum liegenden Keimhaut, gleichzeitig differenzieren, was nicht allein am Embryonalschild vor dem Urmund, wo das beiderseitige Mesoderm und die rinnenförmige Chordaanlage bereits da ist, sondern schon an seiner ventralen und lateralen Wandung vor sich geht.

Hierin liegt der Grund, daß die Chordaplatte nicht mitsamt dem Enteroderm als Entoderm aufgefaßt werden darf, sondern nebst dem Mesoderm und Ektoderm in die animale Schicht eingereiht werden muß, die durch die Umwachsung der vorderen Urmundlippe hervorgebracht ist.

Was die Allantois betrifft, so betone ich nur, daß sie die hintere, blinde Aussackung des Enddarms ist, die sich erst bei einem mit 8 Somiten ausgerüsteten Embryo bildet, bei dem aber der Canalis neurentericus noch klar hervortritt.

Teil III. Vergleichendes und Schlußfolgerung

Wir wenden uns nunmehr zu der Frage, wie weit die oben hinlänglich gegebenen Tatsachen, die bei *Lacerta vivipara* äußerst deutlich hervortreten, bei anderen untersuchten Reptilien bestätigt werden. Der mit auffälligen Seitenhörnern versehene, sichelförmige Fortsatz, der am hinteren Rande des Embryonalschildes hervortritt und seit KUPFFER (1882) als Sichel bekannt ist, ist dadurch von Wichtigkeit, daß darauf die Gastrulationseinsenkung stattfindet. Eine so gestaltete Sichel, wie KUPFFER sagt, trifft man jedoch sehr selten; außer ihrem Entdecker, der sie bei *Lacerta agilis* (Fig. 1) sowohl wie bei *Emys europaea* (Fig. 8) nachwies, fanden sie nur MITSUKURI und ISHIKAWA (1886) bei *Trionyx japonicus* (Fig. 1a); die sichelförmige Verdickung des hinteren Schildrandes, die BALLOWITZ (1901) bei *Tropidonotus natrix* beobachtete (Fig. 1), reiht sich wahrscheinlich hier an. Dann kommt in diese Serie der Fall bei *Chelonia caouana*, den MITSUKURI (1893) so naturgetreu abgebildet hat (Fig. 1) und genau erklärt, so daß die Modifikation bei *Lacerta muralis* und *L. lilfordi* (WILL, Figg. 1-3)

verständlich ist. Einen der Sichel entsprechenden Fortsatz des Schildrandes hat GERHARDT (1902) bei *Tropidonotus natrix*¹⁾ beobachtet und photographiert (Figg. 2, 3), eine Modifikation, die der äußeren Gestaltung nach der bei der von MITSUKURI beobachteten Meeresschildkröte (*Chelonia caouana*) sehr nahe steht.

In dieser Hinsicht liegt unser Fall bei *Lacerta vivipara* mindestens auf den ersten Augenblick sehr weit entfernt von den oben geschilderten Fällen und zwar derartig, daß die Stelle, wo die Urmundeinsenkung vorkommt, weder in dem Fortsatz des Schildrandes noch am Rande selbst, sondern vielmehr in einiger Entfernung von demselben liegt, wie die Figuren (Figg. 1, 2) zeigen. Aber gut im Einklang damit steht der Befund bei *Hatteria punktata* durch SCHAUINSLAND (1903, Fig. 110). Was die genetische Beziehung dieses Falls zu jener durch einen Keimscheibenfortsatz vertretenen Sichel anlangt, so erklärt sich dies durch den Befund bei *Clemys japonicus* durch MITSUKURI (1891a, Fig. 1) und besonders bei Kreuzotter durch BALLOWITZ (1901, Fig. 1; 1903, Figg. 71, 72, 75, 90); der der Sichel entsprechende Teil des Keimes gestaltet sich bei diesen Formen so, daß man ihn entweder als einen breiten Fortsatz oder als einen Teil der Keimscheibe selbst auffassen kann. Daher kann angenommen werden, daß der sichelförmige Fortsatz einen lokalen Auswuchs vorstellt, der hervorgetreten ist, ehe die Keimscheibe sich ganzrändig entwickelt.

Niemand kann sofort entscheiden, ob der angegebene Vorgang, der in verschiedener, äußerer Gestaltung der sogenannten Sichel besteht, in cenogenetischer Anlage zu suchen oder palingenetischen Ursprungs ist, zumal wenn man berücksichtigt, daß das Gebilde sich einerseits unter naher Verwandtschaft so sehr verschieden gestaltet wie z. B. bei zwei Schlangenarten, und andererseits zwischen den Spezies weit entfernter systematischer Stellung so einstimmige Gestaltung zeigt, wie z. B. bei *Lacerta vivipara* und *Hatteria punktata*. Gegenwärtig kann ich aber nicht mit Bestimmtheit sagen, woher diese Variation kommt; indessen sind wir wohl berechtigt, anzunehmen, daß bei jenen Arten dieser die Gastrulaeinstülpung zu erwartende Keimteil bereits vor der abgeschlossenen Keimscheibenbildung voran gebildet ist, während bei

1) Ich weiß nicht, warum die Resultate der zwei sich mit derselben Schlangenart beschäftigten Forscher, BALLOWITZ und GERHARDT, so weit voneinander abweichen, ich vermute nur, daß die Stadien, die der letztere abgebildet hat, ein späteres Stadium der Keimentwicklung (z. B. die in Figg. 20-23 wiedergegebenen Keime) vertreten als der erstere beobachtet hat.

diesen die Keimscheibe sich schon lange fertig entwickelt hat, bevor die Gastrulaeinstülpung stattfindet. Daraus folgt, daß palingenetisch die erstere Gruppe niedriger als die letztere (und zwar *Chelonia caouana* am niedrigsten) steht, weil bei derselben wie bei den Amphibien die Gastrulaeinstülpung am Rande des mit animalen Zellen gebauten Embryonalschildes erwartet wird, während bei der letzteren Gruppe wie dieselbe Einsenkung bei den Hühnern in einiger Entfernung von diesem Rand zu Tage tritt.

Was den Urmund anlangt, der bei der Entwicklungsgeschichte der Reptilien unter den allerverschiedensten Namen, die Blastoporus (BALFOUR, 1879; MITSUKURI und ISHIKAWA, 1886; GERHARDT, 1902), Prostoma oder Gastrulamund (KUPFFER, 1882), Urmundöffnung oder Prostomialöffnung (WILL, 1893, 1895), Urmund (KUPFFER, 1882; MEHNERT, 1892) Archistoma¹⁾ (BALLOWITZ, 1901) usw, bekannt ist, so fängt seine Bildung mit einer Einsenkung an, die auf der Sichel oder der Stomplatte (wie BALLOWITZ, 1901, sie nennt) angedeutet ist und als Sichelrinne (WILL, 1893) bezeichnet wird. Inbezug auf die äußere Form der Sichelrinne stimmen die bisherigen Angaben fast ausschließlich darin überein, daß sie ein weitoffen dellenförmiges Grübchen darstellt, dessen Querachse gewöhnlich die Längsachse übertrifft (KUPFFER, 1882; MITSUKURI und ISHIKAWA, 1886; MITSUKURI, 1893; BALLOWITZ, 1901; SCHAUINSLAND, 1903), wie auch bei meinem Objekte sichtbar ist (Fig. 5); nach WILL ist die Sichelrinne beim Gecko sehr variabel an Gestaltung. Wie oben vielfach angeführt wurde, gibt es bei meinem Objekt noch ein jüngerer Stadium (Fig. 4), das dem in Fig. 5 abgebildeten vorangeht; hier sieht man die erste Andeutung der Einsenkung, die an Gestaltung nicht dellenförmig, sondern eine quer gestreifte, geradlinige Querrinne (um) ist. Soweit mir bewußt ist, findet man das entsprechende Stadium der Urmundbildung noch nirgends. Die nach vorn gebogene Sichelrinne, die MITSUKURI (1891) bei *Clemys japonica* als deren früheste Andeutung auffaßt (Fig. 1), vertritt höchstwahrscheinlich ein späteres Stadium als das in Fig. 5 abgebildete.

Was die späteren Stadien betrifft, so betrachtet man in den Sche-

1) Nach der Veränderung, die sich im Laufe der Urmundbildung abspielt, unterscheidet BALLOWITZ 3 Stadien, von denen das früheste unserer Sichelrinne entsprechende als Archistom bezeichnet wird, während das älteste, wo die Rinne langgestreckt ist, nach ihm der Primitivrinne der Autoren bei anderen Wirbeltieren entspricht und Metastom genannt wird; das dazwischen kommende Stadium der Urmundbildung stellt das Prostom im gewöhnlichen Sinne vor.

mata, die MITSUKURI (1896, Woodcut V) auf den Tatsachen seiner eigenen Beobachtungen bei *Chelonia caouana* aufbauend dargestellt hat, eine fast lückenlose Serie aller möglichen Gestaltveränderungen, die sich bei den Reptilien abspielen, abgesehen von den besonders variablen Fällen, die WILL (1893) beim Gecko konstatiert hat. Ein und dasselbe Stadium dauert bei einer Tierart länger und bei der anderen geht es schnell vorüber, bis endlich bei wieder anderen Spezies einige Stadien total verschwinden. Wie BALLOWITZ (1901) z. B. bei *Tropidonotus natrix* beobachtet hat, dauert das Prostromstadium (Figg. 16–20) verhältnismäßig lange, während das Archistomstadium (Figg. 9–10) ziemlich schnell vorüber geht; bei *Pelias berus* (BALLOWITZ 1903) verhält sich die Dauer der zwei genannten Stadien der Urmundbildung ganz anders, sie ist nämlich fast gleich: man sieht das Archistomstadium in Figg. 71–76, und das Prostromstadium in Figg. 91–97. Bei meinem Objekte sind die Stadien 3–4 auf den Schemata MITSUKURIS (1896, Woodcut V), die die Übergangsstadien der nach vorn gebogenen Sichelrinne (3) in die nach hinten gebogene (5) vertreten, gänzlich verschwunden.

Von den obigen Tatsachen fasse ich den Vorgang bei *Chelonia caouana* und den zwei Schlangenarten als einen verhältnismäßig ursprünglichen auf; dabei bemerkt man freilich gewisse cenogenetischen Störungen, die selbst diese Reptilienarten nicht vermeiden können. Dabei füge ich hinzu, daß das von der Urmundvertiefung rückwärts laufende Längsgrübchen, das WILL (1895) bei *Lacerta lilfordi* abgebildet hat (Figg. 2, 3), wahrscheinlich das Equivalent der Primitivrinne beim Vogel darstellt.

Im folgenden richte ich meine Aufmerksamkeit nach der Einsenkung, die auf der Primitivplatte WILLS (1893) stattfindet und den Urmund hervorbringt, da in vielen Fällen die sich einsenkende Stelle noch nicht exakt bekannt ist. In seiner Arbeit über *Lacerta agilis* und *Emys europaea* sagt KUPFFER (1882): „Es tritt an einem Punkte des Blastoderms, am Rande des central gelegenen Embryonalschildes eine Einstülpung auf“ (S. 14). Dieser Satz gibt uns also keine Anhaltspunkte über die exakte Stelle, wo die Einstülpung stattfindet. WILL (1893) erwähnt hingegen mit Wort und Abbildungen ziemlich genau diese Stelle (S. 31–34, Figg. 42, 43, 44). Nach ihm senkt sich der vordere Abschnitt der Primitivplatte ein, die vorn durch den mit Zylinderzellen gebauten Embryonalschild und seitlich und hinten durch das Plattenepithel der *Zona intermedia* begrenzt ist (Figg.

42-45), während der hintere, im Niveau der Keimscheibe liegende oder darüber vorragende Abschnitt, der sich nur auf die Zellenwucherung beschränkt, als Entodermpfropf bezeichnet wird. Daher kann man die Primitivplatte als Urmundplatte oder Prostomialplatte und die ganze Platte als Blastoporus bezeichnen; ferner kann man den geöffneten Teil des Blastoporus, die „Einstülpungsöffnung, als Urmundöffnung oder Prostomialöffnung unterscheiden“ (S. 34). Nach WILL versteht man unter Primitivplatte das durch das Epithel umschlossene Feld, dessen vorderer Abschnitt sich einstülpt, während der hintere in der Keimscheibenoberfläche bleibt und die Zellen liefert; folglich entspricht der vordere Ansehnitt der Stomaplatte BALLOWITZ' (1901, S. 82), während der hintere mit dem Blastemgewebe identisch ist.

Bei *Chelonia caouana* sagt MITSUKURI (1893): „In the middle of this region (Primitivplatte), an invagination soon appears, which is at first shallow and directed straight downwards“ (S. 236). Aus den Ergebnissen seiner Arbeiten über die 3 Schildkrötenarten drückt MITSUKURI (1896) seine Meinung dahin aus, daß innerhalb der Area intermedia der Primitivplatte die Einstülpungshöhle hervorgebracht wird; er sagt weiter: „.....nowhere can I discover such a sharp demarkation (die Begrenzung der Primitivplatte vorn gegen den Embryonalschild und hinten und seitlich gegen die Area intermedia) as is described by WILL“ (S. 12). Trotzdem tritt diese „demarkation“ deutlich auf seinen Figuren (1893, Figg. 9, 13, 16) auf; an der hinteren Lippe des Urmundes ist der Dotterpfropf (Entodermpfropf) sichtbar, der eine Epithelbekleidung vermißen läßt und sich dadurch von der weiter hinten liegenden, mit Epithel bekleideten Strecke (Area intermedia WILLS) unterscheidet, während der vordere Abschnitt durch die Einstülpung von dem Schild abgeschnürt ist. Zweifelhaft ist nur, ob diese vordere Begrenzung schon vor der Einstülpung so deutlich wie später hervortrat oder nicht, da leider eine Abbildung der früheren Stadien fehlt. In dieser Hinsicht ist die Ansicht WILLS mit derjenigen von BALLOWITZ (1903) über *Pelias berus* identisch, wie die folgenden Zellen aufweisen: „Ein Epithel oder eine epithelartige Schicht läßt sich an der Oberfläche der Urmundplatte (die der Autor Primitivplatte nennt) in keiner Weise mehr nachweisen. Ich habe dieses durch und durch zunächst noch gleichmäßig indifferente, neu geschaffene Gewebe der Urmundplatte, in welchem noch keine Differenzierung in Keimblätter stattgefunden hat, als Blastemgewebe bezeichnet;.....“ (S. 97).

Im ziemlich schroffem Gegensatz zu diesen Ergebnissen steht die

Angabe GERHARDTS (1902) über *Tropidonotus natrix*, wie er sagt: „Die Primitivplatte zeigt an ihrer Oberfläche noch deutlich dieselbe Zellenanordnung wie das Ektoderm, dagegen liegen in ihrem Innern die Zellen regellos durcheinander. Sie zeigen den Typus embryonaler Rundzellen, während das Ektoderm ein geschichtetes Zylinderepithel aufweist“ (S. 248). Dazu kommt MEHNERT (1892), der über *Emys lutaria taurica* gearbeitet hat und „in Übereinstimmung mit WILL“ erörtert; in Wirklichkeit läßt er die Primitivplatte durch die Verdickung der oberen Keimschicht entstehen (siehe auch Fig. 21). Wie oben hinlänglich angegeben wurde, stimmt mein Ergebnis mit der Angabe GERHARDTS überein, indem die Primitivplatte d. h. das hintere Feld sich von Anfang an (Figg. 4'a, 4''a) mit dem schönen Zylinderepithel (hf) bekleidet, das die direkte, hintere Fortsetzung desjenigen des davorliegenden Embryonschildes darstellt. Ich füge hinzu, daß die in die Furchungshöhle vorragende, ausgedehnte Zellmasse des Primitivknotens (MEHNERT, 1892) einzig und allein durch die Wucherung der oberen Keimhaut hervorgebracht wird (Fig. 4'a), wie MEHNERT (1892) bei *Emys lutaria taurica* beobachtet hat (S. 248). Die ventrale Fläche des Knotens bekleidet sich einfach mit dem entodermalen Epithel.

Diese zwei entgegenstehenden Ergebnisse können durch den Entwicklungsgang der Primitivplatte bei *Chelonia caouana* zur Vereinbarung gebracht werden, dessen spätere Stadien, wie sie MITSUKURI (1893) erörtert und abgebildet hat (Figg. 15, 17, 18), den der Platte entsprechenden Keimteil aufweisen, der sich allmählich mit Epithel bekleidet. Daraus folgt, daß die Keimscheibe bei meinen Objekten, in der die Einsenkung anfängt, weiter als bei der Meeresschildkröte fortgeschritten ist, wie ich schon bei der Sichelbildung erläutert habe. Nun erkennt man, daß die Epithelbildung bis dahin in der Primitivplatte oder Sichel am spätesten vor sich geht, während die nachherigen Prozesse im Gegenteil von hier nach vorn fortschreiten. Dafür spricht auch das Ergebnis SCHAUINSLANDS (1903) über die neuseeländische Ureidechse *Hatteria punktata*, bei der das Ektoderm der Primitivplatte schon vorhanden ist, wenn die Einsenkung stattfindet, wie der Autor angibt (S. 135, Figg. 112–113). Dieser Bildungsgang weist somit darauf hin, daß *Chelonia caouana* niedriger als *Lacerta vivipara* und *Hatteria punktata* steht.

Endlich charakterisiert sich die Primitivplatte dadurch, daß dieses indifferente Zellengebilde sich nach und nach in das Ekto- und Mesoderm

differenziert, die demnach im Laufe der Entwicklung fortwährend miteinander in Zusammenhang stehen. Die Ansichten der Forscher stimmen fast alle darin überein, daß die Primitivplatte, deren nach der Keimhöhlen vorragende Zellenmasse von MEHNERT (1892) Primitivknoten genannt wird, fast ausschließlich als Homologen des Primitivstreifens der Autoren angesehen wird (BALFOUR, 1879, STRAHL, 1882; MITSUKURI, 1890, 1891, 1891a, 1893, 1896; BALLOWITZ, 1901, 1901a, 1903; GERHARDT, 1902); nur WILL (1893) nimmt an, daß eine Entwicklungsstufe der Platte, in der das Gebilde lang gestreckt ist, als Primitivstreifen aufzufassen ist.

Deshalb versteht man unter dem Namen Primitivstreifen ein Gebilde am hinteren Rande des Embryonalschildes, das sich in zwei Abschnitte unterscheidet, deren vorderer sich ins Innere einstülpt und der Urdarmwandungen Ursprung gibt, die die Zellen wuchern, während der hintere als Entodermpfropf lange außen ausgesetzt bleibt. Der Entodermpfropf, der mit dem RUSCONISCHEN Dotterpfropf bei den Amphibieneiern vergleichbar ist, ist bei meinem Objekte sehr klein, wahrscheinlich weil die von dem Dotter angeschlossene Blastula dotterarm ist.

Wie ich in Figg. 4', 4'', 4'a, und 4''a abgebildet habe, kann bei meinem Objekte in den frühesten Stadien der Einsenkung von einem Primitivknoten keine Rede sein, da er nur durch einige gewucherte Zellen (wz) vertreten ist, während bei anderen Reptilien von Anfang an eine so enorme Zellenmasse vorhanden ist, daß sie den Ausdruck Knoten verdient. In dieser Hinsicht steht die Waldeidechse ganz allein da.

In Bezug auf die der Einsenkung vorausgehende Entwicklungsstufe des Urmundes stimmen die Ansichten der früheren Forscher darin überein, daß er aus der durch die Zylinderzellen zusammengesetzten, oberen Keimschicht und dem sog. Paraderm besteht (KUPFFER., 1882; MITSUKURI und ISHIKAWA, 1886; WENCKEBACH, 1891; MEHNERT, 1892; MITSUKURI, 1893; WILL, 1893; BALLOWITZ, 1901, 1903; GERHARDT, 1902). Ferner nehmen die genannten Forscher meistens an, daß die Paradermzellen sich nicht bloß durch Teilungen, sondern auch durch in der oberflächigen Dotterschicht sich abspielende sog. Nachfurchung vermehren, weichen somit von mir in letzterer Hinsicht ab.

Was die Terminologie anlangt, so ist das sog. Paraderm unter den verschiedensten Namen bekannt, unter denen cenogenetisches Entoderm am üblichsten ist, das WENCKEBACH (1891) dem durch Einstülpung

entstandenen, palingenetischen Entoderm gegenüberzustellen vorschlägt, während die beiden zusammen von ihm schlechthin als Entoderm bezeichnet werden. Aus einem später zu erörternden Grunde nenne ich die Zellschicht mit den darunter zerstreuten Zellen zusammen einfach das Entoderm. Hervorzuheben ist hierbei, daß die nur oberflächlich gelagerten Zellen an der Bildung der Entodermis teilzunehmen (siehe Fig. 1''), während die unteren, zerstreuten Zellen immerhin als solche bestehen bleiben, bis sie endlich spurlos resorbiert werden. Diese letztere Klasse der Zellen scheint selten irrtümlich als diejenigen Zellen aufgefaßt zu werden, die sich dem Enterodermepithel nachträglich beifügen. Von der Zellenmasse, die ich die Randschwelle¹⁾ nenne, spricht niemand bei irgend einer Reptilienart.

Wer von Beginn an die Einsenkung beobachtet hat, stimmt der Angabe bei, daß der Eindruck zuerst nach unten geht, um sich alsbald nach vorn und unten zu richten (WENCKEBACH, 1891; MITSUKURI, 1891, 1893, 1896; WILL, 1893, 1895; BALLOWITZ, 1901, 1902, 1903; GERHARDT, 1902), was mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Merkwürdigerweise hat die bedeutungsvolle Einsenkung an der hinteren Lippe des Urmundes bis jetzt nur WENCKEBACH (1891) bei *Lacerta agilis* beobachtet, ein Vorgang, der bei Amphibien stets stattfindet; ich habe meine gleiche Erfahrung bei *Takydromus tachydromoides* (Textfig. 2) schon oben geschildert. Wahrscheinlich ist der Befund KUPFFERS (1882) ebenso, wenn schon er den Vorgang (Fig. 39) als Allantoisbildung annimmt.

Was den Durchbruch des Urdarmbodens in die Furchungshöhle betrifft, der nach BALLOWITZ (1901, 1903) in seinem Prostomstadium erfolgt, so ist die Ansicht, die MEHNERT (1892), WILL (1889, 1890, 1893), MITSUKURI (1893), GERHARDT (1902) u. A. vertreten, derjenigen von WENCKEBACH (1891) entgegengesetzt. Nach der ersteren Ansicht geschieht der Vorgang durch Entstehung mehrfacher Lücken an dem genannten Boden, wodurch seine Doppelwand netzartig durchbrochen wird, bis sie schließlich gänzlich resorbiert wird, sodaß die Urdarmdecke direkt in die Furchungshöhle übergeht. Nach der zweiten Ansicht kommt der Durchbruch dadurch zustande, daß „die untere Wand des Urdarmes nach beiden Seiten wie auseinander gezogen wird“ (S. 61). In dieser Hinsicht scheint BALLOWITZ (1901, 1903) auf der Seiten der ersteren Ansicht zu stehen; nach ihm „leitet sich

1) Über diese Zellenmasse ist später die Rede.

auch bei der Kreuzotter (wie bei der Ringelnatter) der Durchbruch des Urdames in die Subgerminalhöhle dadurch ein, daß in dem vorderen Teil der unteren Darmwand kleinere und größere Dehiscenzen und Vakuolen zwischen den Zellen auftreten, welche zum Teil unter sich und gelegentlich auch mit dem Urdarmlumen zusammenfließen. Dabei wandern die Zellenmassen zwischen den Vakuolen nach vorn und seitlich ab, sodaß dieser Teil der Urdarmwand immer dünner wird und schließlich perforiert“ (S. 107). Diese beiden Ansichten weichen also von meinem Ergebnis weit ab.

Wie in dem vorhergehenden Kapitel vielfach erörtert wurde, erfolgt bei meinem Objekte der Durchbruch einfach durch Trennung des eingestülpten Zylinderepithels von dem ventralen Saum des Stomaplatte, ein Vorgang, der infolge der Spannung des Epithels an der vorher aufgetretenen Trennungslinie stattfindet, wobei sich das Epithel ausstreckt, um die Urdarmdecke zu bilden (Figg. 8', 9'a). Die nachherige Längszunahme der die Urdarmdecke vertretenden Chordaplatte geschieht ausschließlich durch die Umwachsung der vorderen Urmundlippe, die WILL (1893) auch anerkennt (S. 29), und zwar ist diese Zunahme ziemlich beträchtlich. Daraus schließt man, daß die Chordaplatte nebst dem Embryonschild bzw. der Medullarplatte selbst für die Herkunft der animalen Zellen ausschlaggebend sind. Wie ein Vergleich der früheren Stadien mit den späteren (Fig. 9'c mit Figg. 10'a, 12'') aufweist, wird die Erstreckung der Chordaplatte nebst der Medullarplatte (Fig. 12'') schließlich doppelt so lang wie bei ihrem Anfangsstadium (Fig. 9'a). Die Chordaplatte unterscheidet sich somit genetisch von den cenogenetischen Entodermzellen oder dem Paraderm und darf nicht mit dem letzteren zusammen als Entoderm aufgefaßt werden, wie es WENCKEBACH (1891) tut, sondern ist mit der Medullarplatte zusammen als animale Schicht zu bezeichnen, eine Annahme, die bei Reptilien allgemein gilt.

Bevor Chordaplatte und Entoderm behandelt werden, haben wir das Sicksal des Urmundes zu berücksichtigen. Die Angaben über Schlangen und Gecko unterscheiden zwei Phasen: die Phase des Urmundes, dessen spätere Stadien (Prostomstadium BALLOWITZ'), wo der Durchbruch der Urdarmtasche vollzogen ist, man als KUPFFERSCHER Gang bezeichnet (WILL 1893; BALLOWITZ, 1903); und die Phase des Canalis neurentericus, in der der Gang zeitweilig aufhört und der Canalis neurentericus aufs neue auftritt, wie WILL (1893) beim Gecko und BALLOWITZ (1901, 1901a, 1903) bei den beiden Schlangenarten kon-

statiert haben. Bei den Eidechsen und Schildkröten gibt man ausnahmslos an, daß der Durchgang des Urmundes in den späteren Stadien persistiert und ohne irgend ein Zwischenstadium direkt in den *Canalis neurentericus* übergeht, was aus den Arbeiten von KUPFFER und BENECKE (1878), STRAHL (1881), KUPFFER (1882), MITSUKURI (1891, 1893), WILL (1895) u. A. hervorgeht. Mein Ergebnis bestätigt somit völlig diese Angabe.

Über den Zusammenhang des Enterodermepithels mit der Chordaplatte stimmen die bisherigen Ergebnisse unter den untersuchten Reptilienarten miteinander überein. Beim Gecko (WILL, 1893) sowohl wie bei den Schlangen (BALLOWITZ, 1901, 1903; GERHARDT, 1902) und Schildkröten (MEHNERT, 1892; MITSUKURI, 1891, 1896) steht die Chordaplatte in engem Anschluß an das Enterodermepithel, das in schroffem Kontrast zu dem fest zusammengesetzten Zylinderepithel der Chordaplatte durch Dotterreichtum und losen Zusammenhang seiner platten Epithelzellen gekennzeichnet ist, wie es auch bei den Eidechsen der Fall ist. Abgesehen von SCHAUINSLAND (1903) hat jedoch kein Forscher bei irgend einer Reptilienart seine Aufmerksamkeit auf die Frage gerichtet, wie dieses Darmepithel sich am peripherischen Keimscheidenrande verhält, sondern man hat allgemein diese wichtige Aufgabe vernachlässigt und die Erläuterung auf die sich zentral abspielenden Vorgänge konzentriert. Wie in dem vorhergehenden Kapitel hinlänglich erörtert wurde, läßt das Epithel sich bei meinem Objekten, wenngleich oft verlockert, bis zum peripherischen Keimrande verfolgen (Figg. 5', 5'a, 8''c, 10''e, ent), wo es mit der als Randschwelle bezeichneten Zellennasse (rs) in Zusammenhang steht, die ich als identisches Gebilde mit dem als Keimwall bekannten Zellengewebe festgestellt habe. Sobald die Furchung vollendet ist, stellt dieser Keimrand in der Tat die peripherische Begrenzung des Keimes dar, weiter draußen ist weder das Entoderm noch die darüber liegende obere Keimschicht, kurz, kein Keimteil mehr vorhanden, vielmehr hört der Keim mit scharfer Begrenzung auf (Textfig. 1, Fig. 4''), um einfach auf dem Dotter zu ruhen, der außerhalb des Keimes sich befindet, sodaß der vom Dotter durchaus abgeschlossene Keimteil als dotterarme Blastula aufgefaßt werden kann. SCHAUINSLAND (1903) hat bei *Hatteria* mehrere Schnitte abgebildet und sich bemüht, dieses Verhältnis klarzulegen; er fand den Keimwall, der indessen gänzlich dem beim Vogel gleicht.

Was den hinteren Abschnitt des Enterodermepithels anlangt, der

vor dem Durchbruch der Urdarmtasche die hintere Fortsetzung des eben erwähnten, an die Chordaanlage sich anschließenden gleichnamigen Epithels darstellte und danach die ventrale Oberfläche des nach der Furchungshöhle vorragenden sog. Primitivknotens (MEHNERT, 1892) bekleidet, so stimmen die Angaben bei allen untersuchten Reptilien darin überein, daß er einen Teil des früher gebildeten, sog. cenogenetischen Entoderms vorstellt. In diesem Abschnitte steht das Epithel mit der als Randschwelle bezeichneten Zellengruppe in Zusammenhang (Figg. 4'', 11'). Nur bei den Schildkröten (MITSUKURI, 1896) fehlt das Epithel anfänglich, MITSUKURI sagt nämlich: „Here not only is there no differentiation of layers (Keimblätter), but a thick knob (Primitivknoten) consisting of a network of cells is produced by the accession of cells from the subjacent bed of yolk“ (S. 12). BALLOWITZ (1903) läßt hingegen diesen Teil des Epithels durch Abspaltung vom Primitivknoten entstehen.

Über die Anlage der Allantois, die auch dem epithelialen Enteroderm ihren Ursprung verdankt, geben nur HOFFMANN (1884) bei *Tropidonotus natrix* und MITSUKURI (1896) bei den Schildkröten richtiges an; ihre Angaben stimmen mit den meinigen bei *Lacerta vivipara* völlig überein. Die Resultate SCHAUINSLANDS (1899, 1903) bei Hatteria bestätigen diejenigen STRAHL'S (1881), weichen folglich von den meinigen ab.

Endlich kommen die Entodermzellen in Betracht, die von der Epithelbildung ausgeschlossen frei in der Furchungshöhle zerstreut sind. Über das Schicksal dieser Ento- oder Paradermzellen, wie sie häufig genannt werden, macht MEHNERT (1892) die Angabe, daß sie im Laufe der Entwicklung spurlos resorbiert werden; gleiches gilt für meine Objekte, wie ich oben erörtert habe.

Sämtliche Paradermzellen müssen folglich, wie ich mit WENCKEBACH (1891, S. 75) annehme, den Dotterzellen der Amphibien eingereiht werden; sie sind in scharfem Kontrast zu der animalen Beschaffenheit der Chordaplatte vegetativ. Daher fasse ich sämtliche Paradermzellen als Entoderm auf.

Nun ist klar, daß die Chordaplatte, die ich als animalen Schicht aufgefaßt habe, dem eben geschilderten Entoderm entgegensustellen ist. Seit langem pflegt man die durch die Gastrulation ins Innere gebrachte Zellschicht, die Urdarmwandung, als Entoderm zu bezeichnen. Man hat daher das palingenetische und cenogenetische Entoderm zu unterscheiden. Sowohl bei dem *Amphioxus*, bei dem dieser Gedanke

hervorgegangen ist, als auch bei den Holoblastiern im allgemeinen die Chordaplatte, wie überall bekannt ist, aus der durch die Umwachsung hervorgebrachten animalen Schicht (auch sieh HATTA, 1907, Fig. 24) gebildet ist, während die übrigen Teile der Urdarmwandung von den sogenannten Dotterzellen gebildet werden, mit denen das Entoderm bei meinen Objekten vergleichbar ist, wie ich mit WENCKEBACH (1891) mit Recht behauptet habe. Ist diese Auffassung nicht verfehlt, so gibt es keine Notwendigkeit, das palingenetische und cenogenetische Entoderm zu unterscheiden, weil in Wirklichkeit nur ein einziges Entoderm, das ich als Entoderm bezeichnet habe, vorhanden ist.

Über die Bildung des Mesoderms, die im Folgenden in Betracht kommt, gibt GERHARDT (1902) bei *Tropidonotus natrix* nur wenig an, indem er die ganze Urdarmtasche als Mesoderm betrachtet hat und als Mesodermsäckchen bezeichnet, dem außer der Chordaanlage das Mesoderm seinen Ursprung verdanke. Bei der Kreuzotter sagt BALLOWITZ (1903): „Dieselbe (die erste Anlage des Mesoderms) stellt sich im Prostomstadium des Blastoporus als einfacher Abspaltungsprozeß dar und beruht auf der Abspaltung des Entoderms von der unter b oben aufgeführten indifferenten Zellenmasse (Urmundplatte): was von letzteren übrig bleibt und zwischen dem differenzierten Ektoderm und Entoderm lagert, ist Mesoblast“ (S. 184). Also nimmt er hier einen Abspaltungsprozeß an, den SCHAUINSLAND (1903) auch bei *Hatteria* als das richtige betrachtet, wenschon ich meinerseits nicht beistimmen kann.

Beim Gecko entsteht nach WILL (1893) das Mesoderm auf zweierlei Art und verdankt zwei Quellen seinen Ursprung. Was den ersten Punkt betrifft, so bildet sich das peristomale Mesoderm (prostomiales Mesoderm WILLS) aus den von der Primitivplatte ausgehenden, dort gewucherten Zellen, daneben nehmen die bereits in loco vorhandenen und von unten her sekundär angelagerten Entodermzellen an seiner Bildung Anteil. Dieser wesentlich in einem Wucherungsprozeß bestehende Bildungsmodus geht nach vorn allmählich in den zweiten Modus über, der in Septenbildung besteht und durch die bekannte Serie der Schemata (Textfig. 2, A-E) illustriert wird. Es gibt also keine Grenze zwischen den zwei Modi, sie sind vielmehr auf einen zurückzuführen. Das gastrale Mesoderm bildet sich hauptsächlich durch den letzteren Modus, hierbei wird das Mesoderm wie an seinem prostomialen Teil durch Wucherung im Urdarmepithel sowohl wie durch Faltenbildung des sekundären Entodermepithels hervorgebracht. Nach dem Autor sind die zwei Teile des Mesoderms eigentlich ein einheitliches Gebilde,

und zwar ist das Anfangsstadium durch das prostomiale vertreten, das nach vorn in das gastrale übergeht, je weiter der Prozeß nach dieser Richtung fortschreitet.

Bei den Schildkröten besonders bei *Chelonia caouana* fand MITSUKURI (1891) in mancher Hinsichten ähnliches wie WILL beim Gecko. Vor allem hat er die wirkliche Faltung des Entodermblattes durch Abbildungen nachgewiesen und in seiner späteren Arbeit (1893) behauptet, daß kein Unterschied zwischen der Faltenbildung im Sinne HERTWIGS und der Septenbildung WILLS bestehe (S. 272). Ferner sprechen MITSUKURI und ISHIKAWA (1886) von „Large contributions of the cells from the germinal wall, and even from the outermost part of the darm-entoblast contiguous with the germinal wall“ (S. 233). Übrigens stimmt die Angabe der beiden Forscher mit derjenigen von WILL darin überein, daß das gastrale und peristomale Mesoderm sich nicht unterscheiden und daß die Bildung mit dem letzteren anfangs und in die erstere übergehe.

Sehr ähnlich mit der eben geschilderten Angabe ist das Ergebnis bei *Emys lutaria taurica*, das MEHNERT (1892) gelungen ist; er leitet indessen „das gastrale Mesoderm aus der oberen Urdarmwand und das peristomale in der nächsten Umgebung der Prostomalippen von der Primitivplatte resp. vom Primitivstreifen aus“ ab, und zwar entsteht es „durch direkte Elimination aus der oberen Keimschicht“ (S. 447); im Gegensatz zur Annahme WILLS und MITSUKURIS nehmen nach ihm sogar weder die Zellen der entodermalen Herkunft noch die paradermalen Elemente an der Mesodermbildung Anteil. Er glaubt, daß zwischen den beiden Mesodermteilen, dem gastralen und peristomalen, kein Unterschied bestehe; dabei nimmt er an, daß die Zellen des gastraln Mesoderms nicht nur die Bedeutung von Blastoporuszellen besitzen, da die sie liefernden Urdarmzellen „ursprünglich durch Wucherung des Blastoporusbezirkes entstanden sind“, sondern daß überhaupt die Zellen beider Mesodermteile „durch eine Elimination aus einem epithelialen Zellenverbände“ hervorgegangen sind.

Aus dem gesagten geht hervor, daß die Resultate über die Mesodermbildung bei Gecko und Schildkröten im wesentlichen mit dem Ergebnis meiner vorliegenden Arbeit übereinstimmen; bei den Schlangen hat man auf diese Frage wenig Aufmerksamkeit gerichtet, infolgedessen sie auch noch nicht klar gelegt, während bei dem neuseeländischen Saurier wegen der Schwierigkeit der Materialsammlung junge Stadien, bei denen man die Anfangsstadien der Mesodermbildung

beobachten kann, dem Forscher noch nicht zur Verfügung gestanden haben, sodaß die Bildung des Keimblattes noch durchaus nicht klar gelegt worden ist.

Was die einzelnen Abweichungen dieser Resultate von den meinigen anlangt, so ergibt es sich in zwei Punkten: 1) in der Beschaffenheit der anfangs von den Urmundlippen aus gewucherten, zwischen die obere Keimhaut und das Enterodermepithel sich hineinschiebenden Zellen, und 2) in der Entstehungsweise des Mesoderms überhaupt. Die genannten Zellen um die Urmundlippen, die sich auf den ersten Punkt beziehen, fassen die Forscher, wie erwähnt, ausnahmslos Mesodermzellen auf, die in Wirklichkeit noch indifferent und im Begriff sind, dem gastralen und später auch dem peristomalen Mesoderm Ursprung zu geben, wie in dem vorhergehenden Kapitel eingehend erläutert wurde. Was den zweiten Punkt betrifft, so habe ich hervorzuheben, daß man die Bildung der beiden Mesodermabteilungen zeitlich zusammenfallen läßt und zwei differente Bildungsmodi annimmt, während bei meinem Objekte der Primitivstreifen den einzigen Herd darstellt, woraus allein die Mesodermzellen geliefert werden; das gastrale Mesoderm kommt dadurch zuzusatz, daß durch Wachstum des Keimes die entstandenen Zellen in den vorderen Keimbezirk zu liegen kommen.

Daß vom Urmundbezirk aus Zellen wuchern, wie es der ersten Erwägung ausgeht, gilt höchstwahrscheinlich bei den Reptilien im allgemeinen, was ein Vergleich des Vorganges bei *Tropidonotus natrix* (GERHARDT, 1902) mit dem meinigen nachweist; in diesen Fällen sieht man den Mesodermstreifen, der sich von der Primitivplatte aus nach vorn hinzieht, sich mit dem gastralen Mesoderm vereinigen (vergl. Fig. 11 GERHARDTS mit Fig. 9'a bei meinem Objekte). Betreffs des zweiten Punktes nimmt man an, daß in meinem Falle die Gastrulation durch die Mesodermbildung dadurch verdeckt ist, daß der erstere Vorgang verzögert ist, und so die beiden Vorgänge, die sich in der Regel nacheinander abspielen, fast gleichzeitig stattfinden, während bei den anderen Reptilien, z. B. bei *Chelonia caouana*, die Mesodermbildung erst dann anfängt wenn die Gastrulation fast abgeschlossen oder mindestens weit fortgeschritten ist. Demgemäß muß der letztere Modus als primitiver angesehen werden.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen, so geht folgendes hervor: die Sichel, die in der Regel an der Grenze zwischen dem animalen und dem vegetativen Keimteil auftritt, kommt bei meinem Objekte

nicht in dem entsprechenden Randgebiete vor, sondern tritt innerhalb des Embryonalschildes und zwar in einiger Entfernung vom Keimrande zutage, der aber in Wirklichkeit dem hinteren Rande der Sichel entspricht. In dieser Hinsicht nähert sich *Lacerta vivipara* über *Hatteria punktata* dem Hühnerkeim.

Das ganze Gebilde, das als Primitivstreifen bezeichnet wird, bildet sich durchaus aus Zellen, die von der oberen Keimhaut aus gewuchert sind, abgesehen vom Enterodermepithel, das von Anfang an andere Stellen wie auch die Wucherungszone bekleidet. Wenn es ausgebildet ist, unterscheidet man im Primitivstreifen einen vorderen Anschnitt, die Stomaplatte, die sich eintülpt, und einen hinteren, den Entodermpropf, der nicht eingestülpt an der Keimoberfläche bleibt.

Die früh von der Dotterkugel abgeschlossene Blastula bei *Lacerta vivipara* steht in mancher Hinsicht im Gegensatz zu derjenigen bei anderen Reptilien; der kleine Entodermpropf und der dünne, eigenartige Keimwall, die Randschwelle, sind auch auf die Dotterarmut dieser eigentümlichen Blastula zurückzuführen. Ein ähnliches Beispiel von Randschwelle hat man noch nicht beobachtet. Dagegen findet man überall die sich einsenkende Stomaplatte entstandene Urmundeinstülpung, die anfänglich weit offen sich nach unten richtet, um alsdann schräg nach vorn und unten zu gehen.

Im Gegensatz zu den beobachteten Fällen bei anderen Reptilien geschieht der Durchbruch der Urmundtasche in die Subgerminalhöhle einfach durch Abtrennung an der Trennungslinie, die an der Grenze zwischen dem Zylinderepithel und der früheren Stomaplatte vorher entstand; daraus folgt, daß der Zusammenhang des Entoderm- oder Paradermepithels mit der von Anfang an über der Subgerminalhöhle liegenden Chordaplatte nicht sekundär, sondern primär ist.

Die Chordaplatte, die aus animalen Zellen entstanden ist, und die Entoderm- oder Paradermzellen, die die vegetativen Zellen darstellen, sind im Grunde verschieden, und man darf infolgedessen die von ihnen gebauten Gebilde nicht einfach als Entoderm zusammenfassen, sondern muß sie mit verschiedenen Namen bezeichnen; der Name Chordaplatte bezeichnet die von animalen Zellen gebaute Platte, während man die von vegetativen Zellen gebildeten Keimteile Entoderm und deren Elemente Entodermzellen nennt. Diese Tatsache gilt freilich bei den Reptilien im allgemeinen, soweit sie bisher beobachtet wurden.

Was das Mesoderm anlangt, so bildet es sich durch Zellenwucherung

überall, wo das epitheliale Enteroderm mit dem eingestülpten Zylinder-epithel sich verbindet, sei es an der Chordaplatte, sei es an der Stomaplatt, und zwar in der zeitlichen Reihenfolge, in der der Keim gebildet ist. Im vorderen Keimgebiet verspätet sich oft die Bildung, weil hier in der Regel die Gastrulation folgt, während im hinteren, besonders in der Umgebung des Urmundes, die beiden Prozesse zusammenfallen. Daß die Zellenwucherung ein verkürzter Modus ist, zeigt der Fall bei der Meereschildkröte (*Chelonia caouana*), bei der man wirklich die Faltung beobachtet.

Der weitaus größte, distale Teil des Mesodermflügels spaltet sich früh, wenn in der Medullarplatte noch kaum eine Vertiefung angedeutet ist, in die Somato- und Splanchnopleura. Dadurch unterscheidet sich der Somitenteil gleichzeitig von den so differenzierten Seitenplatten. Aber die begründeten Somiten sieht man erst dann, wenn die Kopffalte auffällig ausgeprägt ist. Die Abspaltung der Seitenplatte findet zuerst in dem vor dem Urmund liegenden Keimbezirk statt, wo das Mesoderm am ältesten ist. Die Ausbildung der Somiten fängt in dem vorderen Keimgebiet, d. i. dem ältesten Keimteil, an, der im Laufe der Entwicklung im diesem Bezirk zu liegen kommt.

Die Gefäß- und Blutzellen, die die allererste Differenzierung des Mesoderms darstellen, sind mesodermalen Ursprungs, insbesondere entstehen sie durch die Verdickung der splanchnischen Platte, wobei weder die Somatopleura noch der Keimwall daran Teil nimmt. Die Anlage der Vorniere und des Vornierenganges differenzieren sich von der distalen Hälfte des somitischen Teils.

Die Gefäß und Blutanlage leitet BALLOWITZ (1903) bei *Pelias berus* zum Teil aus dem Entoderm ab, dessen Zellen in das Mesoderm übertreten und mit den Mesodermzellen sich vermischen, sodaß der Unterschied der beiderartigen Zellen verschwindet (S. 192). Den Anteil der entodermalen Elemente in der Gefäß- und Blutanlage hat GERHARDT (1902) bei *Tropidonotus natrix* dahingestellt, daß die Annahme hierbei ausgeschlossen ist. SCHAUINSLAND (1899, 1903) gibt bei *Hatteria* die mesodermale Abstammung der Gefäß- und Blutzellen an, aber erwähnt nicht, ob sie aus der Somatopleura oder Splanchnopleura herkommen. Aus den Abbildungen (1903) kann man jedoch schließen, daß sie durch Verdickungen der letzteren entstehen, obgleich bei den Abbildungen die zwei Blätter noch nicht gespalten zu sein scheinen. Ist diese Vermutung nicht verfehlt, so stimmt das Ergebnis mit meinem überein.

Was die Anlage der Vorniere und des Vornierenganges

anlangt, so stimmen HOFFMANN (1889) bei *Tropidonotus natrix* und SCHAUINSLAND (1899, 1903) bei *Hatteria punctata* darin überein, daß sie an der distalen Partie des Somiten, wo er mit den Seitenplatten zusammenhängt, als segmentale Wülste zutage treten und sich allmählich absetzen. Das innere Lumen kommuniziert von Beginn an mit der Leibeshöhle. Somit ist diese Angabe mit meinem Resultat bei der Eidechse einstimmig. PERÉNYI (1888) nimmt irrtümlich an, daß der Vornierengang ektodermalen Ursprungs ist.

LITERATURVERZEICHNIS.

1. BAER, C. E. v. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schildkröten. Arch. Anat. Phys. 1834.
2. BALLOWITZ, E. Ein Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte der Schlangen. Die Schicksal des Urmundes bei der Kreuzotter und der Rigelnatter. Verh. d. Anat. Gesersch. 1901.
3. ———, Über Epithelabstossung am Urmund. Deutsch. med. Wochenschr. Bd. XXVII. 1901a.
4. ———, Gastrulation der Ringelnatter bis zum Auftreten der Körperform der Embryonalanlage. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.
5. ———, Urmundbilder im Proctostadium des Blastoporus bei der Rigelnatter. Arch. für Anat. Phys. Adat. Abt. 1902.
6. ———, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.) Teil I. Die Entwicklung vom Auftreten der ersten Furche bis zum Schluß des Amnions. Jena. 1903.
7. BALFOUR, F. M. On the early development of the Lacertilia, together with some observations on the nature and relations of the primitive streak. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XIX. 1879.
8. ———, A treatise on comparative Embryology. Vol. II. Sec. Edit. 1885 (1st Edit. 1881).
9. BORN, G. Erste Entwicklungsvorgänge. Ergeb. Anat. Entwickl. Bd. I u. II. 1892/1893.
10. BRACHET, A. Recherches sur l'embryologie des Reptiles. Arch. Biol. T. 29. 1914.
11. CLARK, H. J. Embryology of the turtle. Agassiz. Contrib. to the naturalhist. of the U. S. Vol. II. part 3. 1857.
12. CORNING, H. K. Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
13. ———, Über die erste Anlage der Allantois bei Reptilien. Morph. Jahrb. XXIII. 1895.
14. DAVENPORT, G. G. The primitive streak and notocord canal in Chelonia. Radcliffe College Monograph No. 3 Boston. 1896.
15. DAVIDOFF, M. v. Über präoralen Darm und die Entwicklung der Prämandibularhöhle bei den Reptilien (*Platydictylus* und *Lacerta*). Festschr. Kupffer. Jena. 1899.
16. DENDY, A. Summary of the principal results obtained in a study of the development of the Tuatara (*Sphenodon punctatus*). Proc. R. Soc. London. Vol. LXIII. 1898.
17. ———, Outlines of the development of the Tuatara (*S. punctatus*). Quart. Journ. Mikr. Sc. N.S. Vol. XLII. p. 1-87 1899.
18. EIMER, TH. Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Arch. mikr. Anat. Bd. VIII, p. 216-244. 1872.
19. EMMERT u. HOCHSTETTER. Untersuchung über die Entwicklung der Eidechsen in ihren Eiern. Reils Arch. f. Phys. Bd. X. Halle. 1811.
20. ERDÖS. Entwicklung der Allantoishöhle bei den Eidechsen. Sitzber. d. Akad. Budapest. Bd. 23 I. 1884.

21. GERHARDT, ULRICH. Die Keimblattbildung bei *Tropidonotus* (mit einem Vorwort von O. Hertwig). *Anat. Anz.* Bd. XX. 1901.
22. ———, Nachtrag zu der Abhandlung über die Keimblätterbildung bei *Tropidonotus natrix*. *Anat. Anz.* Bd. XX. 1902.
23. GIADOMINI, E. Über die Entwicklung von *Seps chalcides*. *Anat. Anz.* Bd. VI, S. 548–551. 1891.
24. GAWRILENKO, A. Beobachtungen über die Entwicklung der Chorda dorsalis bei *Lacerta agilis*. *Anat. Anz.* Bd. LX. 1925/1926.
25. GOETTE, A. Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere; 5. Heft, Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges (*Petromyzon fluviatilis*), Hamburg und Leipzig. 1890.
26. HATTA, S. On the Gastrulation in *Petromyzon*. *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo.* Vol. XXI Art. II. 1907.
27. ———, Zur Tiergeographie von Hokkaido. *Zool. Anz.* Bd. XLIII. 1913.
28. HERTWIG, R. Der Furchungsprozeß. Hertwigs Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere. Bd. I., I. Teil, I. Hälfte. 1906. S. 569–698.
26. HERTWIG, O. Die Lehre von den Keimblättern. *Ebenda* S. 699–966.
30. ———, Missbildungen und Mehrfachbildungen, die durch Störung der ersten Entwicklungsprozesse hervorgerufen werden. *Ebenda.* S. 967–997.
31. HOCHSTETTER, F. Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems. *Ergebn. Anat. u. Entw.-gesch.* Bd. I. 1894.
32. ———, Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Wirbeltiere. *Ergebn. Anat. u. Entw.-gesch.* Bd. 3. 1894.
33. HOFFMANN, C. K. Contribution à l'histoire du développement des Reptiles. *Arch. Neerland.* T. XVII. 1882.
34. ———, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd. 40. 1884.
35. ———, Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. *Morph. Jahrb.* Bd. XI. 1886.
36. ———, Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien. *H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.* Bd. VI. 1888.
37. ———, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd. 48. 1889.
38. HUBRECHT, A. A. W. Die Gastrulation der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* Bd. XXVI. 1905.
39. JANOSICK, J. Quelques remarques sur le développement de *Lacerta agilis*. *Bibliogr. Anat.* T. 6. Paris. 1898.
40. JUNGLOW, H. Über einige Entwicklungsvorgänge bei Reptilien. *Embryonen.* *Anat. Hefte,* Bd. 1. 1892.
41. KIONKA, H. Eine Furchung des Hühnereies. *Anat. Hefte.* Bd. 3. 1894.
42. KUPFFER und BENECKE. Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. *Königsberg.* 1878.
43. KUPFFER, C. v. Die Entstehung der Allantois und d. Gastrula der Wirbeltiere. *Zool. Anz.* Bd. II. 1879.
44. ———, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere

- und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1882, 1882a u. 1884.
45. KRAUTSTRUNK, T. Beiträge zur Entwicklung der Keimblätter von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte, Bd. 18. 1901.
 46. LEREBoulLET, A. Recherche d'embryologie compée sur le développement de la truite, du lezard et du limes. Ann. des Sc. nat. Ser. IV T. XIX Paris. 1863.
 47. LWOFF. Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Moskau. 1894.
 48. MEHNERT, E. Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica*. Morph. Arb. Bd. I. 1892.
 49. ———, Zur Frage nach dem Urdarmdurchbruche bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. XI. 1896.
 50. ———, Eine Erwiderung nach 2 Jahren. Ebenda. 1896a.
 51. MITSUKURI, K. and ISHIKAWA, C. On the formation of the germinal layer in Chelonia. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. I. 1886. Auch; Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXVII. 1886.
 52. MITSUKURI, K. On the foetal membrane of Chelonia. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. IV Part. I. 1890.
 53. ———, Further studies on the formation of the germinal layers in Chelonia. Ebenda. Vol. V. 1891.
 54. ———, On the paired origin of the mesoblast in Vertebrata. Anat. Anz. Bd. VI. 1891s.
 55. ———, Preliminary note on the process of gastrulation in Chelonia. Ebenda. Bd. VIII. 1893 S. 427.
 56. ———, On mesoblast formation in Gecko. Ebenda. Bd. 1893a.
 57. ———, On the Process of gastrulation in Chelonia (Contribution to the Embryology of Reptilia IV) Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo Vol. VI. 1893b.
 58. ———, On the fate of the blastopore, the relation of the primitive streak and the formation of the posterior end of the embryo in Chelonia, together with remarks on the nature of meroblastic ova in Vertebrates. Ebenda. Vol. X. 1896.
 59. ———, Experimental study of meroblastic vertebrate eggs. Anat. Anz. Bd. XI. 1896a.
 60. MORTENSEN, C. Die Begattung der *Lacerta vivipara* (u. *L. agilis*) Zool. Anz. Jahrg. X. 1887.
 61. OPPEL, A. Die Befruchtung des Reptilieneies. Anat. Anz. Bd. VI, S. 536-544. 1891.
 62. ———, Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. mlkr. Anat. Bd. XXXIX S. 215-290. 1892.
 63. ORR, H. Contribution to the embryology of the lizard. Journ. Morph. Bost. Vol. I. 1887.
 64. OSTROUMOFF, A. Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen. Zool. Anz. Jahrg. XI. 1888.
 65. ———, Über die Blastoporus und den Schwanzdarm bei Eidechsen und Schlangen. Zool. Anz. Jahrg. XII. 1889.

66. PARKER, W. H. Report on the development of the green turtle (*Chelone viridis*). Challenger Rep. Zool. Vol. I. 1880.
67. PERÉNYI, JOSEF V. Entwicklung des Amnions, WOLFF'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien. Zool. Anz. Jahrg. XI. 1888.
68. PETER, K. Bemerkungen zur Eidechsenentwicklung. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1903.
69. ———, Einige über die Gastrulation der Eidechse. 6. Mitteilung zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. Arch. mikr. Anat. Bd. 63. 1904.
70. ———, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Keibels Normentafeln zur Entw.-gesch. der Wirbeltiere, 4. Heft. 1904.
71. RABL, C. Über die Bildung des Mesoderms. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
72. ———, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.
73. RATHKE, H. Entwicklungsgeschichte der Natter (*Coluber natrix*). Königsberg. 1839.
74. ———, Über die Entwicklungsgeschichte der Schildkröten. Braunschweig. 1848.
75. ———, Untersuchungen über den Körperbau und die Entwickelung der Krokodile. Braunschweig. VI. 1866.
76. RAUBER, A. Die Lage der Keimpforte. Zool. Anz. Bd. III. 1879.
77. ———, Die Gastrula der Wirbeltiere und die Allantois. Zool. Anz. Bd. IV. 1879.
78. ———, Furchung und Achsenbildung bei Wirbeltieren. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.
79. RAVN, E. Bemerkungen über die mesodermfreie Zone in der Keimscheibe der Eidechsen. Anat. Anz. Bd. IV. 1889.
80. RÜCKERT, J. Über die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei *Torpedo*. Anat. Anz. 1887.
81. ———, Über die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1888.
82. SARASIN, C. F. Eireifung und Furchung des Reptilieneies. Arb. a. d. Zool.-Zootom. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1883.
83. SCHAUINSLAND, H. Zur Entwicklung der Hatteria. Sitz. Ber. Akad. wiss. Berlin. 1898.
84. ———, Beiträge zur Biologie und Entwicklung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden. Anat. Anz. Bd. XV. 1899
85. ———, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. II. III. Zoologica. Bd. 16, Heft 39. 1903.
86. SOBOTTA, J. Die Furchung des Wirbeltiereies. Erg. Anat. u. Entw.-gesch. Bd. VI. 1897.
87. STEJNEGER, L. Herpetology of Japan and adjacent Territory. U. S. N. Mus. Bull. 58. 1907.
88. STRAHL, H. Über den Canalis myelo-entericus der Eidechse. Marburg. Sitzber. 1880.
89. ———, Über die Entwicklung der Allantois der Eidechse. Ebenda. 1881a.
90. ———, Über die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1881b.

91. STRAHL, H. Über den Primitivstreif der Eidechse. Marburg. Sitz.-ber. 1881c.
92. ———, Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1882a.
93. ———, Über die Entwicklung von *Lacerta agilis*, *vivipara* und *viridis*. Marburg. Sitz.-ber. 1882b.
94. ———, Beiträge zur Entwicklung der Reptilien. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1883a.
95. ———, Über *Canalis neurentericus* und Allantois bei *Lacerta viridis*. Ebenda. 1883b.
96. ———, Über Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von *L. agilis* und *vivipara*. Zool. Anz. Bd. VI. 1883c.
97. ———, Über frühe Entwicklungsstadien von *Lacerta agilis*. Zool. Anz. 1883d.
98. ———, Über Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von *Lacerta agilis*. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1884a.
99. ———, Über Entwicklungsvorgänge am Kopf und Schwanz von Reptilien- und Säugetierembryonen. Zool. Anz. VII. 1884b.
100. ———, Über Wachstumsvorgänge an Embryonen von *Lacerta agilis*. Abh. d. Schenkenberg. naturf. Ges. 1884c.
101. ———, Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.
102. ———, Zur Geschichte der Reptilienentwicklung. Ergebniss. d. Anat. u. Entw.-gesch. Bd. 4. 1894.
103. STRAHL und KRAUTSTRUNK, T. Über frühe Entwicklungsstadien von *Lacerta vivipara*. Anat. Hefte XVIII. 1902.
104. THILENIUS, G. Vorläufige Bericht über die Eiablage und erste Entwicklung der *Hatteria punctata*. Sitz.-ber. Akad. wiss. Berlin. 1899. S. 247.
105. THOCAS, A. P. W. Preliminary note on the development of the Tuatara (*Hatteria*). Proc. R. Soc. London. Vol. XLVIII. 1891.
106. TODARO, F. Beobachtung und Betrachtungen über die Furchung des Eies und die Bildung der Keimblätter bei *Seps chalcides*. Moleschott's Untersuch. zur Naturlehre. Bd. XV. 1895 (auch Mitteil. XI. intern. med. Kongress Rom).
107. VAY, FR. Zur Segmentation von *Tropidonotus natrix*. Anat. Hefte, Bd. II. 1893.
108. VIRCHOW, H. Das Dotterorgan der Wirbelthiere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 53. Supl. 1892.
109. ———, Das Dotterorgane der Wirbelthiere. (Fortsetzung) Arch. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.
110. VOELTZKOW, M. Über Biologie und Embryonalentwicklung der Krokodile. Sitz.-ber. Akad. wiss. Berlin. 1893.
111. ———, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodylus madagascariensis*. Abh. Senkenb. naturf. Ges. Bd. XXVI. Frankfurt a. M. 1899.
112. ———, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. II. Bildung der Keimblätter von *Podocnemis madagascariensis* Grand. IV. Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der Gefäße bei *Crocodylus madagascariensis*. Ebenda, Bd. XXVI. 1901.

113. WELDON, W. F. R. Note on the early development of *Lacerta muralis*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIII. 1883.
 104. WENCKEBACH, K. F. Der Gastrulationsprozeß bei *Lacerta agilis*. Anat. Anz. • Bd. VI. 1891.
 115. WIJHE, J. v. Über der Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, Arch. mikr. Anat. Bd. 33. 1889.
 116. WILL, L. Bericht über Studien zur Entwicklungsgeschichte von *Platydictylus mauretanicus*. Sitz.-ber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. 1889.
 117. ———, Zur Entwicklungsgeschichte des Geckos. Biol. Zentralbl. Bd. X. 1890.
 118. ———, Zur Kenntnis der Schildkrötengastrula. Biol. Zentralbl. Bd. XII. 1892.
 119. ———, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydictylus facetanus*). Zool. Jahrb. Anat. Abt. VI. 1893.
 120. ———, Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (*Cistudo lutaria*). Ebenda.
 121. ———, Zur Frage nach der Entstehung des gastralen Mesoderms bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893a. S. 677–683.
 122. ———, Über die Gastrulation von *Cistudo* und *Chelonia*. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893b.
 123. ———, Ergebnisse einer Untersuchung des Gastrulationsprozesses der Eidechse. Sitz.-ber. d. Kgl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1895.
 124. ———, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. III. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse. Zool. Jahrb. Anat. Abt. IX. 1895.
 125. ———, Über die Verhältnisse des Urdarms und des *Canalis neurentericus* bei der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*). Sitz.-ber. d. Akad. Wiss. Berlin. 1898 und Biol. Zentralbl. Bd. XIX. 1899.
-

TAFELERKLÄRUNG

Verzeichnis der Abkürzungen

al	Allantois
af	Amnionfalte
bi	Blutinsel
bz	Blutzellen
ch	Chordaanlage
chp	Chordaplatte
cn	Canalis neurenterius
d	Dotter
dp	Dotterpfropf
ed	endotheliale Wandung
ek	Ektoderm
em	Enddarm
en	Entodarm
ent	Enteroderm
fh	Furchung- oder Keimshöhle
fz	freie Zellen
gh	Gefäßhof
ha	Hals der Allantois
hf	hinteres Feld
hl	hintere Lippe
kf	Kopffalte
ks	Kopffortsatz
kh	Keimhöhle
lh	Leibeshöhle
lp	laterale Lippe
m	Mesoderm
mf	Medullarfurche
mp	Medullarplatte
mr	Medullarrinne
mw	Medullarwulste
oh	Öbere Keimhaut
rs	Randschwelle
s	Embryonalschild
sm	Mesodermsomit
so	Somatopleura
sp	Splanchnopleura
st	Seitenplatte
ud	Urdarm
um	Urmund
vl	vordere Lippe
vn	Vornierenanlage
wz	gewucherte Zellen

Tafel I

- Figg. 1–20 stellen Oberflächenbilder der Keimscheibe dar, welche ungefärbt bei auffallendem Licht photographiert wurden und zwar sind Figg. 1–11 23fach, Figg. 12–19 25fach und Fig. 20 20fach vergrößert.
- Figg. 1–3. Der Reihe nach ältere Furchungsstadien. In Fig. 1 laufen die Furchen weit in den peripherischen Keimteil hinaus, der dadurch in die groben Segmente geteilt ist; in Fig. 2 sind die Furchen noch ziemlich weiter hinein und teilen die Segmente noch kleiner, während in Fig. 3 der Einschnitt sowohl wie die Teilung weiter fortgeschritten sind.
- Fig. 4. Peripherisch scharf markierte, ovale Keimscheibe, auf welcher die erste Spuren der Gastrulaeinstülpung (um) angedeutet ist.
- Fig. 5. Runde Keimscheibe mit der tief eingedruckten Sichelgrube (um).
- Fig. 6. Ältere Keimscheibe mit dem seitlich erweiterten, nach vorn gebogenen Urmundspalt (um).

Tafel II

- Fig. 7. Keimscheibe, älter als in Fig. 6, ist mit dem völlig entfalteteten sichelförmigen Urmundspalt (um) versehen.
- Fig. 8. Ältere Keimscheibe mit dem in Reduzierung begriffenen, geradlinigen Urmundspalt (um). Der vor dem Urmund liegende Keimhof stellt den Embryonalschild (s) mit ovalem Umriß dar.
- Fig. 9. Keimscheibe mit dem reduzierten, nach hinten gebogenen Urmund (um), bei welchem der Embryonalschild (s) ausgedehnt ist.
- Fig. 10. Keimscheibe mit dem stark reduzierten, mit der prominenten Hinterlippe (hl) versehenen Urmund; dabei senkt sich die Achsenzzone des Embryonalschildes zur Medullarfurche (mp) schwach ein.
- Fig. 11. Keimscheibe mit dem noch weiter reduzierten Urmund.
- Fig. 12. Keimscheibe mit der deutlich ausgeprägten Medullarfurche (mf) und dem so stark nach hinten gekrümmten Urmund (um), die prominente Hinterlippe (hl) zu umfassen.

Tafel III

- Fig. 13. Keimscheibe mit der tief sich einsenkenden Medullarfurche (mf) und der neu aufgetretenen, scharf sich vertiefenden, sichelförmigen Kopffalte (kf); der Urmund (um) ist immer noch von der Medullarfurche abgesetzt.
- Fig. 14. Keimscheibe mit der tief eingreifenden, nach hinten scharf eingeschnittenen Kopffalte (kf) und der stark vertieften Medullarfurche (mr), welche mit dem Urmund in Kommunikation gebracht ist; die hintere Urmundlippe (hl) tritt auffällig hervor.
- Fig. 16. Keimscheibe, bei welcher die durch die ganze Länge hindurch vertiefte Medullarinne (mr) hinten mit der äußeren Urmundöffnung (um) und vorn mit der Kopffalte (kf) in breiter Kommunikation steht.
- Fig. 17. Keimscheibe, bei welcher der Verschuß der Medullarinne anfängt und die hinteren Schenkel der Kopffalte nähern sich aneinander. Der Gefäßhof (gh) tritt zutage.
- Fig. 18. Embryo mit dem vorderen, durch das Amnion gedeckten Drittel. Anf dem

scharf abgesetzten Embryonalkörper sind 2 Paare der Mesodermsomite äußerlich sichtbar. Der Gefäßhof (gh) setzt sich von seiner Umgebung ab.

- Fig. 19.** Embryo dessen vorderes Viertel mit dem Amnion gedeckt ist; im nächsten Viertel ist die Medullarrinne verschlossen, während im übrigen Teil die beiderseitigen Medullarwülste aneinander angeschlossen sind, besonders am hinteren Ende die Rinne in Spalt (cn) auslaufen lassen. Äußerlich sind 3 Paare der Mesodermsomiten erkennbar. Der Gefäßhof (gh) tritt sehr deutlich auf.
- Fig. 20.** Weitaus älterer Embryo mit geknickten Kopf; nur ein Teil (s) von hinteren Körper bleibt durch die Amnionhülle ungekleidet; dorsal sind mehrere Paare der Mesodermsomiten äußerlich sichtbar.

Tafel IV

Alle Figuren der Schnitte sind 80-fach vergrößert, abgesehen von *Figg. 4'a, 4''a, 16'd, 18''c*, die 360-fach vergrößert sind.

- Figg. 1', 1'a.** Schnitte durch die in *Fig. 1.* abgebildete Keimscheibe; *1'*, durch die Medialzone; die Unterfläche des Keimes ist an ihrem medialen Teil ziemlich scharf contuiert, während er am Rande mit der Dotteroberfläche (d) zusammenhängt; *1'a*, durch den Randbezirk; dabei sieht man die Dottermasse (d), die sich in grobe Zellen zerlegt.
- Fig. 2'.** Medianer Durchschnitt durch die in *Fig. 2* wiedergegebene Keimscheibe; das Verhältnis des Keimes mit der Dottermasse ist wie die in *Figg. 1'* und *1'a* abgebildeten, abgesehen davon, daß die Furchung sich mehr nach Peripherie ausdehnt.
- Fig. 3'.** Schnitt durch die Achsenzone der in *Fig. 3* abgebildete Keimscheibe; Zellen werden am peripherischen Teil aus der Dottermasse (links, d) noch geliefert; Furchungshöhle (fh) wird mit freien Zellen (en) ausgefüllt, die sich gegen die Dotteroberfläche scharf abgrenzen.
- Fig. 4'.** Sagittalschnitt durch den annähernd Mittelpunkt der Urmundeinsenkung der in *Fig. 4* abgebildeten Keimscheibe; das Blastoderm begrenzt sich scharf gegen die Dotteroberfläche (d); obere Keimhaut (oh) und Entodermzellen (en) differenzieren sich voneinander; der Urmund (um) ist deutlich.
- Fig. 4'a.** Ein Teil des in *Fig. 4'* wiedergegebenen Schnittes stark vergrößert; aus dem Boden der Einsenkung wuchern einige Zellen (wz).
- Fig. 4''.** Sagittalschnitt durch die Achsenzone einer Keimscheibe, die etwas jünger als die vorangehende ist; man sieht nur eine Andeutung (um) von oberflächiger Einsenkung.
- Fig. 4''a.** Ein Teil des in *Fig. 4''* abgebildeten Schnittes stark vergrößert; Zellenwucherung (wz) geht lebhaft vor sich.

Tafel V

- Figg. 5', 5'a.** Sagittalschnitte durch den in *Fig. 5* abgebildeten Keim; *Fig. 5'*, durch die Achsenzone; die vordere Urmundlippe (vl) steht steil hervor, während die hintere (hl) allmählich abgeflacht ist; das Entoderm (ent) ist zum Teil epithelial geworden. *Fig. 5'a*, durch den lateralen Schenkel des Urmundes; die Zellenwucherung (wz) ist angeschnitten.

Figg. 5''-5''c. Querschnittenserie durch den Urmundbezirk der etwas älteren Keimscheibe als die in Fig. 5 abgebildete; 5'', durch den sog. Kopffortsatz (ks); 5''a, durch die vordere Lippe (vl); gewucherte Zellengruppe (wz) stellt eine linsenförmigen Gestalt dar; 5''b, durch die hinteren Lippe (hl); 5''c, durch das hintere Feld (hf).

Tafel VI

Figg. 7', 7'a. Sagittalschnitte durch die in Fig. 7 abgebildete Keimscheibe; 7', durch die Achsenzone, wo der Urmundspalt sich etwas tiefer als bei der vorigen senkt; die Zellenwucherung geht lebhaft vor sich; 7'a, durch die laterale Schenkel des Urmundpaltes, wobei die Zellenwucherung wenig sattfindet.

Figg. 8', 8'a. Sagittalschnitte durch den in Fig. 8. wiedergegebenen Keim; 8', durch das lateralen Ende des Urmundes, wo Zellenlieferung nicht stattfindet; 8'a, durch die Achsenzone; Urdarmtasche (ud) verlängert sich weiter und dringt zu gleicher Zeit nach vorn ein; Zylinderepithel der Urdarmtasche geht in die hinteren mehrschichtigen Schicht über.

Figg. 8''-8''d. Querschnittenserie durch eine etwas ältere Keimscheibe als die in Fig. 8 abgebildete; 8'', durch den mittleren Teil des Keimes; an ihm findet die Differenzierung des Enteroderms noch nicht statt; 8''a, durch die Spitze des sog. Kopffortsatzes (ks) der Chordapalatte; 8''b, durch das hintere Feld (hf in Fig. 8'a); 8''c, durch die vordere Lippe des Urmundes; 8''d trifft die hintere Lippe des Urmundes.

Tafel VII

Figg. 9'-9'c. Sagittalschnittenserie durch die in Fig. 9 abgebildete Keimscheibe; 9', 9'a und 9'b, durch die lateralen Partie des Urmundes; 9'c, durch die Achsenzone der Keimscheibe; Durchbruch der Urdarmtasche in die Keimhöhle ist schon stattgefunden an der Stelle in Figg. 8'a, 8''b; Mesodermzellen (m) werden nach hinten wie nach Seiten vom Urmund (9', 9'a, 9'b, m) geliefert; Urmund erstreckt sich seitlich (9'b).

Figg. 10', 10'a. Sagittalschnitte durch den in Fig. 10 wiedergegebenen Keim; 10', durch die laterale Partie des Embryonalschildes; 10'a, durch die Achsenzone des Keimes; Mesodermzellen (m) werden noch lebhafter geliefert.

Tafel VIII

Figg. 10''-10''g. Querschnittenserie durch die Keimscheibe in ähnlichem Stadium wie die in Fig. 10 abgebildete; 10'', durch den vordersten Teil; der Reihe nach von vorn nach hinten 10''a, 10''b, 10''c und 10''d, durch die Medullarplatte. Gastralmesoderm (m) entwickelt sich sehr affallend; 10''e, durch die vordere Lippe des Urmundes; 10''f, 10''g, durch die Hinterlippe.

Tafel IX

Figg. 11'-11'b. Sagittalschnitte durch die in Fig. 11 abgebildete Keimscheibe; 11',

durch die Achsenzone; 11/a, durch den lateralen Schenkel des Urmundes, Mesodermzellen (m) wuchern sehr lebhaft; 11/b, durch die laterale Lippe des Urmundes.

Figg. 11''-11''e. Querschnittenserie durch den Keim in annähernd gleichem Stadium mit dem in Fig. 11 dargestellten; Mesodermzellen (m) erstrecken sich nach Seiten sehr lebhaft; Randschwelle (rs) ist auf dem Weg der Degeneration.

Tafel X

Figg. 12'-12'e. Querschnittenserie durch den in Fig. 12 wiedergegebenen Keim; 12', durch den vorderen Teil der Medullarplatte, wo die Medullarfurche nicht vorkommt; 12/a, durch den mittleren Teil der Medullarfurche, wo die Mesodermzellen (m) breiten sich weit nach Seiten aus; 12/b, durch die Partie vor der Urmundöffnung; 12/c, weiter vorn; 12/d, durch den Urmund; offenbar ist die Öffnung des Canalis neurentericus (cn); 12/e, durch noch hinterere Partie; peristomales Mesoderm (m) ist wuchernd lebhaft.

Fig. 12''. Sagittalschnitt durch die Achsenzone eines Keimes, der in annähernd gleichem Stadium mit in Fig. 12 abgebildetem Keim ist; Chordaplatte (chp) tritt sehr deutlich hervor.

Tafel XI

Figg. 13'-13'g. Querschnittenserie durch die in Fig. 13 abgebildete Keimscheibe; Kopffalte (kf), Medullarplatte (mp), Medullarfurche (mf), Mesoderm (m) und Enteroderm (ent) entwickeln sich weiter.

Figg. 15'-15'd. Querschnittenserie durch den in Fig. 15 abgebildeten Keim; 15', durch die Spitze der Medullarplatte; 15/b, durch das hintere Ende der Kopffalte; 15/c, durch das 2. Mesodermsomit; Somit (sm. 2) und Seitenplatte (st) differenzieren sich voneinander; 15/d, durch die hintere Partie des Urmundes.

Figg. 15'', 15''a. Sagittalschnitte durch den Keim, der dem Anschein nach dem in Fig. 15 wiedergegebenen gleich ist; 15'', durch die Achsenzone des Keimes, der Schnitt ging nicht richtig sagittal; 15''a, durch lateralen Teil; 2. Mesodermsomit (sm. 2) ist abgesondert, während 1. und 3. (sm. 3) auf dem Weg der Bildung sind; Peristomal- (pm) und Gastralmesoderm (m) verbindet sich seitlich.

Tafel XII

Figg. 16'-16'c. Serie von Querschnitten durch den in Fig. 16 wiedergegebenen Keim; 16', beiderseits durch 2. Mesodermsomit (sm. 2) mit 2. Vornierenanlage (vn. 2); 16/a, links durch die Mitte des 3. Somiten, rechts durch seine hintere Partie; 16/b, durch hinteres Drittel des Keimes; 16/c, durch vordere Partie des Canalis neurentericus; 16/d, der linke Teil des in Fig. 16/b abgebildeten Schnittes, stark vergrößert; innerhalb des Mesoderms entwickeln sich die Leibeshöhle und Blutinseln sehr deutlich.

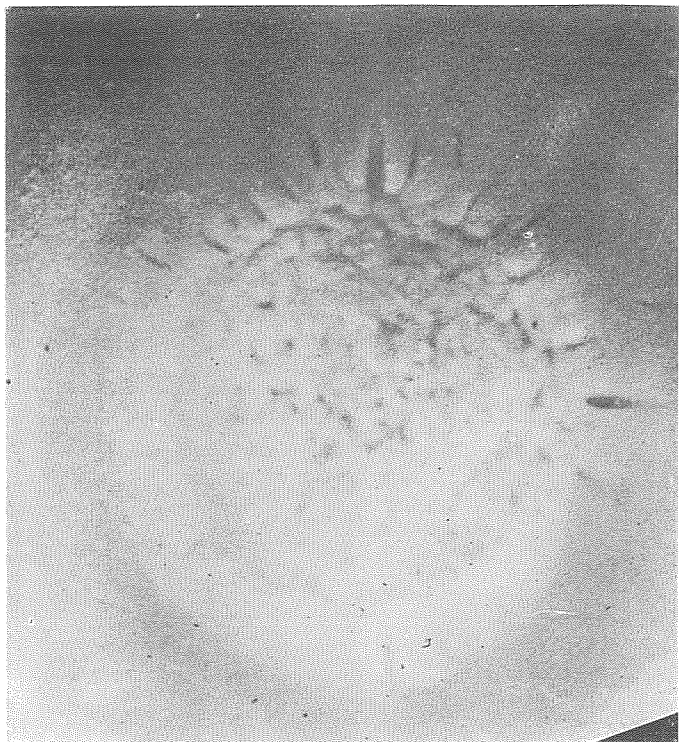
Tafel XIII

- Figg. 17'-17'g.** Querschnittenserie durch die in Fig. 17 abgebildete Keimscheibe; 17', durch den Kopfteil; 17'a, durch das hintere Ende der Kopfalte; 17'b, durch die mittlere Partie des Keimes, 2. Mesodermsomit (sm. 2) ist durchgeschnitten; 17'c, durch hinteres Drittel; 17'e, durch den vorderen Teil des Canalis neurentericus; 17'f, durch die Mitte des Kanals; 17'g, durch die hintere Partie des Canalis neurentericus; Medullarwülste treten hervor, Blutinseln vermehren sich noch weiter, Enteroderm (ent) verdickt sich an zentralem Teil.
- Figg. 18'-18'g.** Querschnitte durch den in Fig. 18 wiedergegebenen Keim; 18', durch den Kopf, der durch Amnion umhüllt wird; 18'a, durch hinteres Ende der vorderen Amnionfalte; 18'b, beiderseits durch 1. Somit; 18'c, links durch 3. (sm. 3), rechts 4. Mesodermsomit; 18'd, durch hinteres Drittel des Keimes; 18'e, 18'f, durch die Partie vor der Öffnung des Canalis neurentericus; 18'g, durch die Öffnung des Kanals; 18'c, rechter Teil des in Fig. 18'c abgebildeten Schnittes stark vergrößert; Blutinseln (bi) entwickeln sich stark und beschränken sich uoch auf zentrale Partie des Keimes.

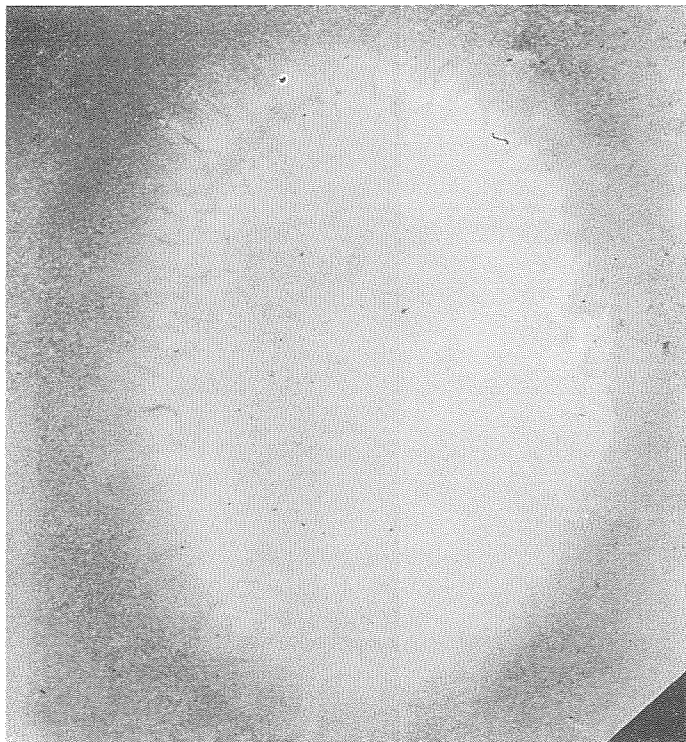
Tafel XIV

- Figg. 19'-19'e.** Querschnittenserie durch die in Fig. 19 abgebildete Keimscheibe; 19', 19'a, durch den vorderen Teil, mit dem Amnionhülle; 19'b, links durch 4. Mesodermsomit (sm. 4), rechts durch 3. Mesodermsomit (sm. 3); 19'c, durch die vordere Partie des Canalis neurentericus (cn); 19'd, durch die äußere Öffnung des Kanals; 19'e, durch die hintere Partie desselben; Blutinselbildung erstreckt sich nach vorn wie nach hinten (19'-19'e, bi); Leibeshöhle ist enorm groß geworden.
- Figg. 20'-20'd.** Querschnittenserie durch die hintere Partie des in Fig. 20 abgebildeten Embryo; 20', durch Enddarm (em) und Canalis neurentericus (cn); 20'a, durch Schwanzknopse und Enddarmspitze; 20'b, durch den Hals der Allantoisanlage (ha); 20'c, 20'd, durch die Allantoisanlage (al).
- Figg. 21-21b.** Querschnittenserie durch die hintere Partie eines Embryo mit 8 abgesonderten Mesodermsomiten; 21, durch den Enddarm; 21a, durch den Enddarm; 21a, durch Canalis neurentericus, Enddarm und Allantoisanlage; 21b, durch die Schwanzknopse und die Allantoisanlage.
-

1



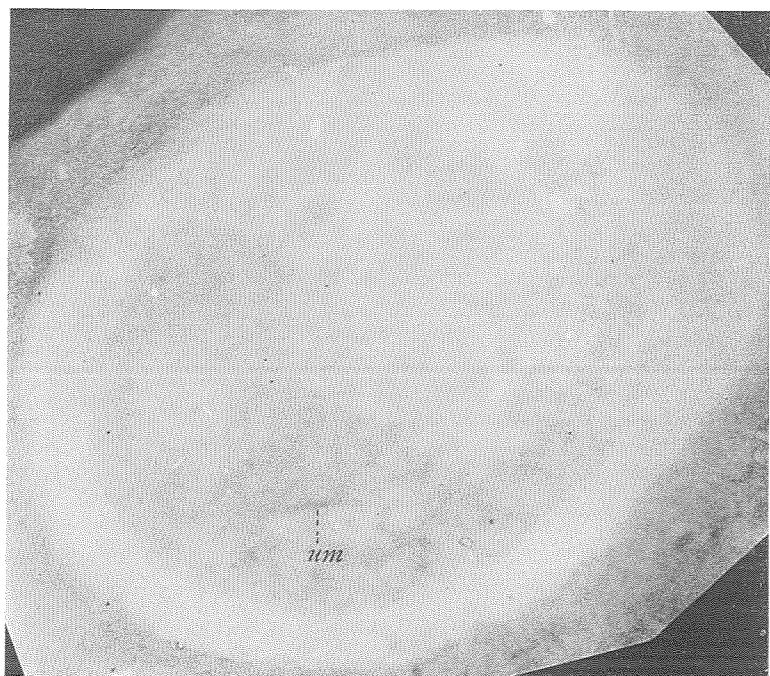
2



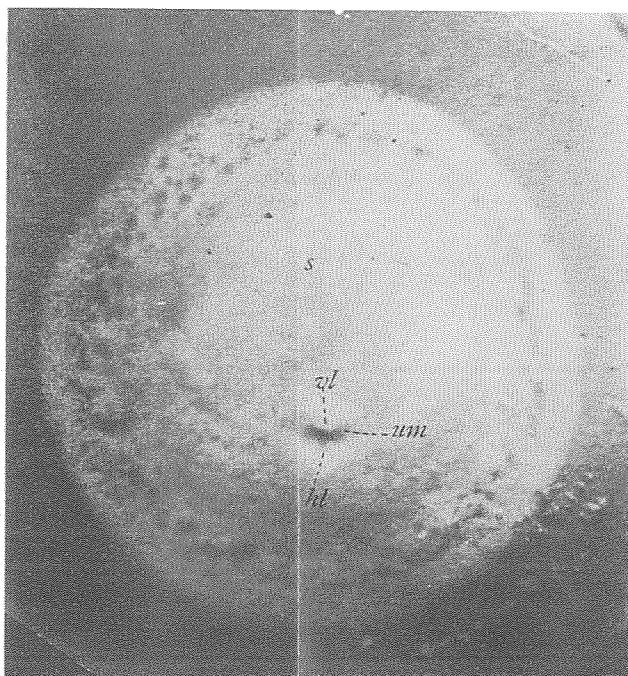
3



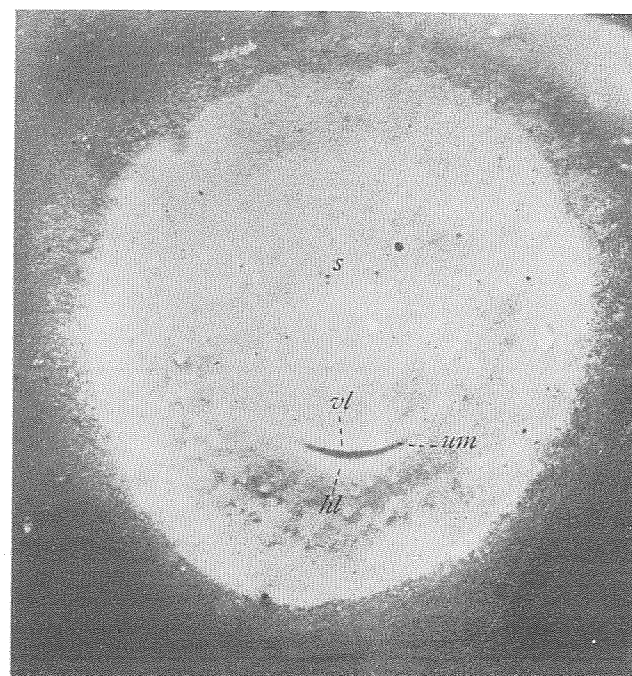
4



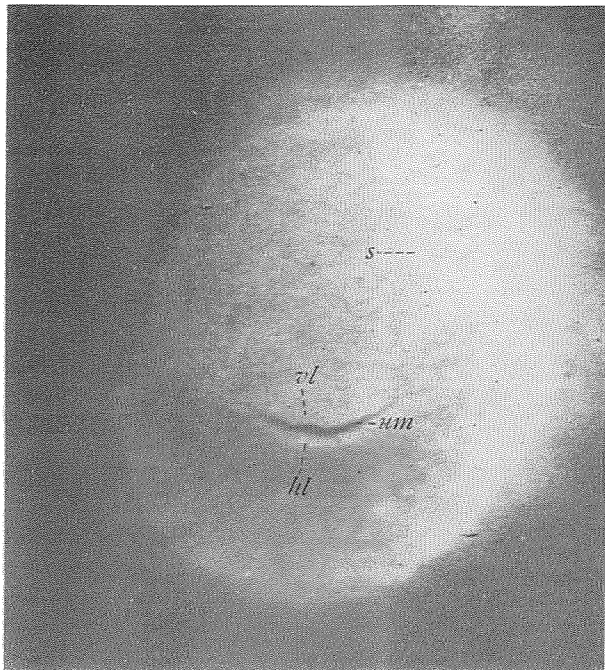
5



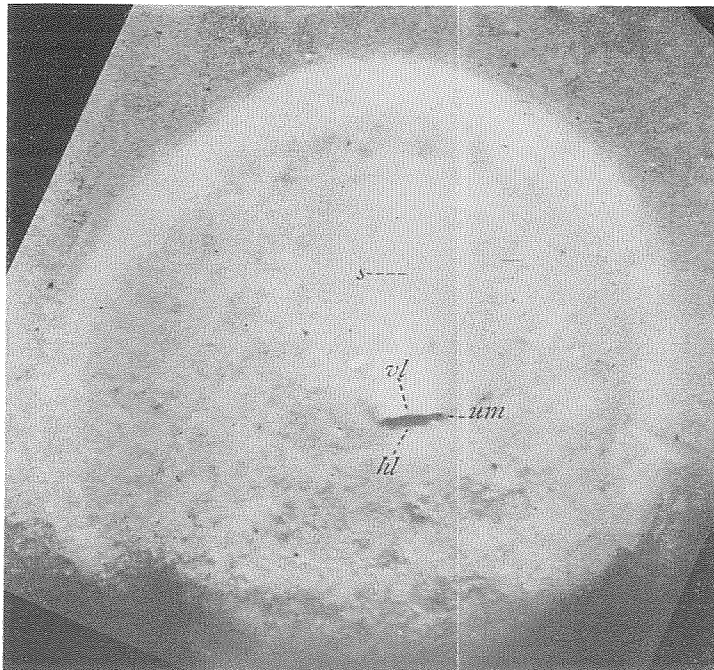
6



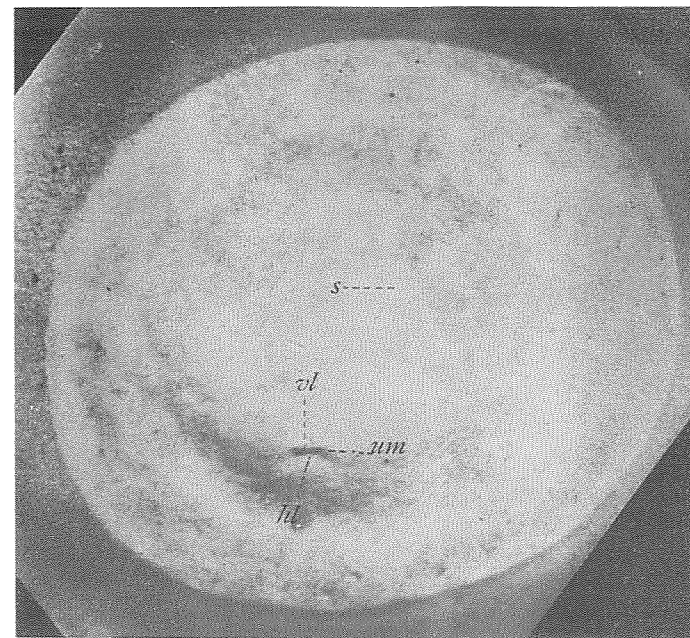
7



8



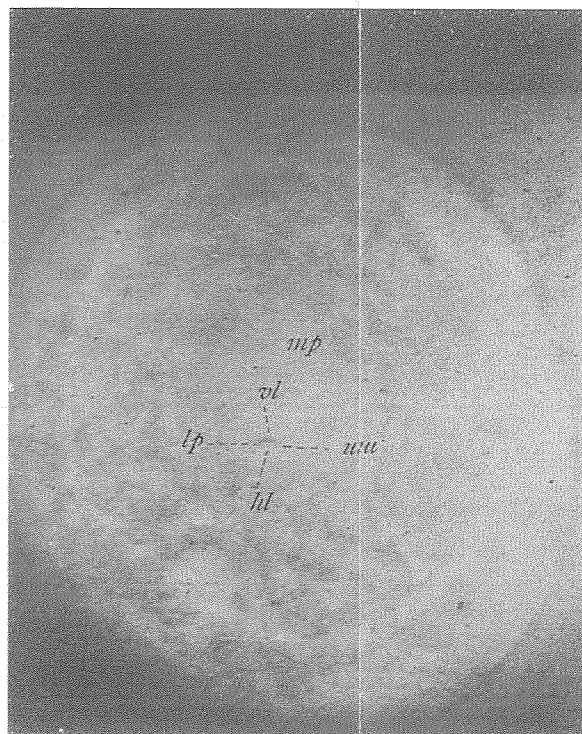
9



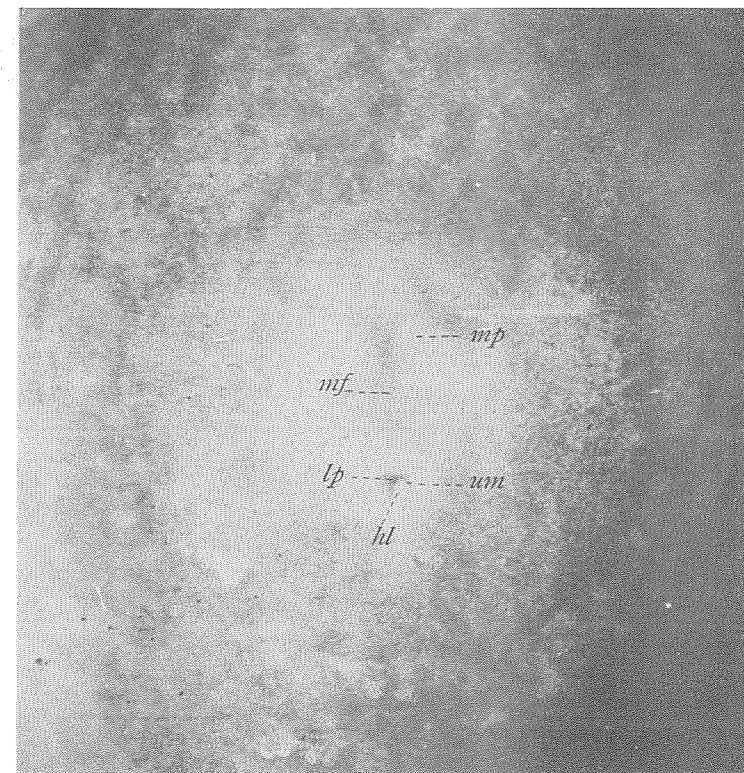
10



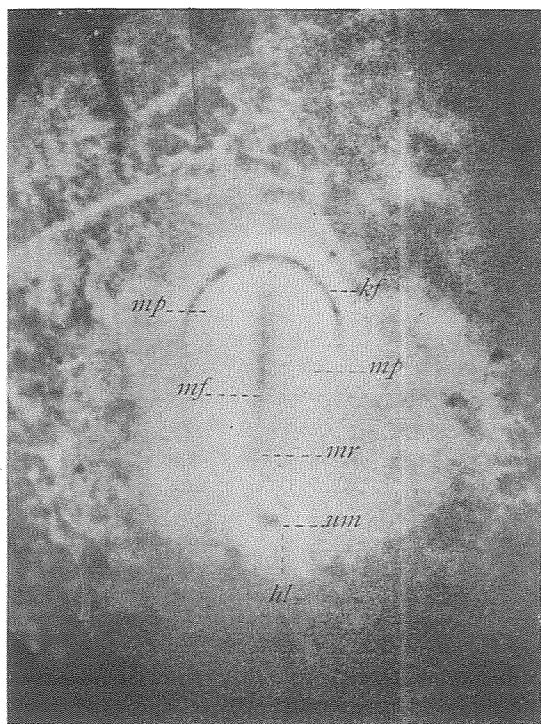
11



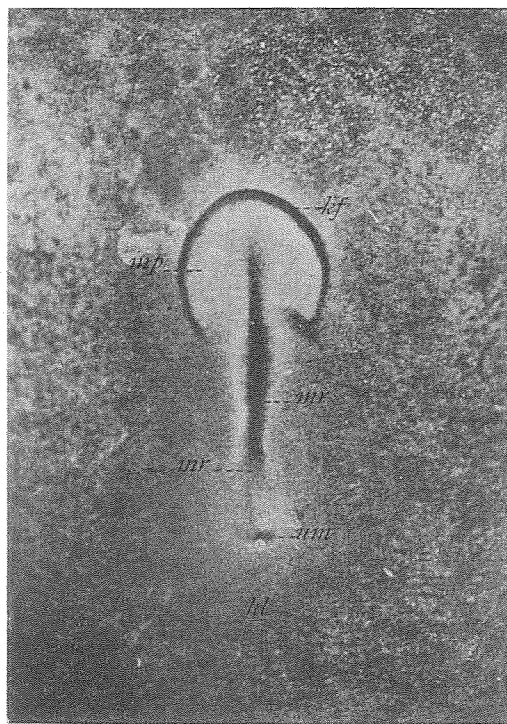
12



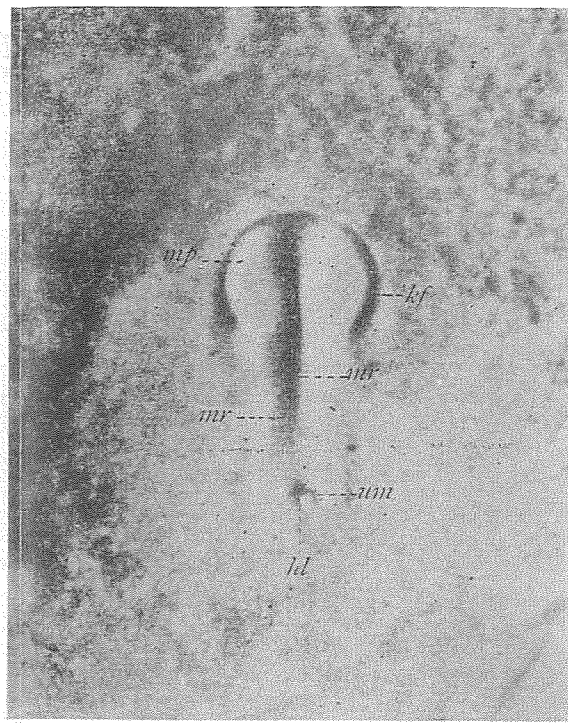
13



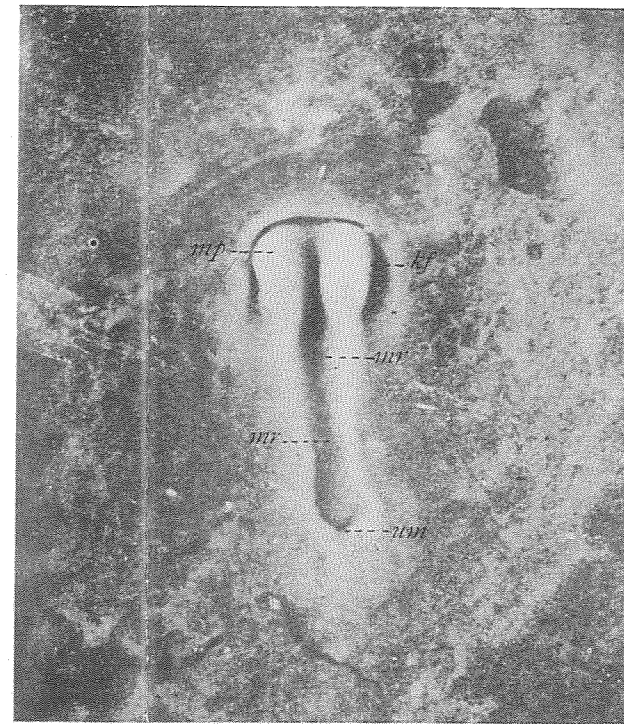
14



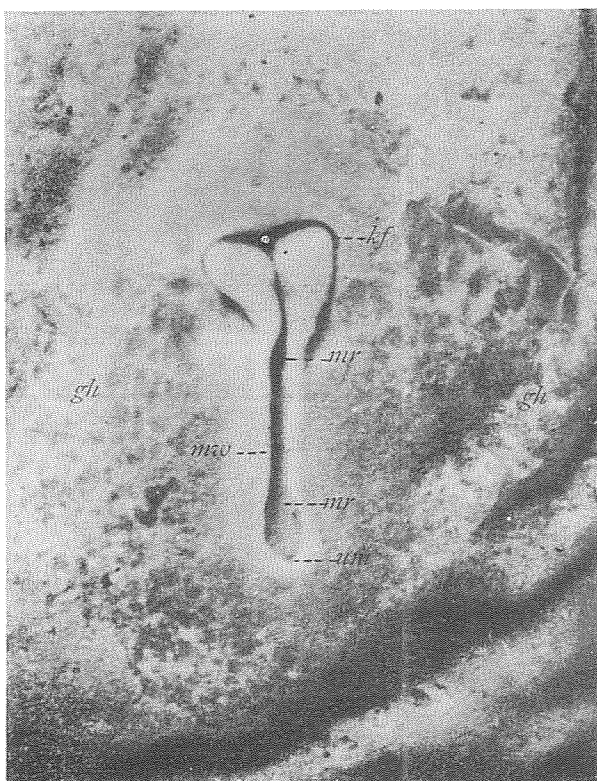
15



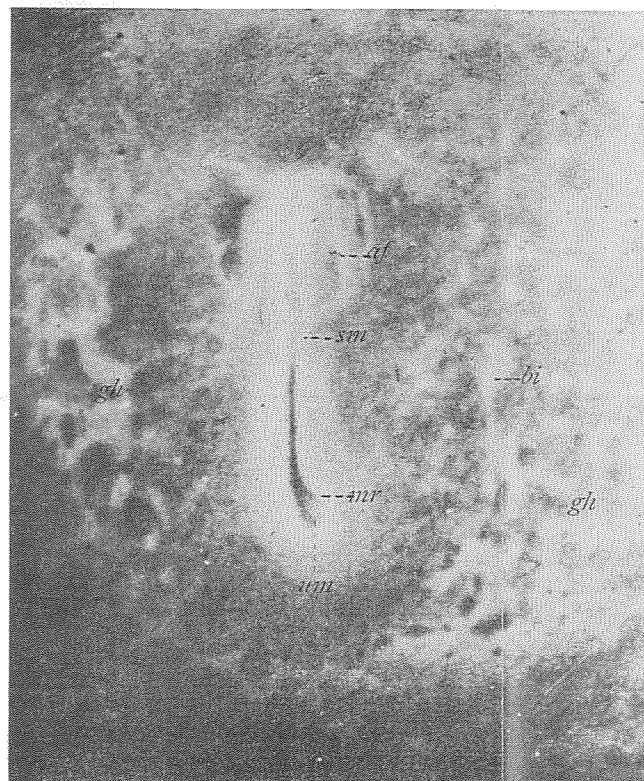
16



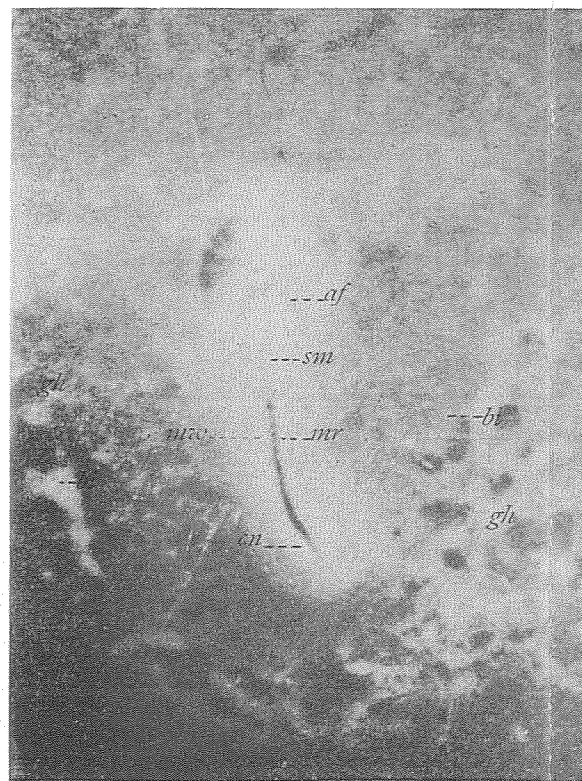
17



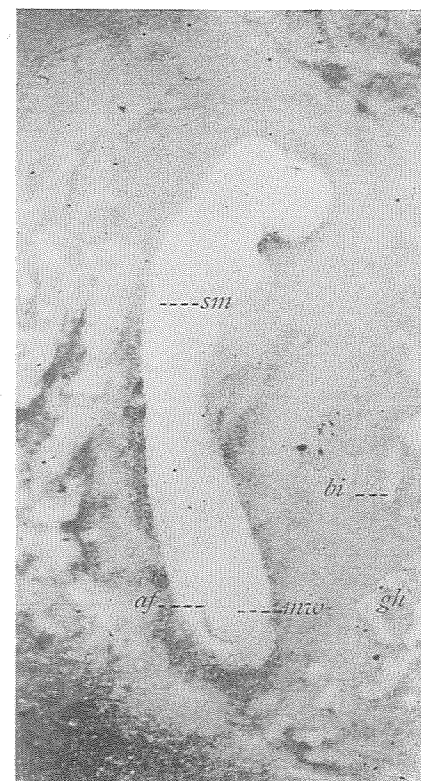
18

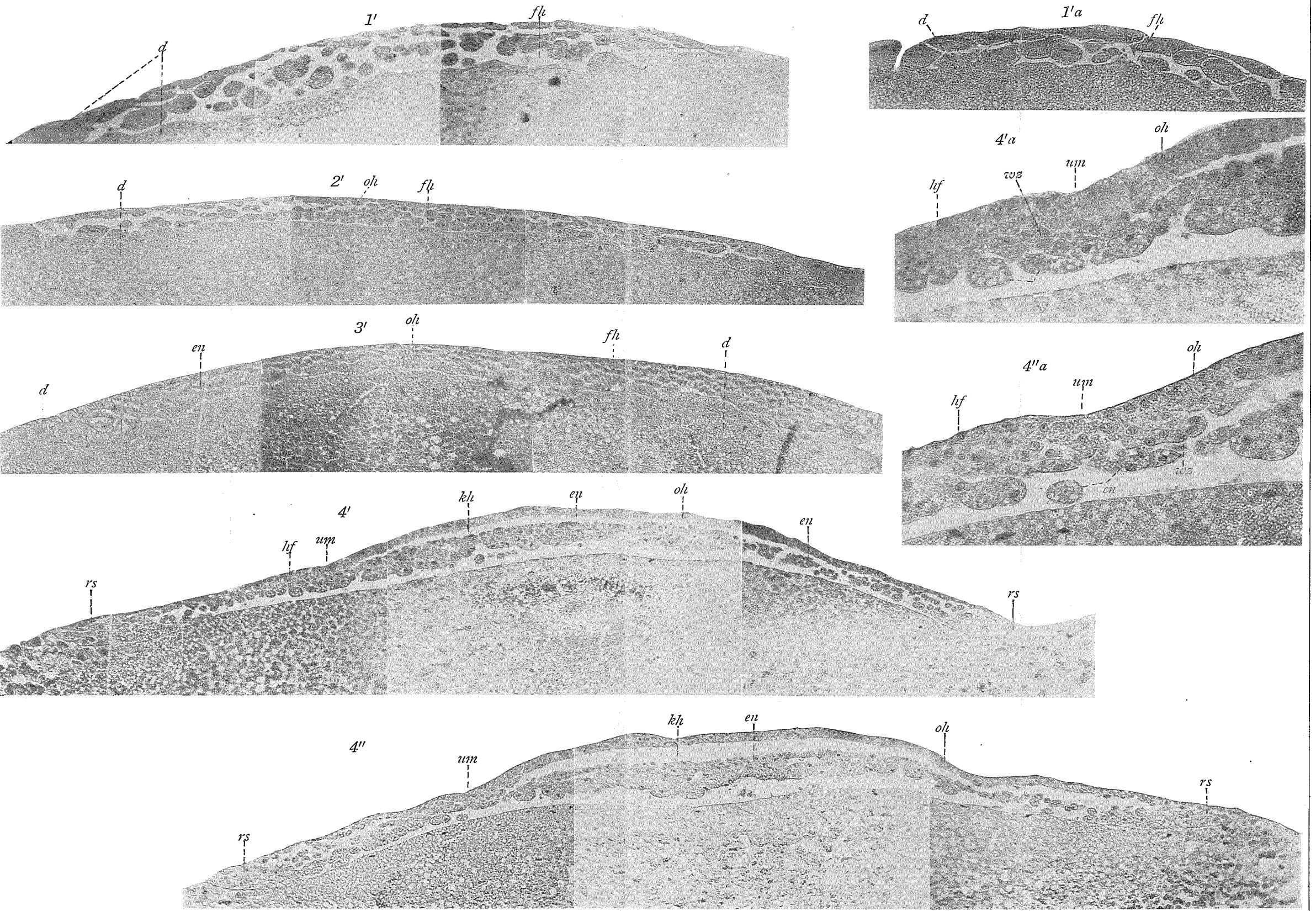


19

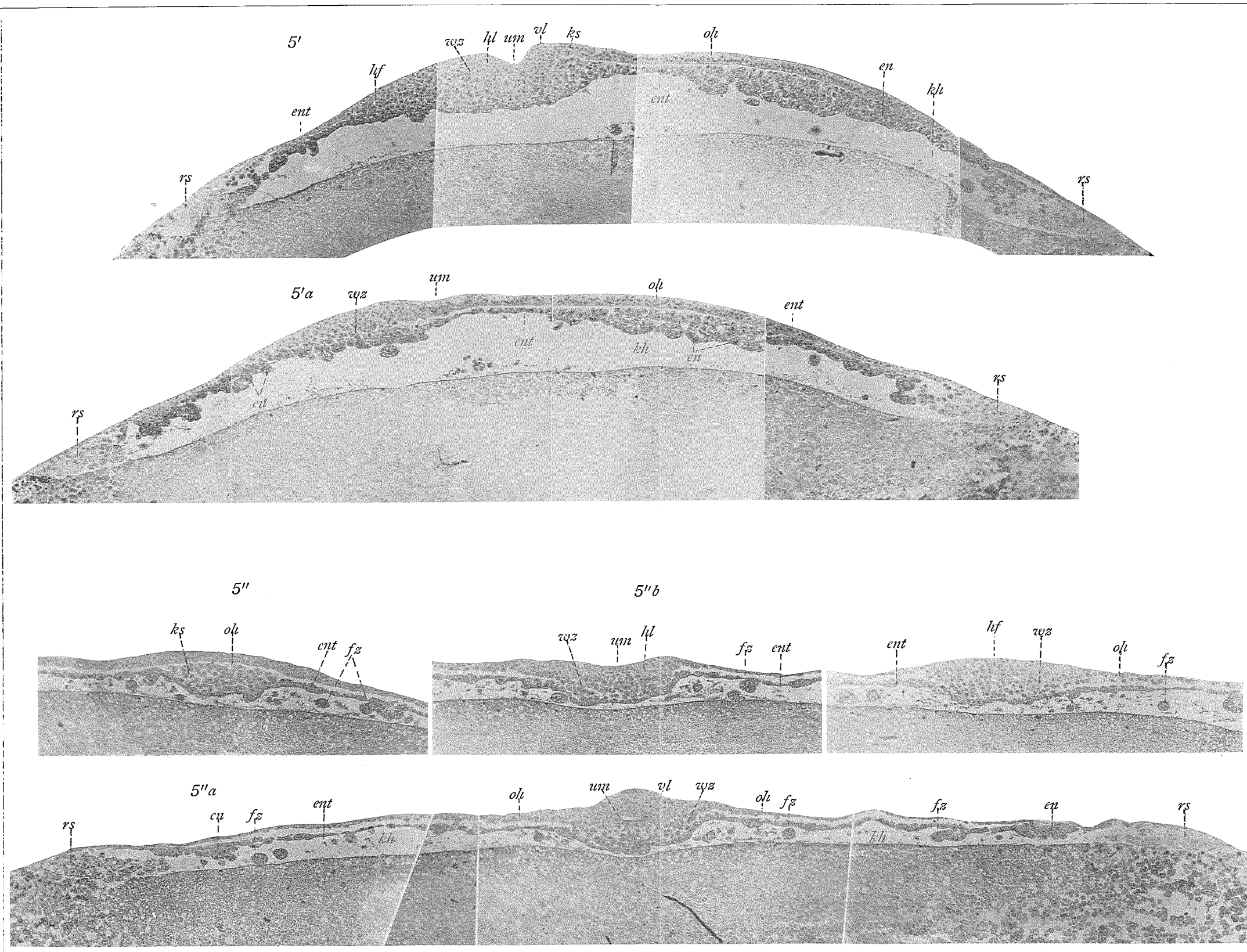


20

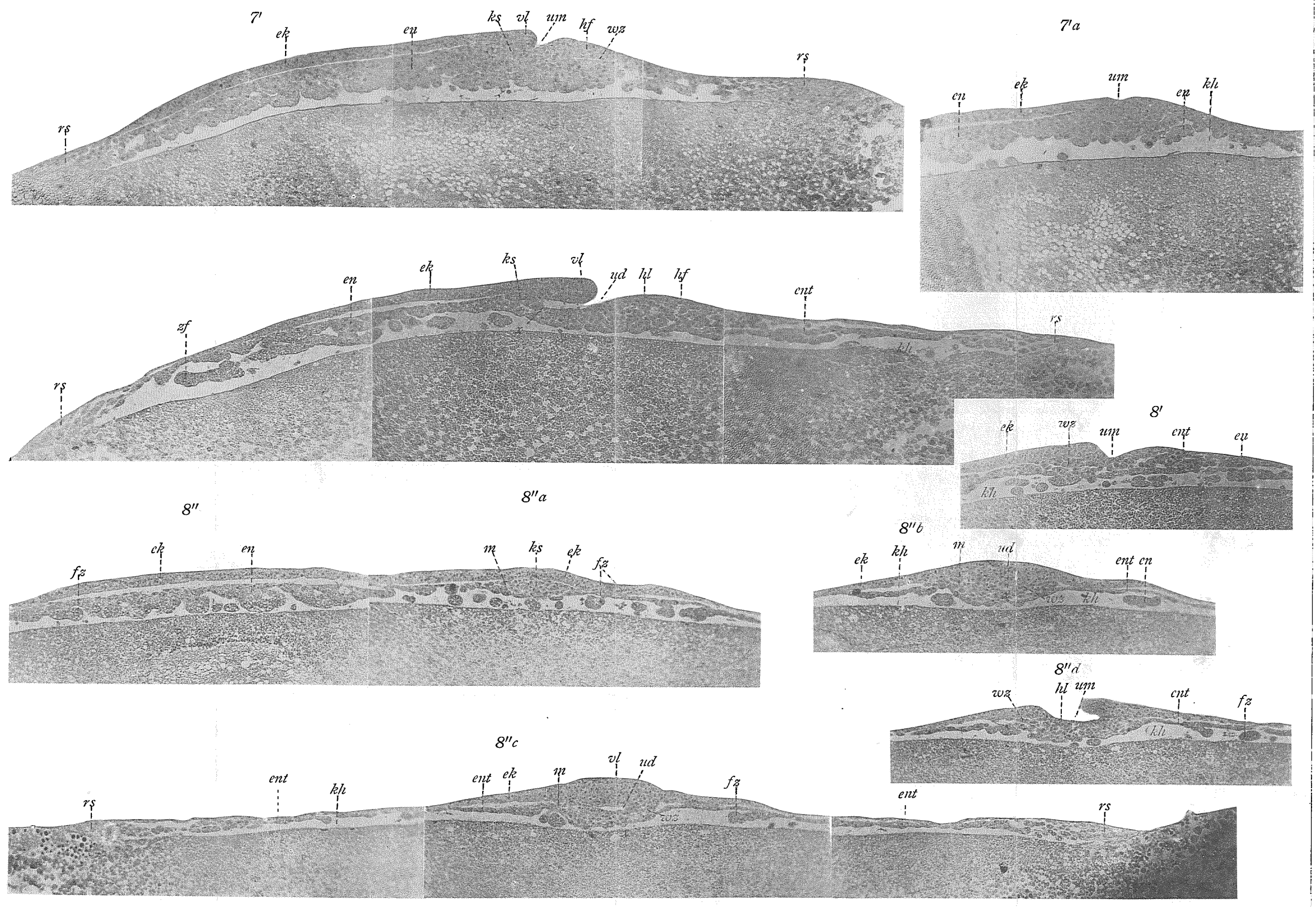




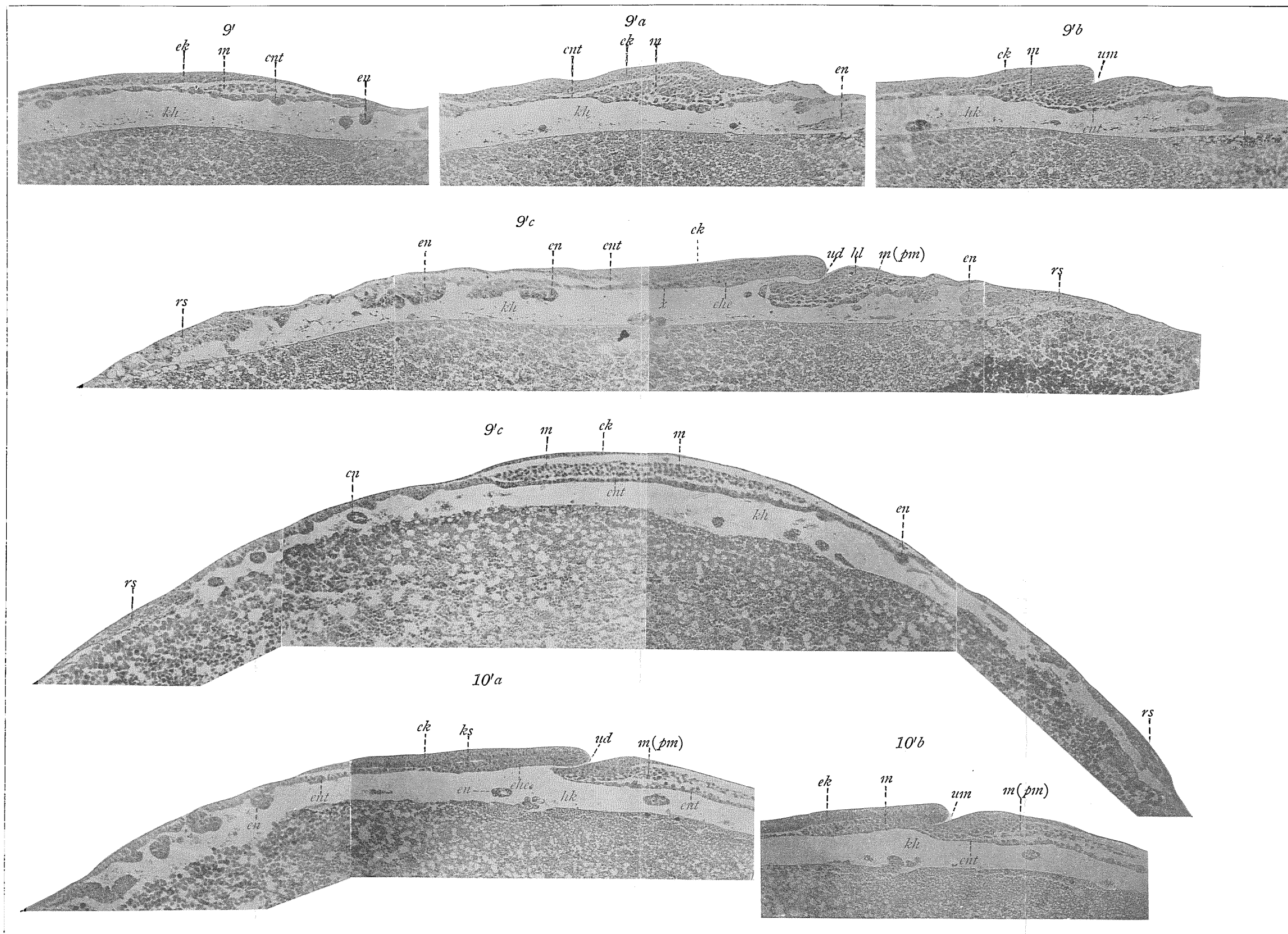
T. Inukai photo.



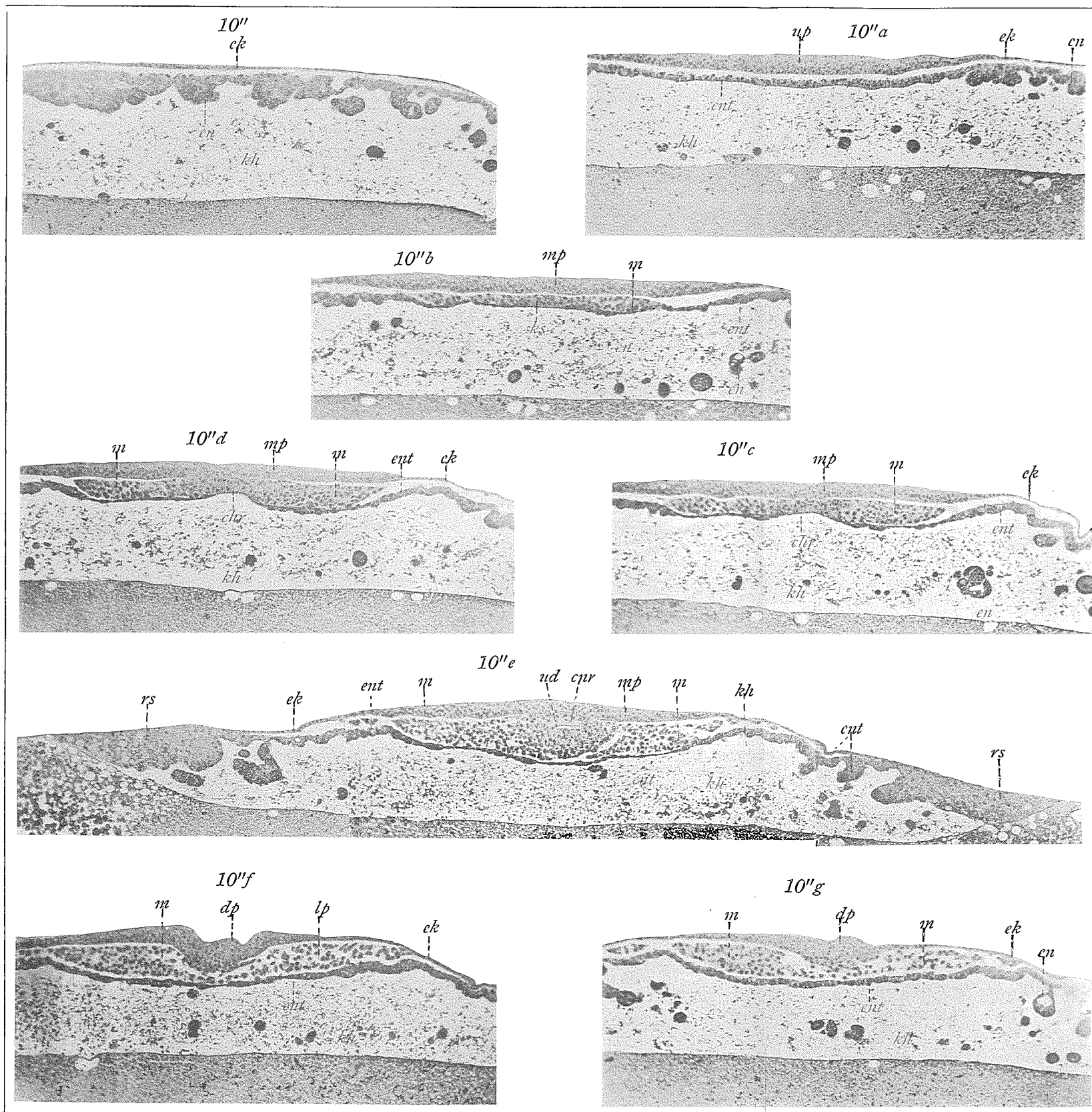
T. Imukai photo.



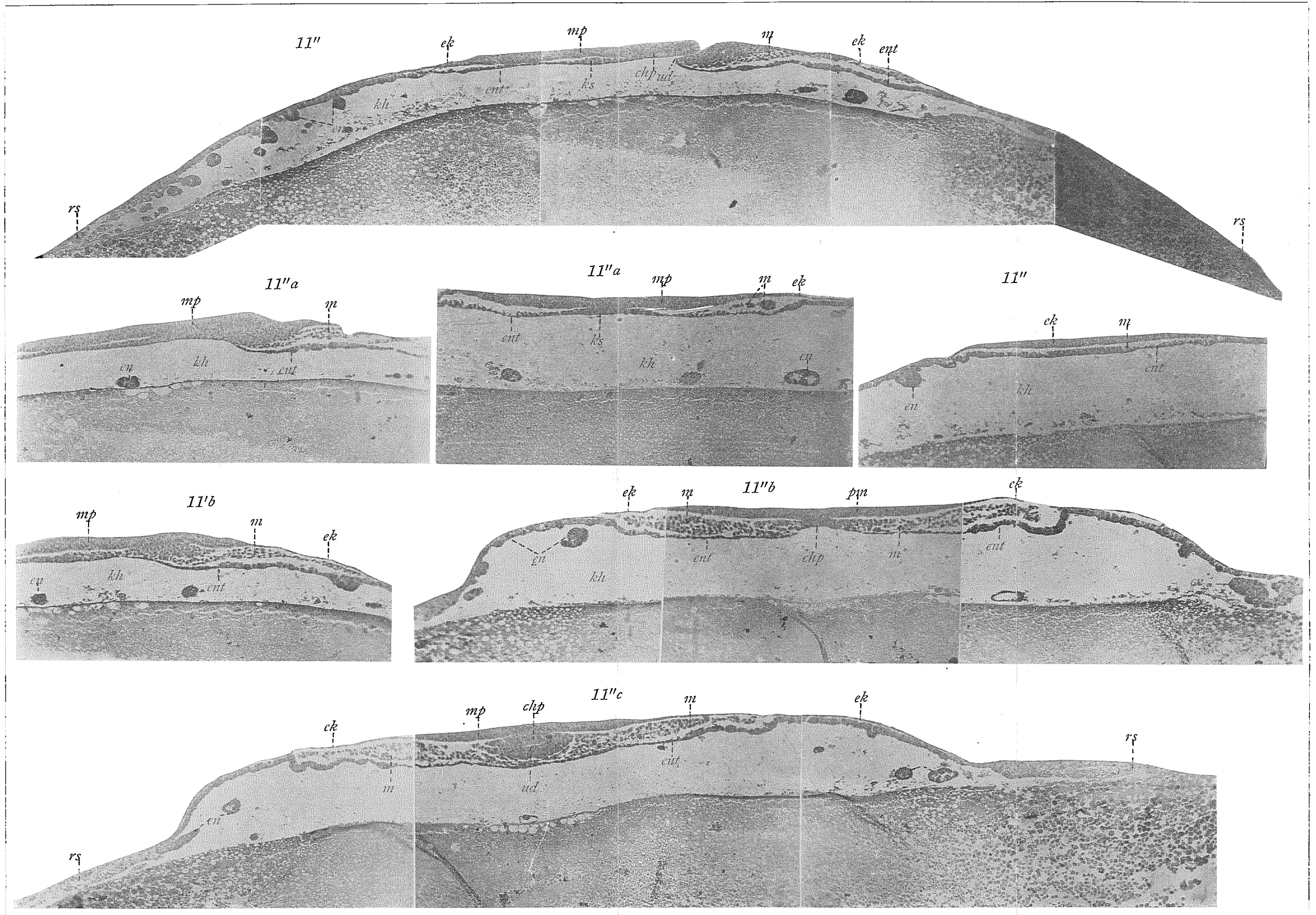
T. Inukai photo.



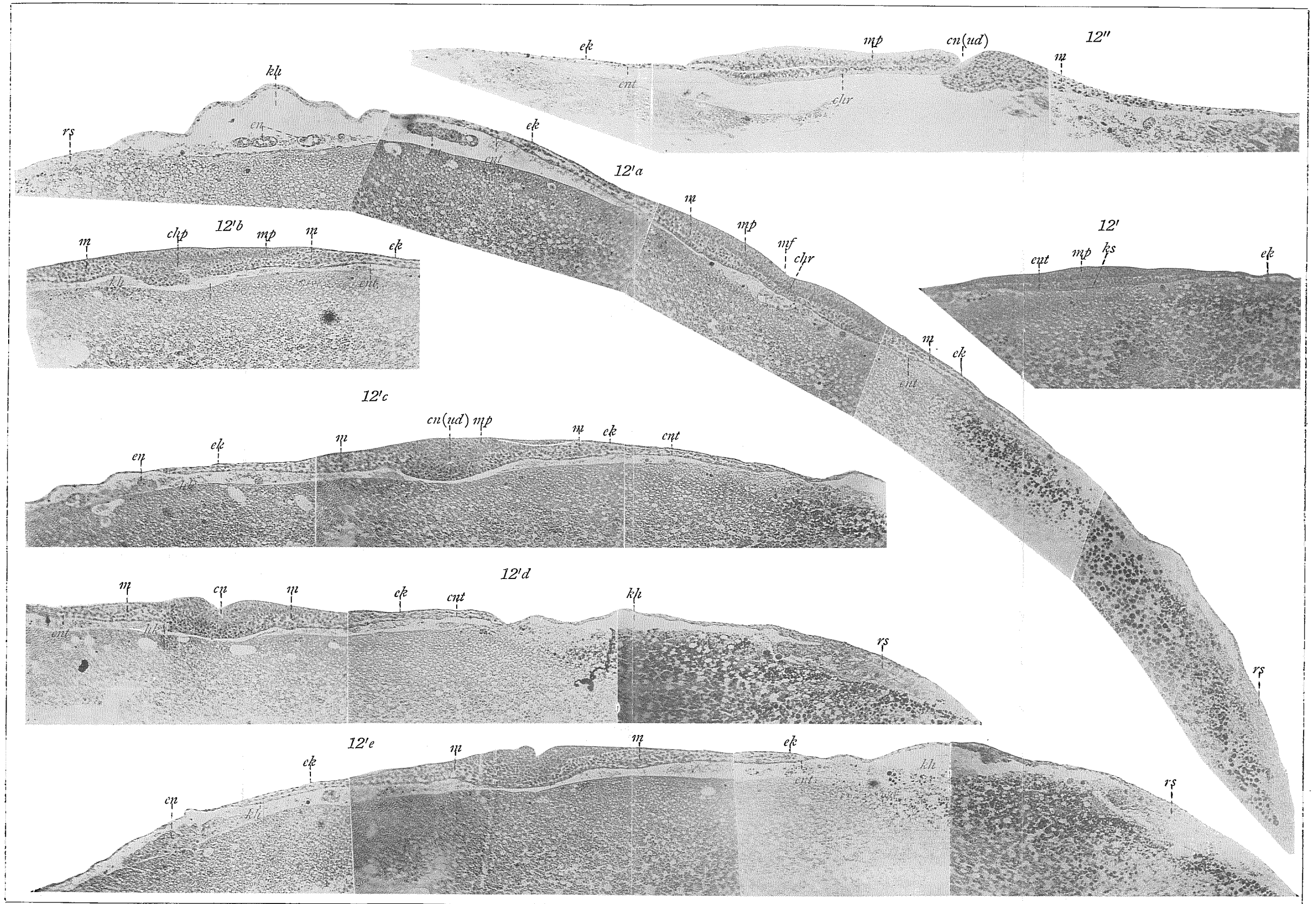
T. Imukai photo.



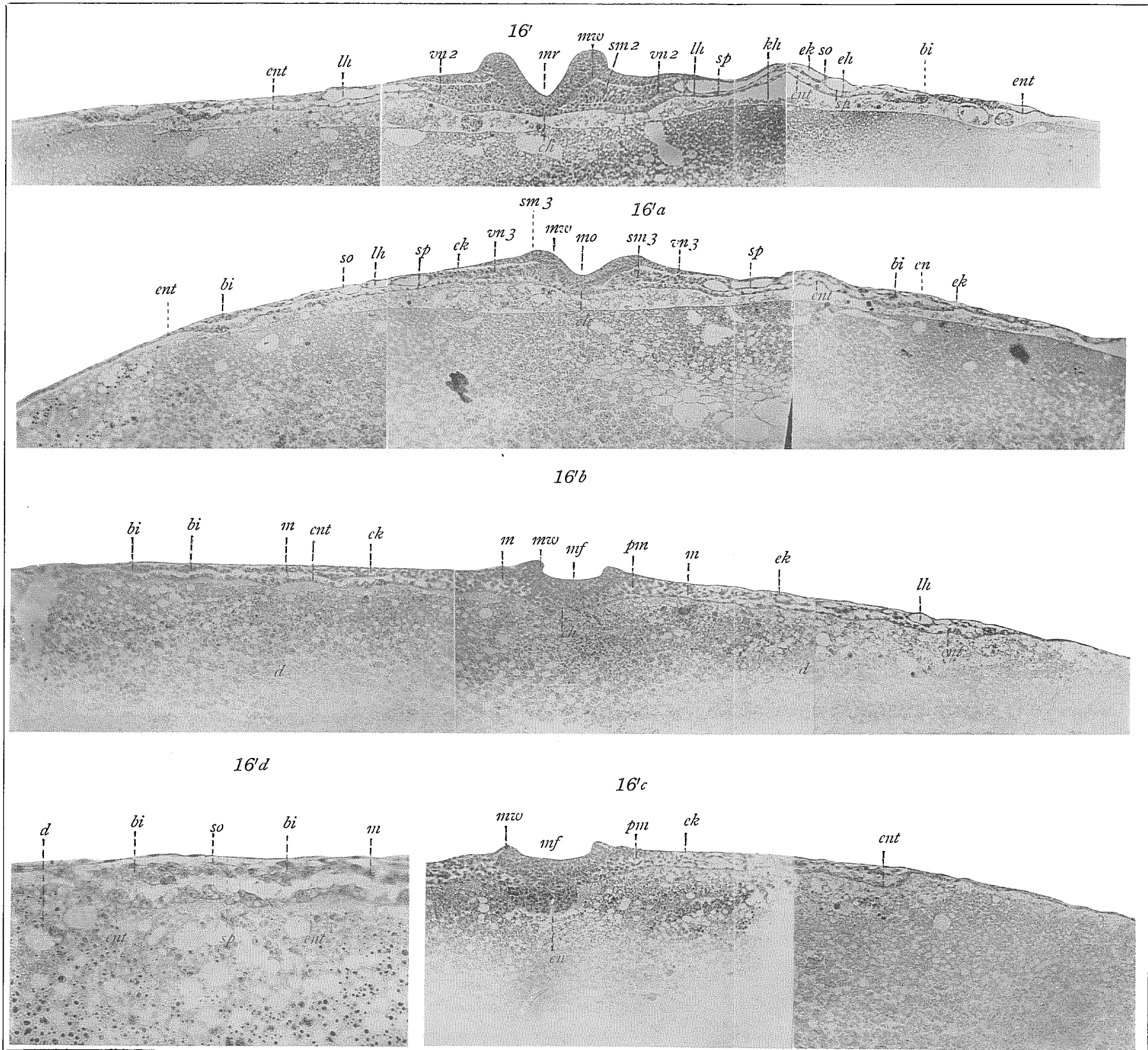
T. Imukai photo.



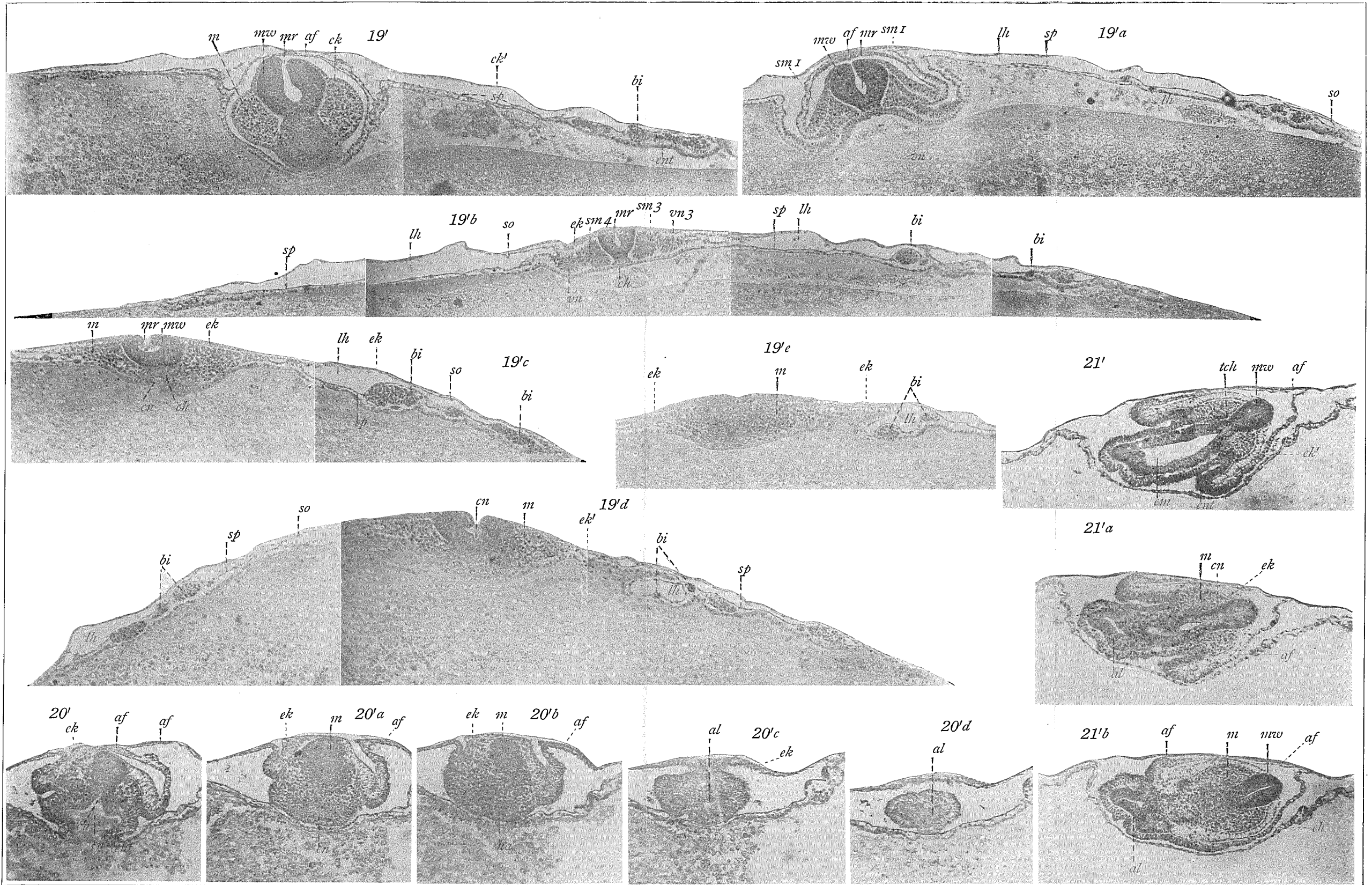
T. Imukai photo.



T. Imukai photo.



T. Inukai photo.



T. Inukai photo.