

D. Starck

Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere

Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere

Von

Dietrich Starck

*o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Frankfurt am Main,
Direktor des Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institutes der
Johann-Wolfgang-Goethe-Universität*

Mit 161 Abbildungen im Text

Walter de Gruyter & Co.

*vormals G. J. Göschen'sche Verlagshandlung — J. Guttentag Verlagsbuchhandlung
Georg Reimer — Karl J. Trübner — Veit & Comp.*

Berlin 1959



*Aus: Handbuch der Zoologie. Begründet von Willy Kükenhal, fortgeführt von Thilo Krumbach,
herausgegeben von J. G. Helmcke, H. v. Lengerken, D. Starck*

Band VIII — Teil 9

©

Copyright 1959 by Walter de Gruyter & Co., vormals G. J. Göschen'sche Verlagshandlung, J. Guttentag Verlagsbuchhandlung, Georg Reimer, Karl J. Trübner, Veit & Comp., Berlin W 35 — Alle Rechte, auch die des auszugsweisen Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe, der Herstellung von Mikrofilmen und der Übersetzung, vorbehalten — Printed in Germany — Archiv-Nummer 52 28 59 — Satz: Walter de Gruyter & Co., Berlin W 35 — Druck: Buchdruckerei Günther & Sohn, Berlin

Vorwort

Die Erkenntnis, daß durch gezielte experimentelle Eingriffe in einen Entwicklungsablauf eine kausale Analyse der Vorgänge in der Embryonalentwicklung möglich wird, hat der embryologischen Forschung in unseren Tagen neuen Antrieb gegeben. Da die klassischen Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie an Amphibien oder Wirbellosen erfolgten, trat zeitweise das Interesse an Fragen der vergleichenden Embryologie der Säugetiere etwas in den Hintergrund. Die Entwicklung neuer Methoden, die experimentelle Eingriffe auch am Amniotenkeim gestatten, hat aber ebenso wie der Ausbau der Histochemie und der Elektronenmikroskopie auch das Interesse an der Ontogenese der Säugetiere neu belebt. Manche Probleme, wie etwa das der Beziehungen zwischen Embryo und mütterlichem Organismus, können nur am Säugetier erforscht werden. Die Fortschritte in der Methodik und die Änderung der Betrachtungsweise lassen alte Fragestellungen heute in einem neuen Licht erscheinen. Außerdem ist hervorzuheben, daß in den vergangenen 25 Jahren unsere Tatsachenkenntnis in ungeahnter Weise verbreitert wurde. Wir sind heute über den Ontogeneseablauf von rund 250 Säugerarten mehr oder weniger vollständig informiert. Diese Zahl ist zwar gering, wenn wir berücksichtigen, daß es etwa 5000 rezente Mammalia-Arten gibt. Wesentlich ist jedoch, daß ungefähr die Hälfte der überhaupt untersuchten Ontogeneseabläufe erst in den letzten 25 Jahren genauer bekannt geworden ist. Heute liegen zumindest Stichproben aus allen Säugerordnungen vor, so daß wir einen halbwegs gesicherten Überblick über die Ontogenesetypen in den einzelnen Gruppen haben. Allgemeine Aussagen über viele Fragen — wie etwa über Implantationsmechanismen, Placentation, Blastocystenbildung und über evolutive Zusammenhänge der Ontogeneseephänomene — sind nur berechtigt, wenn das ganze Tatsachenmaterial ausgewertet wird. So ist die alte Vorstellung vom streng gruppenspezifischen Verhalten des Placentationstyps überholt. Die Ausweitung unserer Kenntnisse hat ergeben, daß es sowohl Gruppen mit streng spezifisch gebundenem Placentationsverhalten gibt als auch taxonomische Einheiten, in denen der Ontogenesetyp stark wechselt. Gerade die interessanten Primitivgruppen (Insectivora) zeigen ein derartiges variables Verhalten der einzelnen Genera. Das Studium dieser Formenmannigfaltigkeit ist an sich von besonderem Reiz. Wir sind aber auch gezwungen, diese Varianten zu beachten, wenn wir Aussagen allgemeiner Natur über Ontogeneseephänomene machen wollen. Es geht nicht mehr an, solche Schlußfolgerungen ausschließlich auf den Untersuchungen an einigen Haus- und Laboratoriumstieren und am Menschen zu begründen.

Der Verfasser hat mit Dankbarkeit die Möglichkeit zu vorliegender Publikation ergriffen, da seit über 30 Jahren eine zusammenfassende Darstellung über die Säugerentwicklung im deutschen Sprachbereich fehlt und da eine Behandlung des Stoffes, die alle Ordnungen gleichwertig und ohne Bevorzugung einer einzelnen Gruppe berücksichtigt, überhaupt vermißt wird. Sind doch die meisten Sammelwerke, selbst wenn sie einen Gesamtüberblick geben, mit spezieller Zielsetzung auf die Deutung der Verhältnisse beim Menschen oder bei den Haustieren ausgerichtet. So liegt in der vorliegenden Bearbeitung der Nachdruck auf einer möglichst vollständigen, daneben aber knapp gefaßten Darlegung der heute bekannten Tatsachen im systematischen Teil und auf dem Versuch, diese in einer Synthese zusammenzufassen und unter

Einbeziehung taxonomischer, paläontologischer, vergleichend morphologischer und phylogenetischer Erkenntnisse auf möglichst breiter Basis evolutiv zu deuten.

Das Schrifttum wurde bis Dezember 1958 berücksichtigt. Einige, bis Frühjahr 1959 erschienene Publikationen konnten noch herangezogen werden. Das Buch wendet sich an alle, denen an einer raschen und zeitgemäßen Information über Fragen der Säugerontogenese gelegen ist.

Die vorliegende Arbeit erscheint als Beitrag zum »Handbuch der Zoologie« (begründet von W. KÜKENTHAL, fortgeführt von T. KRUMBACH, herausgegeben von J. G. HELMCKE, H. VON LENGERKEN und D. STARCK). Dem Verlag WALTER DE GRUYTER & Co. bin ich zu besonderem Dank verpflichtet, daß er sich entschlossen hat, diese durch Inhaltsübersicht und Register ergänzte Buchausgabe der Arbeit zu veranstalten. Ich habe dem Verleger gleichzeitig für alle Mühe und Sorgfalt, die er auf die Ausstattung des Buches verwandt hat und für die Bereitwilligkeit, mit der er auf alle Wünsche des Autors einging, zu danken. Mein Dank gilt weiterhin allen Fachkollegen und Freunden, die mich mit Material unterstützt haben und allen Verlagsunternehmen, die mir die Erlaubnis zum Abdruck von Illustrationen gestattet haben. Schließlich habe ich meinem Mitarbeiter, Herrn Professor Dr. HANS FRICK, für manche Diskussion und für Hilfe beim Lesen der Korrekturen zu danken.

Frankfurt am Main, im Juni 1959

D. Starck

Inhaltsübersicht

| | Seite |
|--|-------|
| 1. Die Ontogenese der Prototheria (Monotremata) | 1 |
| Einleitung, Eizelle | 1 |
| Oogenese der Monotremata | 2 |
| Eireifung und Befruchtung bei Prototheria | 4 |
| Das Corpus luteum der Monotremen | 4 |
| Furchung und Keimblasenbildung | 6 |
| Entodermbildung | 8 |
| Embryobildung und spätere Phasen der Embryonalentwicklung | 10 |
| 2. Die Ontogenese der Metatheria (Marsupialia) | 13 |
| Einleitung, Eizelle | 13 |
| Das Corpus luteum der Metatheria | 14 |
| Dotterelimination | 14 |
| Furchung, Keimblasenbildung, Entodermbildung | 15 |
| Die Embryonalkörperbildung bei <i>Didelphis</i> | 19 |
| Die Ausbildung der äußeren Körperform bei <i>Didelphis</i> | 23 |
| Eihäute und Placentation der Metatheria | 25 |
| Tabellarische Übersicht über den Ablauf der Embryonalentwicklung von <i>Didelphis virginiana</i> KERR | 30 |
| 3. Keimzellen und Keimzellenbildung | 31 |
| Die Spermien der Mammalia | 31 |
| Spermiogenese | 36 |
| Spermiohistogenese | 38 |
| Die Eizelle der Mammalia-Eutheria | 38 |
| Dotterbildung bei Eutheria, Albumenschicht | 41 |
| Zona pellucida | 42 |
| Oogenese der Säugetiere | 44 |
| Ovulation | 46 |
| Bau und Lebensgeschichte des Corpus luteum | 48 |
| Übersicht über die Charakteristika der Bildung und Struktur des Corpus luteum bei den verschiedenen Gruppen der Eutheria | 51 |
| 4. Entwicklung der Eutheria | 56 |
| a) Imprägation und Befruchtung | 56 |
| Ablauf von Besamung und Befruchtung | 56 |
| Entwicklungsanregung und Parthenogenese | 58 |
| Eitransplantation bei Säugetieren | 59 |
| Zerstreuung der Corona radiata und Auflösung der Zona pellucida | 60 |
| Zeit und Ort der Befruchtung des Säugetiereies | 61 |
| Mechanismus des Eitransportes | 62 |
| Überwanderung des Eies | 63 |
| b) Die Furchung und Determination bei den Eutheria | 64 |
| Formaler Ablauf der Furchung | 64 |
| Determinations der Furchungszellen | 66 |
| Zeitlicher Ablauf und stoffliche Beeinflussung der Furchung der Eutheria | 69 |
| c) Frühentwicklung der Eutheria | 71 |
| Blastocyste, Bildung der Embryonalanlage, Fetalanhänge | 71 |
| Typ I. (Carnivora, Soricidae, <i>Oryctolagus</i>) | 73 |
| Typ II. (<i>Talpa</i> , <i>Tupaia</i> , Prosimiae, Ungulata) | 74 |
| Typ III. (Rodentia mit Keimblattumkehr) | 75 |
| Typ IV. (<i>Erinaceus</i> , Pteropodidae) | 75 |

| | Seite |
|--|-------|
| Typ V. (Microchiroptera) | 76 |
| Typ VI. (Macroscelididae) | 76 |
| Typ VII. (Simiae einschließlich Hominoidea) | 76 |
| Funktionelle und evolutive Deutung des Amnions | 79 |
| Histologischer Bau des Amnions | 81 |
| Weitere Entwicklung der Embryonalanlage bei den Eutheria | 81 |
| Darm und Dottersack | 85 |
| Die Ausbildung der Allantois | 85 |
| Nabelstrang | 86 |
| Variabilität in der Embryonalkörperbildung | 88 |
| Determination in der Primitiventwicklung der Eutheria | 89 |
| Zur Chemodifferenzierung des Säugerembryos | 90 |
| d) Allgemeine Mißbildungslehre | 91 |
| Entstehung von eineiigen Mehrlingen und von Doppelbildungen. Physiologische Polyembryonie | 92 |
| Kopfmißbildungen | 94 |
| Mißbildungen des kaudalen Körperendes | 96 |
| Spaltbildungen | 97 |
| Ursachen von Mißbildungen und experimentelle Erzeugung von Mißbildungen | 97 |
| e) Die weitere Ausbildung der äußeren Körperform | 101 |
| Körperformbildung einschließlich Extremitäten | 101 |
| Gesichts- und Gaumenbildung | 104 |
| Entwicklungsstörungen und Mißbildungen im Bereich des Gesichtes und des Gaumens | 106 |
| Die Ausbildung der Ostien der Fernsinnesorgane | 107 |
| f) Mesenchymdifferenzierung, Keimblattlehre | 108 |
| g) Der Ausbau der feto-maternellen Beziehungen bei Eutheria; | 111 |
| Allgemeine Placentationslehre | 111 |
| Allgemeines | 111 |
| Implantation | 112 |
| Implantationsmechanismen | 115 |
| Morphologische Charakterisierung der prägraviden und der präimplantativen Schleimhautphase. | 117 |
| Deciduale Umformung des Stromas, Deciduazellen, histochemische Veränderungen am Endometrium während der Implantation | 118 |
| Placentartypen | 119 |
| Chorion- und Allantochorion-Placenta | 122 |
| Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Struktur der feto-maternellen Grenzschicht | 124 |
| Äußere Form der Placenta | 128 |
| Riesenzellen | 131 |
| Kreislauf in der Placenta | 133 |
| Die Placenta als Ernährungsorgan, Embryotropie | 136 |
| Exkretion durch die Placenta | 140 |
| Die Placenta als Hormonbildungsstätte | 140 |
| 5. Systematischer Teil. Die Eihautbildung und Placentation in den einzelnen Gruppen der Eutheria | 142 |
| A. Insectivora | 142 |
| Tenrecidae (Centetidae) | 143 |
| Solenodontidae | 148 |
| Potamogalidae | 148 |
| Chrysochloridae | 149 |
| Erinaceidae | 149 |
| Soricidae | 150 |
| Talpidae | 154 |
| Macroscelididae | 155 |
| B. Dermoptera | 159 |
| C. Chiroptera | 160 |
| Megachiroptera | 160 |
| Microchiroptera | 163 |
| D. Primates | 170 |
| Tupaiiformes | 170 |
| Lemuriformes und Lorisiformes | 171 |
| Tarsiiformes | 172 |
| Simiae | 175 |
| Ceboidea und Cercopithecoidea (Cynomorpha) | 175 |
| Hominoidea | 181 |

Inhaltsübersicht

IX

| | Seite |
|--|------------|
| E. Xenarthra | 188 |
| Bradypodidae | 188 |
| Myrmecophagidae | 189 |
| Dasypodidae | 190 |
| F. Pholidota | 192 |
| G. Lagomorpha | 194 |
| H. Rodentia | 198 |
| Sciuromorpha | 198 |
| Geomyoidea | 200 |
| Heteromyidae | 202 |
| Myomorpha | 203 |
| Hystricomorpha | 206 |
| I. Cetacea | 211 |
| K. Carnivora | 212 |
| L. Tubulidentata | 215 |
| M. Proboscidea | 216 |
| N. Hyracoidea | 216 |
| O. Sirenia | 219 |
| P. Mesaxonia | 220 |
| Q. Paraxonia (Artiodactyla) | 222 |
| Suiformes | 222 |
| Tylopoda | 225 |
| Ruminantia | 225 |
| Traguloidea | 225 |
| Pecora | 225 |
| Giraffoidea | 226 |
| Cervoidea | 226 |
| Bovoidea | 229 |
| 6. Evolution der Placentarbildungen und Bedeutung der fetalen Anhangsorgane für die Phylognese der Säugetiere | 234 |
| Allgemeines | 234 |
| Die Abstammung der Säugetiere und die embryologischen Argumente | 236 |
| Die Phylognese der Placenta | 238 |
| Literatur | 251 |
| Sachregister | 277 |
| Register der Tiernamen | 280 |

Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere

1. Die Ontogenese der Prototheria (Monotremata)

Eirleitung, Eizelle.

Seit W. H. CALDWELL [228] 1884 an die Versammlung der British association telegraphierte »Monotremes oviparous, ovum meroblastic«, ist die Tatsache, daß es eierlegende Säugetiere gibt, die sich in ihrer Embryonalentwicklung ähnlich wie die Sauropsiden verhalten, allgemein bekannt. Trotz der Arbeiten von CALDWELL 1887 [229, 230], SEMON 1894 [1154], J. T. WILSON und J. P. HILL 1907 [1422], wurde über die Biologie der Fortpflanzung und die Embryonalentwicklung dieser interessanten Formen nur wenig bekannt. Die bedeutsamste Vermehrung unserer Kenntnisse verdanken wir vor allem den neueren Arbeiten von J. P. HILL [597, 598, 599, 614] und seinen Mitarbeitern [386—389, 598, 611], auf die sich die folgenden Ausführungen in erster Linie stützen,

Die Fortpflanzungsperiode fällt bei *Ornithorhynchus* in die Zeit vom August bis Oktober, bei *Tachyglossus* Juli bis September (in Tasmanien bereits ab Juni). Bei *Ornithorhynchus* funktioniert nur das linke Ovar, bei *Tachyglossus* jedoch, entgegen der Annahme von SEMON, sowohl das rechte wie das linke. *Tachyglossus* legt in der Regel nur ein Ei [387] ab (136 von 140 Fällen). Werden zwei Eier gelegt, so ist das eine gewöhnlich abnorm. Doch fand SEMON [1154] als seltene Ausnahme einmal zwei Jungtiere von 69 mm in einem Beutel. *Ornithorhynchus* legt in der Regel zwei Eier. Die Dauer der intrauterinen Entwicklungsperiode ist nicht sicher bestimmt. Für *Tachyglossus* werden 12 bis 28 ? Tage angegeben [217]. An die intrauterine Phase schließt sich eine Brutperiode an, deren Dauer ebenfalls nicht bekannt ist. *Ornithorhynchus* wurde neuerdings erstmalig in Gefangenschaft gezüchtet. FLEAY [374] gibt an, daß die Zeit von der Begattung bis zur Eiablage 13 bis 14 Tage betrug. Die Brutdauer beträgt zwölf Tage und weniger. Das Schnabeltier bringt die Eier in einem Nest unter, während *Tachyglossus* das Ei in der Bruttasche trägt.

Die Eizelle hat zur Zeit der Ovulation bei *Ornithorhynchus* einen Durchmesser von 4 bis 4,5 mm und ist rundlich. In Tube und Uterus werden Eiweißschicht und häutige Schale gebildet (Durchmesser 5 bis 6 mm). Das Ei wächst nach der Befruchtung durch Flüssigkeitsaufnahme schnell bis zu einem Durchmesser von 17:15 mm und wird oval.

Die Farbe des sehr weichen Dotters ist bei *Ornithorhynchus* gelb, bei *Tachyglossus* grauweiß-gelblich.

| | Brunstperiode | aktives Ovar | Eizahl | Durchmesser des Eies bei Ovulation | Durchmesser des Eier bei Ablage |
|------------------------|---------------|--------------|--------|------------------------------------|---------------------------------|
| <i>Tachyglossus</i> | VI.—IX. | re. li. | 1 | 4—4,75 mm | 13:12 mm |
| <i>Ornithorhynchus</i> | VIII.—X. | li. | 2 | 4,3 mm | 17:15 mm |

Zur Zeit der Ovulation wird das Ovar vom Infundibulum der Tube umfaßt. Zwischen Eierstock und Tubenostium findet sich reichlich visköse Flüssigkeit, die von Drüsenzellen des Infundibularepithels sezerniert wird. Sie soll den Übertritt des Eies in den Oviduct erleichtern [597]. Die Tubenpassage erfolgt außergewöhnlich rasch, denn FLYNN und HILL [387] konnten in ihrem großen Material nie normale Eier in der Tube finden. Während der Tubenwanderung findet die Befruchtung statt, doch ist unbekannt, ob das Spermium vor oder nach der Abscheidung der Eiweißhülle in die Eizelle eindringt. Im Uterus wurden normale Befruchtungsstadien gefunden, hier beginnt die Furchung.

Die Zona pellucida ist am eben ovulierten Ei sehr dünn und läßt sich später schwer gegen die tiefe Albumenschicht abgrenzen. FLYNN und HILL [387] finden, daß die Abscheidung der Eiweißschicht wie beim Vogelei in zwei Phasen erfolgt. Die Hauptmasse des Albumens ist relativ dicht und wird nach der Fixation lamellär. Diese Schicht wird in den beiden oberen Dritteln des Eileiters abgeschieden. Sie liegt der Zona dicht an («zona-albumen layer»). Im unteren Drittel der Tube wird eine zweite, dünnflüssigere Substanz abgeschieden, die eine recht schmale Zone zwischen der Hauptmasse des Albumens und der Schalenhaut einnimmt. Diese Schicht läßt sich nur unvollständig konservieren. Die äußere Hülle des Eies im Uterus wird von der Schalenhaut gebildet. Die Sekretion der Albumenschicht erfolgt bereits vor dem Eintritt des Eies in die Tube. Während seines Aufenthaltes in utero kann das Ei Aufbaustoffe resorbieren. Die Abscheidung der definitiven Eischale, die bei *Tachyglossus* hornig ist, bei *Ornithorhynchus* Kalkeinlagerungen enthält, erfolgt kurz vor der Eiablage.

Oogenese der Monotremen. Das Wachstum der Ovarialoocyte wurde von FLYNN und HILL [387] untersucht. In jungen Oocyten (bis etwa 0,15 mm Durchmesser) liegt der Kern exzentrisch. Das Cytoplasma läßt eine breite Randzone mit Fetteinlagerungen und eine zentrale Zone, die Mitochondrien und den Dotterkern enthält, unterscheiden. Das Follikelepithel ist platt bis kubisch. Die Zona pellucida tritt am Ende dieser Phase auf. In der Folge (Oocyten von 0,2 bis 0,5 mm Durchmesser) findet sich eine periphere Plasmazone, darunter eine Zone mit groben Fetteinlagerungen und schließlich eine fettfreie Zentralzone. Das Follikelepithel ist kubisch, die Zona pellucida wird deutlich. Schließlich beginnt die Bildung definitiver Dotterschollen in der kortikalen fettreichen Schicht. In der Endphase der Oogenese (0,6 bis 4,3 mm *Ornithorhynchus*, 3,9 mm *Tachyglossus*) kommt es zur Bildung der Keimscheibe. Die kortikale Zone enthält statt der Fettpartikel jetzt definitive Dotterkörperchen. Die zentrale Zone ist in ihren äußeren Bezirken vakuolisiert. Die zentrale dotterfreie Zone formt sich nun zur Latebra um. Die periphere Dotterzone vereinigt sich zu einer dicken Dotterlage mit der Latebra-Dotterzone, einer Schicht feiner Dotterschollen, die von der Latebra aus gebildet werden. Die Dotterbildung läuft also zuerst zentripetal, sodann (Stadien von 1 mm Durchmesser an) umgekehrt, zentrifugal ab. Die Latebra wird zum Zentrum der Dottersynthese. Die Vakuolen des zentralen Plasmas unter der Keimscheibe (Dotterbett) sind der Ort, an dem die ersten feinen Dotterpartikel abgelagert werden. Der Dotterkern (Centrosphaere) wird, wie bei Sauropsiden, sehr früh aufgelöst; die Mitochondrien werden gleichmäßig über das ganze Cytoplasma verteilt. Dabei kommt es in späteren Phasen der Oogenese (0,4 mm Durchmesser) zur Bildung einer oberflächlichen Mitochondrienzone. Die enge kausale Verknüpfung zwischen dem Auftreten von Mitochondrien und der Dottersynthese ist nicht zu bezweifeln, wenn auch die Vorgänge im einzelnen noch unklar sind. Vieles spricht dafür, daß die Mitochondrien direkt in Dotterpartikel umgewandelt werden. In der Latebra der Monotremen bilden sich feine eosinophile Körperchen als Vorstufen der Dotterpartikel. Diese liegen bei *Ornithorhynchus* in Gruppen (Dotterbläschen) zusammen. Durch Auflösung einer Matrix werden die Dotterschollen befreit. Bei *Tachyglossus* scheint das Bläschenstadium übersprungen zu werden.

Charakteristische Veränderungen erfährt der Eikern während der Oogenese. Die primäre exzentrische Lage des Kernes wird während der ganzen Oogenese beibehalten. Die engen lokalen Beziehungen zwischen Kern, Bildungsplasma und Latebra deuten darauf hin, daß die Organisation der Eizelle durch den Kern induziert wird. Eine bestimmte oberflächlich zum Kern gelegene Plasmazone wird zur Keimscheibe und der Plasmastrang der vom Kern zentralwärts herabreicht, zum Dotterbett sowie zur Latebra. Der Kern ist in jungen Oocyten rundlich, plattet sich aber ab und nimmt schließlich plan-konvexe Gestalt an, derart, daß die flache Kernfläche gegen die Eioberfläche blickt. Dieser Formwandel des Kernes ist zeitlich koordiniert mit der Bildung der Keimscheibe. Die Keimscheibe wächst etwa synchron mit dem Gesamtwachstum der Oocyte in der Flächen- und Tiefenausdehnung. Bei Oocyten von 3,5 mm Durchmesser differenziert sich die oberflächliche Schicht der Keimscheibe als Bildungsplasma im engeren Sinne (feingranulär) gegen die tieferen Zonen (vakuoläres Plasma). Der Eikern liegt nun vollständig in der oberflächlichen Zone. Am Kern selbst kommt es zu einer eigenartigen Umgestaltung. Die linsenähnliche Form geht in eine, zur Oberfläche konkave Napfform über. Gleichzeitig wächst der Kern in der Längsrichtung, während er an Dicke etwas abnimmt. Zu dieser Zeit werden die Nucleolen des Kernes größer und vermehren sich. Gewöhnlich finden sich zwei sehr große runde Nucleolen, die zuerst eosinophil sind, später aber basophil werden. An diesen Nucleolen wurden Bilder beschrieben, die an eine Stoffabscheidung oder an einen Abschnürungsprozeß denken lassen. Daneben finden sich zahlreich kleinere Kernkörperchen, die sich vorwiegend acidophil färben. Untersuchungen an frischem Material mit modernen histochemischen Methoden liegen leider noch nicht vor. Chromosomen waren in den Wachstumsphasen der Oocyte nicht darstellbar.

Gestaltwandel und Struktur des Follikelepithels [386, 387] zeigen interessante Verhältnisse, wenn man sie in Beziehung zu den Wachstumsphasen der Oocyte bringt. Das anfangs platte Follikelepithel (0,003 bis 0,005 mm dick) wächst schnell heran, und die Oocyte erreicht einen Durchmesser von 1,00 mm. Während die Oocyte auf 2,0 mm heranwächst, nimmt die Dicke des Follikelepithels etwas ab. In der Phase, die nun zum definitiven Abschluß des Oocytenwachstums führt (4,3 mm *Ornithorhynchus*, 3,9 mm *Tachyglossus*), verdickt sich das Follikelepithel erheblich (Abb. 1). Diese Verdickung ist in der Endphase nur zum geringen Teil durch Zellvermehrung, hauptsächlich aber durch Zellwachstum bedingt. Das ursprünglich einschichtige Follikelepithel wird schließlich mehrschichtig. Die beiden Gipfel der Wachstumskurve des Follikelepithels sind mit der Aktivität des Epithels (Bildung der Zona pellucida, schließlich Bildung von Follikelflüssigkeit) gekoppelt.

Während die Nichtsäuger solide Reiffollikel besitzen, kommen bei den Eutheria mit einigen Ausnahmen (S. 47) Bläschenfollikel vor. Bei den Monotremen beschreibt bereits CALDWELL [229] eine homogene Flüssigkeit zwischen Zona und Follikelepithel, die der Autor als Proalbumen deutet. Durch die zuvor besprochenen Befunde von C. J. HILL [597] wurde sichergestellt, daß auch bei Prototheria das Albumen im Ovidukt gebildet wird. Die Beobachtung jedoch ist von FLYNN und HILL [387] bestätigt worden. Es handelt sich offenbar um ein Homologon des Liquor folliculi. Die flüssigkeitsreichen Bläschenfollikel sind offenbar erst im Säugerstamm entstanden und zwar im Zusammenhang mit der Größenabnahme der Eizelle oder dem Übergang vom telolecithalen zum alecithalen Zustand. Die Bildung der Follikelflüssigkeit ist als Anpassung an die Besonderheiten des Ovulationsvorganges bei sehr kleinen Eizellen zu verstehen.

Außer der typischen Zona pellucida, die bei Prototheria homogen erscheint und wahrscheinlich ausschließlich vom Follikelepithel her gebildet wird, findet sich eine innere radiär gestreifte Schicht (»striate layer« [387]). Plasmatische Fortsätze der Follikelzellen in der Zona

lassen sich nicht nachweisen. Die Herkunft und Bedeutung der gestreiften Schicht ist unbekannt. Nach FLYNN und HILL [387] dürfte es sich bei den fibrillären Strukturen nicht um cytoplasmatische Bildungen handeln. Diese Schicht verdünnt sich mit zunehmendem Wachstum der Oocyte, ist aber bis zu den Reifungsteilungen nachweisbar. Eine entsprechende Schicht kommt bei Sauropsiden, nicht aber bei anderen Säugern vor.

Eireifung und Befruchtung bei Prototheria: Über Eireifung und Befruchtung ist wenig bekannt, doch gleichen die Vorgänge, wie aus den Beobachtungen von FLYNN [386] und J. P. HILL [387] geschlossen werden kann, weitgehend denen bei Sauropsiden. Die erste Reifungsteilung läuft noch im Ovar ab (Oocyte von 3,5 bis 4 mm *Tachyglossus*). Die Spindel der ersten Reifungsteilung ist klein. Ihre Längsachse steht senkrecht zur Oberfläche der Eizelle. In einem Uterinei (*Tachyglossus*) war die zweite Polocyte gebildet, ein männlicher Vorkern fand sich jedoch nicht. Ob hieraus geschlossen werden darf, daß die zweite Reifungsteilung regelmäßig ohne Imprägnation abläuft, bleibt zweifelhaft. Die Polocyten wurden bisher nur bei *Tachyglossus* beobachtet. Sie liegen frei im Vitellinspalt in der Nähe des Zentrums der Keimscheibe. Über den Befruchtungsort ist nichts bekannt. Die von FLYNN und HILL [387] untersuchten Befruchtungsstadien fanden sich alle im Uterus. Offenbar erfolgt die Tubenwanderung, bei der es wahrscheinlich schon zur Imprägnation der Eizelle kommt, sehr schnell. Wie bei Sauropsiden hat die Befruchtung wesentliche Umbildungen an der Keimscheibe zur Folge. Diese ist ursprünglich rund, wird durch den Imprägnationsvorgang elliptisch. Ihre Längsachse entspricht einer Symmetrieebene bei den ersten Furchungsteilungen (S. 7). Männlicher und weiblicher Vorkern liegen im zentralen Feld der Keimscheibe übereinander. Der männliche Vorkern liegt dabei unter dem weiblichen Pronucleus. Er soll an seiner geringeren Größe und intensiveren Färbbarkeit kenntlich sein.

Das Corpus luteum der Monotremen. Die Monotremen besitzen, wie wir seit 1887 [229] sicher wissen, ein voll funktionsfähiges Corpus luteum, das nach dem Typus der höheren Säugetiere gebaut ist, aber manche Eigentümlichkeiten aufweist. Die auf Grund der besonderen Fortpflanzungsverhältnisse hypothetisch erschlossene Ansicht [396 a], daß Monotremen und Marsupialier keinen funktionsfähigen Gelbkörper besitzen, entbehrt jeder Grundlage. Eine gründliche Bearbeitung der ganzen Frage verdanken wir vor allem J. P. HILL und J. B. GATENBY [611]. Nach den Angaben dieser Autoren stammen die Luteinzellen ausschließlich von Follikel-epithel ab. Die Wand des Reiffollikels (Abb. 1) besteht aus großen polygonalen Zellen, in ein- bis zweischichtiger Lage. Zellgrenzen sind sehr deutlich. Zwischen Follikelepithel und Theca interna findet sich eine Membrana propria (verdickte Basalmembran?). Die Theca interna besteht aus einer von Lücken durchbrochenen zelligen Schicht, die maximal die Dicke des Follikel-epithels erreicht. Sie führt Kapillaren, aber keine Bindegewebsfasern. Die Zellen sind klein, ovoid. Ihr Plasma ist schaumig, vakuolär. Untersuchung jüngerer Stadien ergab, daß die Theca interna wie die Th. externa aus dem Stroma ovarii entsteht. Sehr eigenartig verhält sich das Mark des Eierstockes. Riesige endothel-ausgekleidete Lymphsinus drängen das Markgewebe bis auf schmale gefäßführende Trabekel zurück und umhüllen die Follikel bis dicht an die Oberfläche. Die Ausbildung dieser Lymphsinus steht im Zusammenhang mit einer eigenartigen Form der Follikelatresie bei diesen dotterreichen Formen. Kleinere atresierende Follikel können, wie bei Eutheria, in situ resorbiert werden. Kommt es aber zur Atresie größerer Follikel, bei denen die Vitellogenese bereits im Gange ist, so erfolgt ein direkter Einbruch des Follikels in den Lymphsinus. Der geplatzte Follikel stülpt sich lippenartig in den Sinus ein und gibt geformtes Material direkt in die Lymphbahn ab.

Während der Ovulation kommt es bei *Ornithorhynchus* regelmäßig zu einer Blutung. Die Follikelwand faltet sich ein. Die großen dunklen Follikelepithelzellen (2 bis 12-schichtig) zeigen nie Mitosen. Stets sind die Follikelzellen gut gegenüber den kleinen hellen Theca interna-Zellen abgrenzbar. Das Bindegewebe in den Falten des eingefallenen Follikels scheint aktiv zu proliferieren. Doch obliterieren diese Bindegewebs-

einwüchse später, so daß das Corpus luteum solide wird. Die Größenzunahme des Organs erfolgt in erster Linie durch Vergrößerung der Luteinzellen. Auch die zentrale Höhle wird völlig von Luteingewebe ausgefüllt. Diese sind groß, polygonal und lassen eine zentrale perinucleäre Zone mit dicht gelegenen Granula (Golgifeld) und eine periphere Mitochondrienzone erkennen. Am Zellkern finden sich ein bis zwei größere Körperchen mit basophiler Membran und mehrere kleine ringförmige Nucleolen. Neutralfett- und Lipoid-Einlagerungen fehlen den Luteinzellen völlig, im Gegensatz zu Meta- und Eutheria. Während der Regression des Corpus luteum treten »Kolloid«-Einlagerungen in den Luteinzellen auf. Die Zelle schrumpft, die Kern-Einlagerungen quellen auf und drängen den übrigen Kerninhalt an die Kernmembran. Die Theca interna-Zellen haben das Maximum ihrer Differenzierung etwa gleichzeitig mit den Luteinzellen erreicht (späte Furchungsstadien). Sie liegen meist peripher, auch entlang den bindegewebigen Septen. Zellgrenzen sind kaum nachweisbar. Die Zellen zeigen vakuoläre Einschlüsse. Die Rückbildung der Theca interna-Zellen erfolgt unter Schrumpfung des Zelleibes und Verlust der vakuolären Einschlüsse. Umwandlung in Fibrozyten scheint nicht vorzukommen. Die Rückbildung des Gelbkörpers geht mit einer Einwanderung von Granulocysten in das interstitielle Gewebe parallel. Die Theca externa liefert allein die bindegewebigen Elemente des reifen Gelbkörpers.

Die Keimesentwicklung der Monotremen läßt drei Hauptphasen erkennen. Während der intrauterinen Phase läuft die Furchung ab. Der Embryo von *Ornithorhynchus* hat zur Zeit der Eiablage ein Entwicklungsstadium erreicht, daß etwa dem eines Hühnerkeimlings von 38 bis 40 Stdn. entspricht. Die Brutdauer — bei *Ornithorhynchus* im Nest, bei *Tachyglossus* in der Bruttasche —, ist unbekannt. Der Embryo hat zur Zeit des Schlüpfens eine Länge von 16,5 mm *Tachyglossus* und von 12,5 mm *Ornithorhynchus*.

Das Corpus luteum erreicht während der intrauterinen Entwicklungsperiode das Blütestadium und beginnt bereits zur Zeit der Eiablage mit der Rückbildung. Bei höheren Säugern ist im allgemeinen das Blütestadium des Corpus luteum erreicht, wenn der Keim die Blastocyste gebildet hat. Dieses Aktivitätsstadium erhält sich gewöhnlich bis über die Mitte der Gravidität hinaus. Die Rückbildung ist zur Zeit der Geburt in vollem Gang. Insofern bestehen also

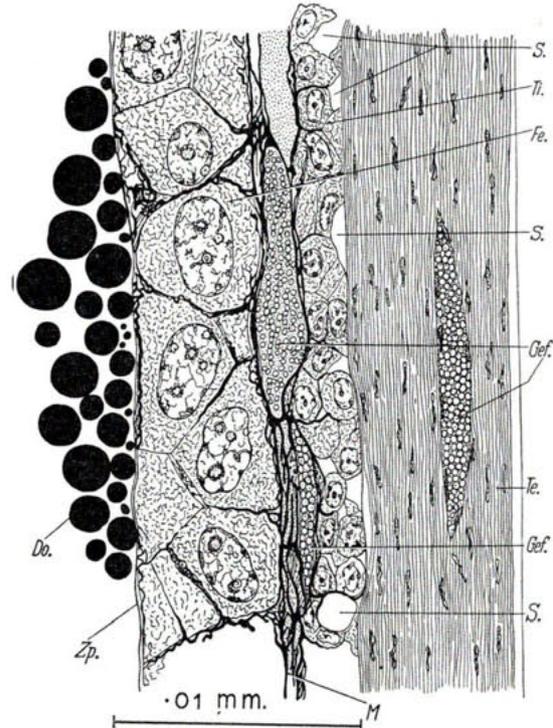


Abb. 1. Follikelwand eines reifen Ovarialfollikels von *Ornithorhynchus anatinus* SHAW und NODDER.

Aus HILL und GATENBY, Proc. zool. soc. London 1926

| | | | |
|-----|------------------|----|--------------------------|
| Do | Dotterkugeln | S | Spalten in Theca interna |
| Fe | Follikelepithel | Te | Theca externa |
| Gef | Blutgefäße | Ti | Theca interna |
| M | Membrana propria | Zp | Zona pellucida |

keine prinzipiellen Abweichungen im Verhalten des Gelbkörpers der Monotremen und Eutheria. Entsprechend den andersartigen Fortpflanzungsverhältnissen ist die Aktivitätsperiode des Gelbkörpers bei Monotremen außerordentlich kurz, die Rückbildung setzt sehr früh ein. Auffallend ist die frühe Aktivität der Theca interna-Zellen (kurz nach Ovulation). HILL und GATENBY [611] sind geneigt, anzunehmen, daß diese Zellen die Drüsen von Tuben und Uterus aktivieren und die Ausbildung der Eiweißhülle bestimmen.

Tabelle 1
Corpus luteum-Bildung bei Monotremata (nach HILL-GATENBY [611])

| Junge Oocyte | voll erwachsene Oocyte | funktionierendes Corpus luteum | Corpus luteum in Rückbildung |
|-------------------------------|--|--|---|
| Follikel­epithel einschichtig | Follikel­epithel zwei­schichtig. Maximale Dicke. | Luteinzellen ohne Neutral­fettgranula | Degeneration mit Auf­treten von Kolloid­tropfen |
| primäre Theca | Theca interna | vakuoläre Theca interna-Zellen in synzytiumartigen Gruppen | noch vorhanden aber in Regression und nicht mehr vakuolär. keine Umwandlung in Fibroblasten |
| | Theca externa | bindegewebige Balken und pericelluläres Bindegewebe. | vermehrt |
| | Membrana propria | nicht mehr nachweisbar | |

Die Keimscheibe des unbefruchteten Monotremen-Eies ist radiär-symmetrisch, rundlich. Nach FLYNN und J. P. HILL [387] wird durch die Befruchtung eine bilaterale Symmetrie der Keimscheibe induziert. Die Gesamtform wird elliptisch; an dem einen Ende der Längsachse dringen feine Dotterpartikelchen in das Plasma der Keimscheibe ein. Die Vorkerne liegen in der Nähe dieser Zone. Die Polocyten, die ursprünglich zentral liegen, sollen regelmäßig an das entgegengesetzte Ende der Längsachse wandern.

An der ungefurchten Keimscheibe sind definitiv zwei Schichten, eine oberflächliche feingranuläre Plasmazone und eine tiefere vakuoläre Zone mit Dottereinlagerungen erkennbar (Dicke beider Schichten zusammen 0,13 mm). An diese Schichten schließt sich nach der Tiefe zu kontinuierlich das Dotterbett mit groben Dotterschollen an. Im peripheren Bereich der Keimscheibe erreicht die dotterreiche Plasmazone die Oberfläche (Marginalzone) und geht in die vakuoläre Schicht über. Die Vorkerne sollen kurz vor ihrer Vereinigung deutlich verschieden sein. Der tiefer gelegene Kern ist etwas kleiner und färbt sich dunkler, er wird als männlicher Pronucleus gedeutet. Die Bildung der ersten Polocyte erfolgt im Ovar. Die zweite wird im Oviduct abgeschieden. Sie ist stets kleiner als die erste. Teilung der ersten Polzelle kommt nicht vor. Beide Polocyten erscheinen über dem zentralen Teil der Keimscheibe und wandern aktiv durch den Perivitellinspalt randwärts [vgl. 768, *Mus*]. Physiologischerweise kommt bei Monotremen im Gegensatz zu den Sauropsiden keine Polyspermie vor.

Furchung und Keimblasenbildung. Das Vorkommen des meroblastischen Furchungstyps bei Monotremen wurde bereits von CALDWELL [228] erkannt. Prinzipiell besteht also eine sehr große Ähnlichkeit im Ablauf der ersten Entwicklungsvorgänge zwischen Monotremen und Sauropsiden. Weitere Angaben über den Furchungsablauf verdanken wir SEMON [1154], WILSON und HILL [1422] und vor allem FLYNN und HILL [387, 388, 389]. Die Furchung beginnt erst, wenn das Ei im Uterus angekommen ist. Die erste Furche verläuft quer und teilt die Keimscheibe in zwei ungleich große Bezirke. Diese Beobachtung von CALDWELL konnte gegen die Angabe von SEMON durch FLYNN und HILL eindeutig bestätigt werden. Beide Blastomeren unterscheiden sich auch strukturell; die größere ist frei von feingranulärem oberflächlichen

Dottermaterial. Die zweite Furche fällt mit der Längsachse der elliptischen Keimscheibe zusammen, steht also auf der ersten senkrecht (Abb. 2, 3g, h). Als Resultat der dritten Furchungsteilung, deren Ebene parallel zur ersten Furche — und zwar vor und hinter dieser

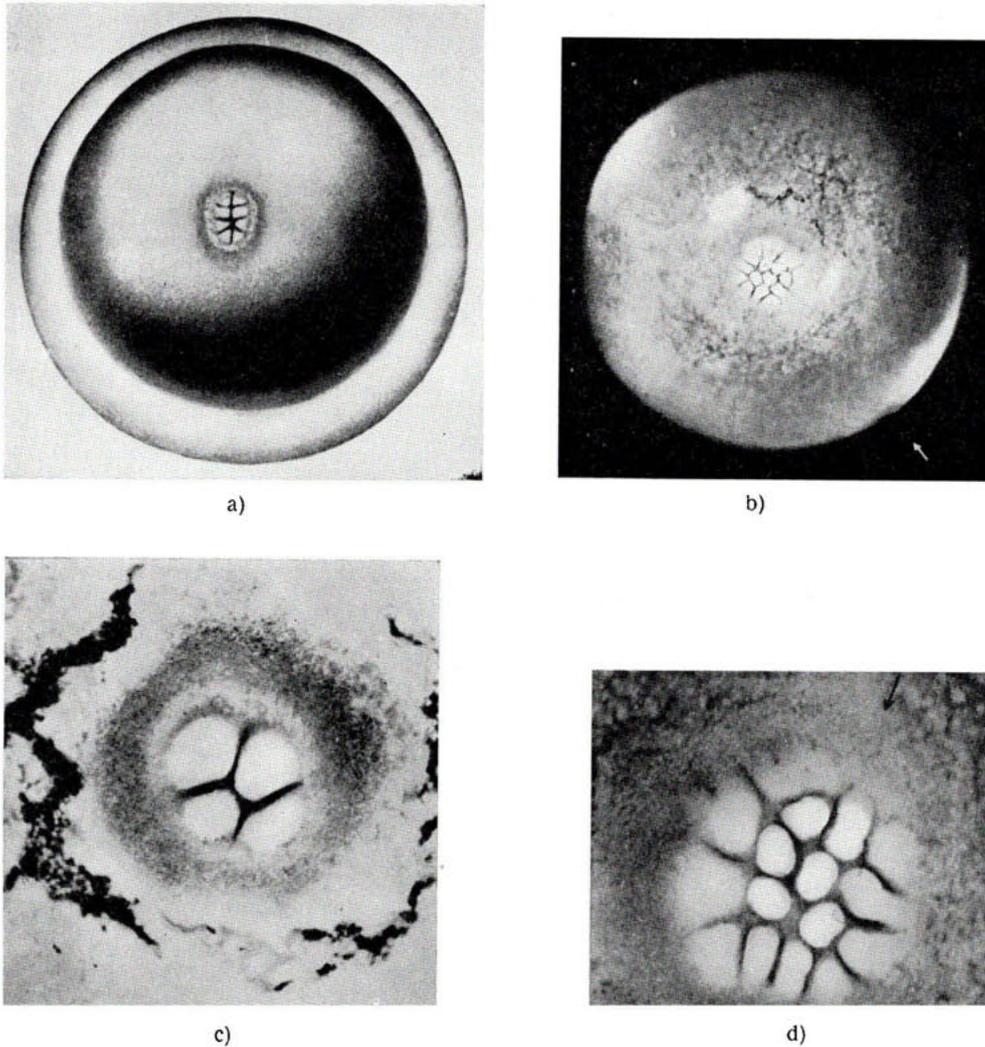


Abb. 2. Furchungsstadien von Monotremen aus FLYNN-HILL, Trans. zool. soc. London 24, 1939. a) *Ornithorhynchus anatinus* SHAW und NODDER. Ganzes Ei mit Schale, Furchungsstadium, 8 Blastomeren. Bilaterale Anordnung. b) *Tachyglossus aculeatus* SHAW, Schale entfernt, Keimscheibe, Furchung. c) *Tachyglossus aculeatus* SHAW, 4 Blastomerenstadium, stärker vergrößert. d) *Tachyglossus aculeatus* SHAW, Keimscheibe eines älteren Furchungsstadiums

Furche — liegt, entsteht ein 8-Zellenstadium (Abb. 2a). Die Zellen sind bilateralsymmetrisch in zwei Gruppen jederseits der Längsachse angeordnet (Abb. 2a, 3h). Von der fünften Furchungsteilung an wird die Anordnung der Blastomeren unregelmäßig. Schließlich lassen sich kleinere, zentral gelegene von großen marginalen Blastomeren unterscheiden (Abb. 2b. d). Die Keimscheibe beginnt damit durch Einbeziehung der Marginalzone in den Furchungsprozess zu wachsen und nimmt in den späteren Phasen der Furchung wieder rundliche Kontur an.

Bereits vom 32-Zellenstadium an ist die bilaterale Symmetrie, die an der ungefurchten, befruchteten Keimscheibe und im 4 bis 8-Zellenstadium sehr deutlich war, nicht mehr erkennbar. Polocyten wurden nur bis zum 32-Zellenstadium beobachtet. Ob Beziehungen zwischen der Determination der Achsen des Embryonalkörpers und der Lage der ersten Furchungsebenen bestehen, ist unbekannt. Der Furchungsablauf gleicht in allen Einzelheiten dem der Sauropsiden. Exzentrische Lage der ersten Furchungsebene und Unterschiede der Plasmastruktur bei den ersten Blastomeren sind auch bei Reptilien und Vögeln beobachtet worden. Hingegen ist bei Sauropsiden physiologische Polyspermie offenbar die Regel.

Die Blastomeren sind zunächst lange gegen den Dotter offen und grenzen sich spät durch Abrundung und Separierung, nicht durch horizontale Furchungsteilungen ab. Aus den Randbezirken der Keimscheibe wandern Zellen (Vitellocyten, Periblastzellen) in den Dotter ab. Derartige Vitellocyten verschmelzen später zu einem Syncytium (germ ring), das die Keimscheibe umgibt. Schließlich grenzt sich eine Keimscheibe, die im Zentrum etwa vier Zellagen dick ist (Abb. 3a, b, c), gegen den Dotter ab. Von einer bilateralen Symmetrie ist nichts mehr zu bemerken. Der Furchungsablauf der Prototheria gleicht also weitgehend den analogen Prozessen bei Sauropsiden. Bemerkenswert ist das relativ späte Auftreten einer Subgerminalhöhle, die geringe Nachfurchung und das Fehlen eines echten Keimwalles. In den folgenden Phasen verdickt sich die Keimscheibe im zentralen Feld auf sieben bis acht Zellagen ohne gleichzeitiges Flächenwachstum. Der zunächst unvollständige Keimring schließt sich schnell zu einem syncytialen Plasmaband, das die Keimscheibe rings umgibt. Ist der Keimring konstituiert (Abb. 3b, c), so verdünnt sich die Keimscheibe rasch unter gleichzeitigem Auswachsen in die Fläche. Die Dimensionen je einer Keimscheibe von *Tachyglossus* vor und nach Ablauf dieses Prozesses mögen die Formänderung illustrieren [389]:

| | | |
|--|------------------|----------------|
| Keimscheibe <i>Tachyglossus</i> VVH 35 | Durchmesser 0,56 | Dicke 0,136 mm |
| <i>Tachyglossus</i> VVH 6 | 1,37 | 0,032 mm |

Diese Umformung einer Keimscheibe (blastodisc) in eine Keimhaut (blastoderm) geht parallel einem Abwandern des Keimringes nach peripherwärts. FLYNN und HILL [389] sind der Ansicht, daß die Fähigkeit zur aktiven Wanderung dem Keimring ebenso zukäme, wie seinen Stammzellen, den Vitellocyten. Die Formumwandlung der Keimscheibe wird vom Keimring her induziert. Die aktive Wanderung des Keimringes führt bei Prototheria zu einer außergewöhnlich raschen Dotterumwachsung. Dieser Vorgang ist, ähnlich wie bei *Chamaeleo* [991a] bereits vor Bildung des Primitivstreifens abgeschlossen. Die Bildung einer dünnwandigen Blastocyste ermöglicht Resorption von Aufbaumaterial aus dem Uterus und schnelles Wachstum. Der Keimring staut sich als kernhaltige Plasmamasse um den Dotternabel auf. Ungeklärt ist vorläufig noch die Frage, ob eine Homologie des Keimringes mit der Marginalzone des Sauropsidenblastoderms möglich ist. Während H. VIRCHOW [1359a, b] Randsaumzellen und Periblast der Sauropsiden als Abkömmlinge der Keimscheibe auffaßt, neigt HILL [615a] auf Grund neuer Untersuchungen an *Passer* dazu, auch hier den Merocyten (Vitellocyten) eine besondere Rolle zuzuschreiben.

Entodermbildung. Wenn die dünne Keimhaut gebildet ist, sind zwei regellos im Blastoderm durchmischte Zellarten zu unterscheiden. Große ovoide Zellen mit großem, blassem Kern und deutlichem Nucleolus werden als prospektive Ektodermzellen gedeutet (Abb. 3b, c). Kleinere, dunkel färbbare Zellen mit kleinem, stark basophilem Kern werden als prospektive Entodermzellen aufgefaßt. Sie sind zunächst etwas spärlicher als die Ektodermzellen. Die Teilungsrate in beiden Zellarten ist gleich. Die nächste, wesentliche Etappe in der Entwicklung besteht darin, daß alle tiefliegenden Zellen in die Oberflächenschicht eingereicht werden, daß also

ein unilaminäres Blastoderm entsteht (Abb. 3b). Das Vorkommen eines derartigen Stadiums war bereits SEMON [1154] bekannt. Die prospektiven Ektodermzellen haben ihre definitive Lage damit erreicht. Nun schließt sich die Bildung einer bilaminären Keimscheibe an. Hierbei verhalten sich die Ektodermzellen mehr oder weniger passiv, während die Entoderm-

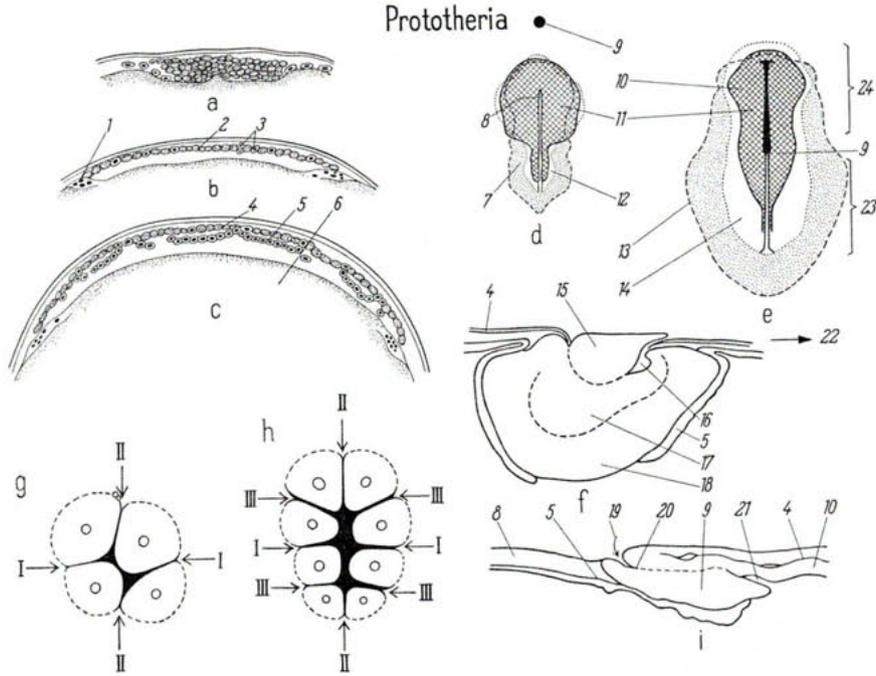


Abb. 3a, b, c. Junge Blastodermstadien, *Tachyglossus aculeatus* SHAW. Schematisch aus NELSEN 1953 auf Grund der Befunde von FLYNN und HILL. a) Frühes Stadium, zentrale Zellanhäufung, peripher Vitellocyten. b) Spätes einschichtiges Blastoderm. Zwei Zellarten im Blastoderm: prospektive Ekto- und Entodermzellen. Die Keimhaut hat sich stark gestreckt. c) Die Entodermzellen verlassen die oberflächliche Blastodermischiicht und sammeln sich zu einer geschlossenen Hypoblastschicht. d) Primitivknoten und Primitivstreifenbezirk von *Ornithorhynchus anatinus* SHAW. Verändert nach WILSON und HILL 1907 fig. 7. e) Embryonalbezirk von *Ornithorhynchus* (Stad. P) verändert nach WILSON und HILL 1907 fig. 8. f) *Ornithorhynchus anatinus* SHAW, Medianschnittrekonstruktion des Primitivknotens (Stad. Y). Nach WILSON und HILL 1907 fig. 5. g) *Tachyglossus aculeatus* SHAW, Furchung, 4-Zellenstadium. Nach FLYNN und HILL 1939 I, II bezeichnen die Lage der Furchungsebenen. h) *Ornithorhynchus anatinus* SHAW, Furchung, 8-Zellenstadium. Aus FLYNN und HILL 1939 fig. 4. Die römischen Ziffern bezeichnen die Furchungsebenen. i) *Ornithorhynchus anatinus* SHAW. Schematische Längsschnittrekonstruktion durch das Gebiet des Primitivknotens (Archenteron). Aus WILSON und HILL 1907 fig. 10 (Stad. P)

- | | | | |
|----------------------------|--------------------------|-------------------------------|------------------------------------|
| 1 Vitellocyten | 8 Primitivstreifen | 15 Zellpfropf | 20 Urdarmhöhle |
| 2 Prospektives Ektoderm | 9 Primitivknoten | 16 Spalt (beginnende Urdarm- | 21 Öffnung des Urdarmes in |
| 3 Prospektives Entoderm | 10 Urdarmplatte | 17 Mittlere, kernreiche Zone | 22 Rostral |
| 4 Ektoderm | 11 Verdicktes Ektoderm | 18 Marginale Zone des Knotens | 23 Primitivstreifengebiet |
| 5 Entoderm | 12 Area pellucida | 19 Blastoporus | 24 Chordafortsatz (= Kopffortsatz) |
| 6 Dotter | 13 Äußere Mesodermgrenze | | |
| 7 Primitivstreifenmesoderm | 14 Area pellucida | | |

zellen in die Tiefe gelangen. Hierfür lassen sich drei Mechanismen nachweisen: a) aktive amöboide Wanderung, b) passive Verschiebung durch Druck der Nachbarzellen, c) Mitosen. Die amöboiden Entodermzellen verankern sich durch cytoplasmatische Fortsätze rasch aneinander und bilden ein zelliges Reticulum, das sich sofort zum Epithelverband zusammenschließt (Abb. 3c). Diese Beobachtungen der Entodermbildung durch eine Art Segregation determinierter und in diesem Spezialfall auch früh differenzierter Zellen sind nun von allergrößter Bedeutung für die Deutung der Vorgänge bei Sauropsiden, Metatheria und Eutheria. Der besondere Glücksumstand, der es ermöglichte, Licht in die unklaren Vorgänge bei der

Entodermbildung zu bringen, liegt eben darin, daß die beiden Zellarten sich bei Prototheria unterscheiden lassen, bevor sie sich topographisch in zwei Keimblätter gesondert haben. Auch bei Vögeln kommen ähnliche Vorgänge vor. Bei den verschiedenen Arten sind Entodermbildung durch Delamination und durch Segregation von Einzelzellen in wechselndem Ausmaß an der Keimblattbildung beteiligt. Der Begriff der Polyinvagination [977 a] oder die Entodermbildung durch multiple Invagination [464 a] dürfte kaum geeignet sein, den Tatsachen gerecht zu werden. Die Subsumierung der Abwanderung einzelner Oberflächenzellen in tiefe Keimlagen unter den Invaginationsbegriff ist nicht möglich, wenn wir den Invaginationsbegriff nicht völlig auflösen und mit neuem Inhalt erfüllen wollen. Beim Vogel ist die Einwanderung von Einzelzellen bei der Entodermbildung von PETER nachgewiesen worden. HILL und WOODGER [615 a] haben bei *Passer* Delamination und Segregation von Einzelzellen beschrieben. Die Verhältnisse bei Reptilien sind noch umstritten (Delamination [992 a, 496 a]; massive Einwanderung am seitlichen und hinteren Keimscheibenrand bei *Clemmys* [977 a]). Immerhin lassen sich die Befunde an Monotremen einerseits gut an die Verhältnisse beim Vogelkeim anschließen und leiten andererseits in idealer Weise zu den Verhältnissen bei Metatheria über, so daß sich hieraus eine gewichtige Stütze für die Auffassung ergibt, daß die Didelphier einem Stamm entsprossen sind, der im Ablauf der Ontogenese sich etwa so verhielt, wie es die rezenten Prototheria zeigen (Merkmalsphylogenie, womit keine direkte Deszendenz angenommen wird). Für Einzelheiten der Entodermbildung bei niederen Tetrapoden verweise ich auf meine Zusammenfassung [1198, 1199].

Embryobildung und spätere Phasen der Embryonalentwicklung. Die späteren Phasen der Embryonalentwicklung der Monotremen sind unzureichend bekannt. Wesentlich ist vor allem die Publikation von WILSON und HILL [1422] über *Ornithorhynchus*, die viele wichtige Befunde enthält. Allerdings sind unter dem Einfluß der inzwischen angesammelten Einzelkenntnisse die Deutungen in einigen Punkten zu modifizieren.

Diese Befunde zeigen mit aller Klarheit, daß die Prototheria in Hinblick auf die Vorgänge der Embryonalentwicklung sich eng an die Sauropsiden anschließen, aber in vielen Einzelheiten bereits zu Metatheria und Eutheria überleiten.

Bei *Ornithorhynchus* treten Primitivstreifen und Primitivknoten räumlich getrennt und völlig unabhängig voneinander auf. Der Knoten liegt zentral im Bereiche des Embryonalschildes (Abb. 3d, e). Der Primitivstreifen liegt zunächst 2 bis 3 mm weiter kaudalwärts. Zwischen beiden Gebilden findet sich normales zweischichtiges Blastoderm. Der Primitivstreifen ist ein längsgerichteter Bezirk in dem Mesodermproliferation vorkommt. Im Schrifttum wird oft der Primitivknoten als verdicktes Vorderende des Primitivstreifens bezeichnet. Im Grunde genommen handelt es sich aber um zwei verschiedene Bildungen, die sekundär sehr nahe aufeinander zuwandern und bei vielen Eutheria früh vereinigt sein können (Abbreviation). Die verschiedene Natur beider Gebilde war von BONNET [155 a] und MITROPHANOW [881 a] erkannt worden. Der Primitivknoten (»archenteric knot«) besteht zunächst aus einer etwas unregelmäßig geformten verdickten Gewebsmasse, die von zweischichtigem Blastoderm umgeben ist und sich in die Keimblasenhöhle vorwölbt. Die anteroposteriore Achse ist etwas kürzer als die Querachse.

Das Knotengewebe selbst läßt eine Schichtung erkennen. Das Ektoderm der Keimblase geht kontinuierlich in die mittlere Zellmasse des Knotens über. Abbildung 3f zeigt an einem Längsschnitt dessen Aufbau. Im zentralen Bereich liegt ein Zellpfropf an der Oberfläche, der sich gegen das tiefere Knotengewebe durch eine feine Demarkationslinie abhebt.

WILSON und HILL [1422] deuten den Zellpfropf als vorgetriebene Zellmasse des Primitivknotens, die hinten mit der Urmundlippe in Zusammenhang bleibt, vorn und seitlich aber durch die sich schließenden Urmundränder überlappt wird. Tatsächlich bildet sich im Knotenbereich nun eine Urmundeinstülpung. Die Wände dieses Urdarmes, der ein dorsoventral abgeplattetes Lumen besitzt, bilden im medial dorsalen Bereich die Chordaplatte und den Kopffortsatz (Abb. 3e, i) Rostral schließt sich die Protochordalplatte an. Die seitlichen Partien bilden gastrales Mesoderm. Die Ventralwand des Urdarmes schwindet im vorderen Bereich, so daß der Urdarm hier in die Keimblasenhöhle mündet. Der Primitivknoten wird nach rostral stark verlängert und bildet die Urdarmplatte (»archenteric plate«). Das Vorderende des Primitivstreifens legt sich von hinten her eng an den Primitivknoten an, doch kommt es nicht zu einer wirklichen Verschmelzung. Ob dabei der Primitivstreifen nach vorn oder ob der Knoten nach hinten wächst oder ob beide Gebilde aufeinander zurücken, ist nicht geklärt. Die Autoren schließen aus vergleichenden Messungen, daß sich der Primitivstreifen nicht nach vorn ausdehnt. Die Platte würde sich also von vorn nach hinten differenzieren.

Die Dinge gewinnen an Klarheit, wenn wir versuchen, sie in einen größeren Rahmen einzuordnen.

Bei *Ornithorhynchus* ist nun vor dem Blastoporus für eine kurze Strecke ein echter Urdarm vorhanden, der sich direkt in den Kopffortsatz (Chorda) fortsetzt. Dieser entspricht einer stark verlängerten Urdarmplatte, die rostral mit der Protochordalplatte endet. So ergibt sich folgende Homologie:

Urdarm = Primitivknoten + Kopffortsatz
 (Archenteron) (hinten) (vorn)

Die Protochordalplatte gehört [1422] unbedingt zum Archenterongebiet. Aus ihr geht wahrscheinlich Mesenchym hervor. Der Vergleich mit den Befunden an Reptilien ergibt, daß der Primitivknoten der Monotremen weitgehend der Primitivplatte der Reptilien [1408] entspricht. Bei Monotremen ist jedoch die Unterlagerung dieses Knotens durch Entoderm sehr viel früher erreicht als bei Reptilien. Dagegen entsteht bei Reptilien stets sehr früh vor der Primitivplatte eine Zone verdickten Ektoderms, der Embryonalschild. Dieser erscheint bei Monotremen erst spät nach Ausbildung des Archenterons. Während WILL [1408] den Primitivstreifen der Säuger von der Primitivplatte der Reptilien ableitet, kann nach den Befunden an Prototheria von einer derartigen Homologie keine Rede sein. Der Primitivstreifen der Monotremen entspricht völlig dem Primitivstreifen höherer Säuger. Der Primitivstreifen der Reptilien ist jedoch nichts anderes als der hintere, etwas verlängerte Abschnitt der Primitivplatte.

| | Urdarm | Mesodermbildungszone |
|-------------------------------------|---|--------------------------------------|
| Reptilia Prototheria Eutheria | Primitivplatte + Primitivstreifen Primitivknoten HENSENScher Knoten | Primitivstreifen Primitivstreifen |

In der Seitenwand des Archenterons finden sich bei *Ornithorhynchus* [1422] bilaterale segmentale Gruppierung von Zellmassen als Protosomiten. Ähnliches kommt bei *Cavia* [1185] vor. Diese Zellmassen enthalten divertikelartige Lumina, die vom Urdarm herzuleiten sind. Im Ganzen fanden sich bei *Ornithorhynchus* fünf, bei *Cavia* drei Paar Protosomite. Ihre Anordnung ist nicht streng segmental, entspricht auch nicht exakt der Somitengliederung. Möglicherweise handelt es sich um primäre, echte gastrale Mesodermbildung, also um ein phylogenetisch zu deutendes Relikt, wie etwa die rudimentäre Urdarminvagination der Säuger an die primäre Entodermbildung erinnert. Die Mesodermbildung erfolgt auch bei Prototheria im wesentlichen unabhängig vom Urdarm.

Haben sich Primitivknoten und Primitivstreifenbezirk bis zur Berührung genähert, so spricht man zweckmäßig von einem »Embryonalbezirk«. Dieser tritt als Area pellucida in Erscheinung (Abb. 3d, e) (Area opaca = extraembryonales Gebiet, dotterbeladene Zellen). Das vom Primitivstreifen aus gebildete Mesoderm gliedert sich in paraxiales (Stammplatte) und parietales (Seitenplatten) Mesoderm. In einem hufeisenförmigen Bezirk um das Kaudalende des Embryonalbezirkes im Bereich der Area opaca treten die ersten Blut- und Gefäßanlagen als Verdickungen des Mesoderms in engem Kontakt mit dem Dotterentoderm auf.

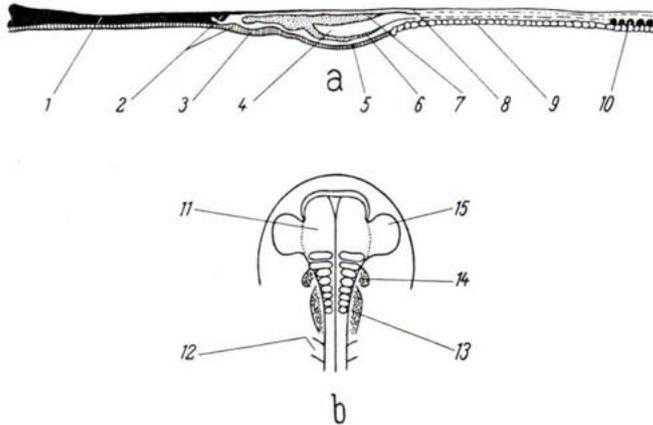


Abb. 4. a) *Ornithorhynchus anatinus* SHAW (Stad. H). Längsschnitt durch das Caudalende des Embryonalbezirkes einer älteren Embryonalanlage. Aus WILSON und HILL 1907 fig. 14. b) Kopfbezirk einer älteren Embryonalanlage von *Ornithorhynchus anatinus* SHAW. Schematisch (Stad. ZZ) aus WILSON und HILL 1907, fig. 15

- 1 Primitivstreifen
- 2 Analmembran
- 3 Allantoisentoderm
- 4 Coelomspalt
- 5 Entoderm der Area pellucida
- 6 Splanchnopleura
- 7 Somatopleura
- 8 Ektoderm
- 9 Entoderm der Area opaca
- 10 Blutbildungszellen
- 11 Hirnanlage
- 12 I. Somit
- 13 IX-X-Neuralleiste
- 14 VII-Neuralleiste
- 15 Trigemimusneuralleiste (Mesektoderm?)

Die weitere Differenzierung des Monotremenkeimes zeigt nur geringe Abweichungen von den Befunden bei anderen Meroblastiern. Die relative Unabhängigkeit des Primitivstreifens und des Primitivknotens bleibt gewahrt. Keineswegs kommt es zu einer Umwandlung des Primitivstreifens in Urdarm. Der Urdarm selbst liefert fortlaufend Zellmaterial für Chorda und Darmdach. Der Primitivstreifen ist mesodermbildendes Primitivorgan. Er verkürzt sich mit fortschreitender Entwicklung.

Somato- und Splanchnopleura differenzieren sich in bekannter Weise. Der Coelomspalt ist sehr eng, die Splanchnopleura sehr dünn. Die Somatopleura besitzt im Bereich der späteren Abgrenzungzone des Embryonalkörpers eine Verdickung. Das unmittelbar kaudal an den Primitivstreifen anschließende Gebiet (Abb. 4a) ist dünn und durchscheinend. Hier findet sich die Anlage der Analmembran, dahinter die Allantoisanlage. Der Coelomspalt fehlt im Bereich der Allantoisanlage. Die Differenzierung des Nervensystems erfolgt in der für Wirbeltiere typischen Weise. WILSON und HILL [1422] beschreiben bei *Ornithorhynchus* eine ausgesprochen deutliche Neuromerengliederung, die als primär aufgefaßt wird. Ob es sich tatsächlich um fundamentale Bildungsprozesse handelt, bleibt abzuwarten. Die Medullarplatte verbreitert sich vor der Somitenzone zur Hirnanlage. Eine scharfe Festlegung einer Hirnrückenmarksgrenze ist nicht möglich. Hervorgehoben sei die außerordentlich starke Ausbildung der Neuralleiste im Kopfbereich von *Ornithorhynchus* (Abb. 4b). Die Abbildungen und Beschreibungen lassen daran denken, daß bei Monotremen in ausgedehntem Maße Mesektodermbildung vorkommen dürfte. Neue Untersuchungen zu dieser Frage sind sehr erwünscht. Ebenso bedarf das Problem der Plakoden bei Monotremen (Schnabelinnervation von *Ornithorhynchus*) dringend einer Neuuntersuchung. Eine Ophthalmicusplakode wurde beim Schnabeltier bisher nicht gefunden.

2. Die Ontogenese der Metatheria (Marsupialia)

Einleitung. Die Frühentwicklung der Beuteltiere zeigt in vieler Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen Prototheria und Eutheria. Damit ist keineswegs gesagt, daß eine direkte Evolutionsreihe von den Monotremen über die Marsupialia zu den Eutheria führen muß. Die evolutiven Beziehungen der drei Säugerstämme werden derzeit noch recht verschieden beurteilt (S. 236). Möglicherweise sind die Monotremen, deren Stammesgeschichte noch im Dunklen liegt, ein früher Seitenzweig der Marsupialierahnen. Auch die phylogenetischen Beziehungen zwischen Marsupialia und Eutheria sind unklar. Viele Sonderspezialisierungen (doppelte Vagina) lassen es nicht annehmbar erscheinen, daß die Beutler als Ahnen der Eutheria aufzufassen sind. Vieles spricht dafür, daß die Pantotheria Ahnenformen der Eutheria sind. Ontogenie und vergleichende Anatomie weisen aber eindeutig darauf hin, daß die Eutheria von reptilähnlichen Formen abstammen, die dotterreiche, meroblastische Eier mit Eischale besaßen, wie wir sie heute noch bei Monotremen finden. Die Ontogenese der Monotremen kann so als gutes Modell für die Ontogenese der unbekannteren Eutheria-Ahnen dienen. Suchen wir nun nach einem Ontogenesetyp, der die Befunde an Monotremen mit denen bei Eutheria verbindet, so läßt sich kein günstigeres Modell ausdenken, als es die Ontogenese der Marsupialia bietet. In diesem Sinn mögen die folgenden Ausführungen verstanden werden. Direkte evolutive Beziehungen von den Prototheria über Metatheria zu Eutheria müssen nicht bestehen. Dennoch muß der Ontogenesetyp der Vorfahrenformen der Eutheria ein Stadium durchlaufen haben, das dem der Monotremen-Ontogenese ähnlich war. Hieran muß sich ein „Metatheria-Stadium“ angeschlossen haben.

Die Frühentwicklung der Metatheria ist nur bei *Dasyurus* und *Didelphis* genauer bekannt. CALDWELL'S frühe Untersuchungen brachten den Nachweis einer Schalenhaut am Ei von *Phascolarctus cinereus* (GOLDFUSS.) [229]. SELENKA'S Bearbeitung der Furchung und Frühentwicklung von *Didelphis marsupialis virginiana* (KERR.) [1142b] ist jetzt in vielen Punkten überholt. Die eingehende Untersuchung von J. P. HILL [602a] über *Dasyurus viverrinus* SHAW ist auch heute noch grundlegend. Der gleiche Autor berichtet [603] über die Frühentwicklung von *Didelphis aurita* WIED. Am besten bekannt ist die Ontogenese von *Didelphis marsupialis virginiana* KERR. [544, 545, 854].

Eizelle. Das unbefruchtete Ei der Marsupialia ist relativ groß im Vergleich mit dem Eutheria-Ei: Durchmesser *Dasyurus quoll* ZIMMERMANN = *D. viverrinus* SHAW: 250 μ , *Didelphis*: 140—160 μ (Eutheria-Ei Durchmesser gewöhnlich kleiner als 150 μ). Wesentlich ist der Nachweis einer Schalenhaut bei allen daraufhin untersuchten Beutlern. Sie wird ebenso wie die Albumenschicht in der Tube abgeschieden und umgibt die lamellär abgelagerte Eiweißhülle. Die Schalenhaut hat primär bei *Didelphis* eine Dicke von etwa 1 μ , verdickt sich aber im Uterus. Die Albumenschicht ist bei *Didelphis* deutlich mächtiger als bei *Dasyurus* (Abb. 5). Gelegentlich kommt es zur Abscheidung einer Eiweißhülle um abgestoßene Tubenepithelien. Das Ei von *Dasyurus* besitzt eine deutliche Polarität durch den Einschluß einer großen Dottervakuole, die als Homologon der soliden Dottermasse der Prototheria aufgefaßt werden darf. Die Ansammlung des Dotters in der Nähe des animalen Poles (Abb. 6) erfolgt zur Zeit der ersten Reifungsteilung im Ovar. Das Verhältnis Deutoplasma zu formativem Cytoplasma beträgt etwa 1:2. Die bei *Dasyurus* beobachtete strukturelle Polarität der Eizelle fehlt bei *Didelphis*. Im Eiplasma sind bei *Didelphis* drei Zonen zu unterscheiden: a) homogene, feingranuläre Marginalzone ohne Deutoplasmartikel, b) breite Zwischenzone mit retikulärem Cytoplasma und reichlich Deutoplasmavakuolen, c) dotterarme zentrale Zone. Eine Dotterpolarität kommt bei *Didelphis* nie zustande.

Die Besamung erfolgt wahrscheinlich im Ovidukt. Die Ovulation erfolgt bei *Didelphis marsupialis virginiana* KERR. spontan. Das Tier ist polyöstrisch (*D. aurita* meist zwei Würfe, *D. virginiana* nur ein Wurf im Jahr). Die Tubenwanderung läuft außerordentlich rasch ab (weniger als 24 Stdn.). In der Regel werden bei einer Ovulation ± 22 Eier ausgestoßen (Zahl der Jungen pro Wurf ± 10). Die Dauer der Gravidität beträgt 12 $\frac{1}{2}$ Tage.

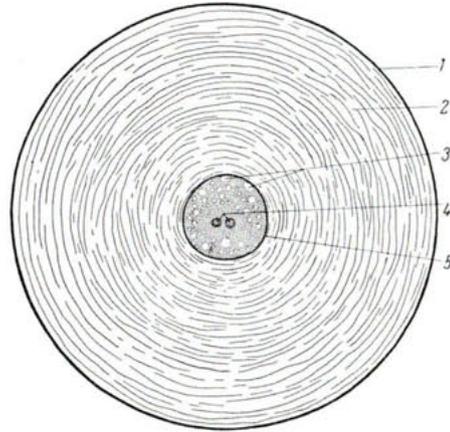


Abb. 5. *Didelphis marsupialis virginiana* KERR. Eizelle mit Albumen und Schalenhaut. Die Vorkerne sind zum Centrum gewandert. Die Dimensionen der Albumenschicht sind nach einem frischen Objekt gezeichnet.

Aus MCCRADY, 1938

1 Schalenhaut 2 Albumenschicht 3 Dottervakuolen
4 Vorkerne 5 Zona pellucida

Das Corpus luteum der Metatheria. Bei *Dasyurus viverrinus* SHAW [1105 a] kommt es zu einer geringen Blutung in den Follikel beim Ovulationsvorgang. Das Corpus luteum ist drei Tage nach der Ovulation voll entwickelt. Zwei – bis drei – kernige Luteinzellen kommen vor. Die Theca interna bildet offenbar nur gefäßführendes Bindegewebe, keine Luteinzellen. Am fünften Tage sind die Gelbkörperzellen vakuolisiert. Das Organ bleibt mindestens acht Wochen aktiv, persistiert aber während der Laktationsperiode. Die Rückbildung geht mit Verfettung der Lutein-

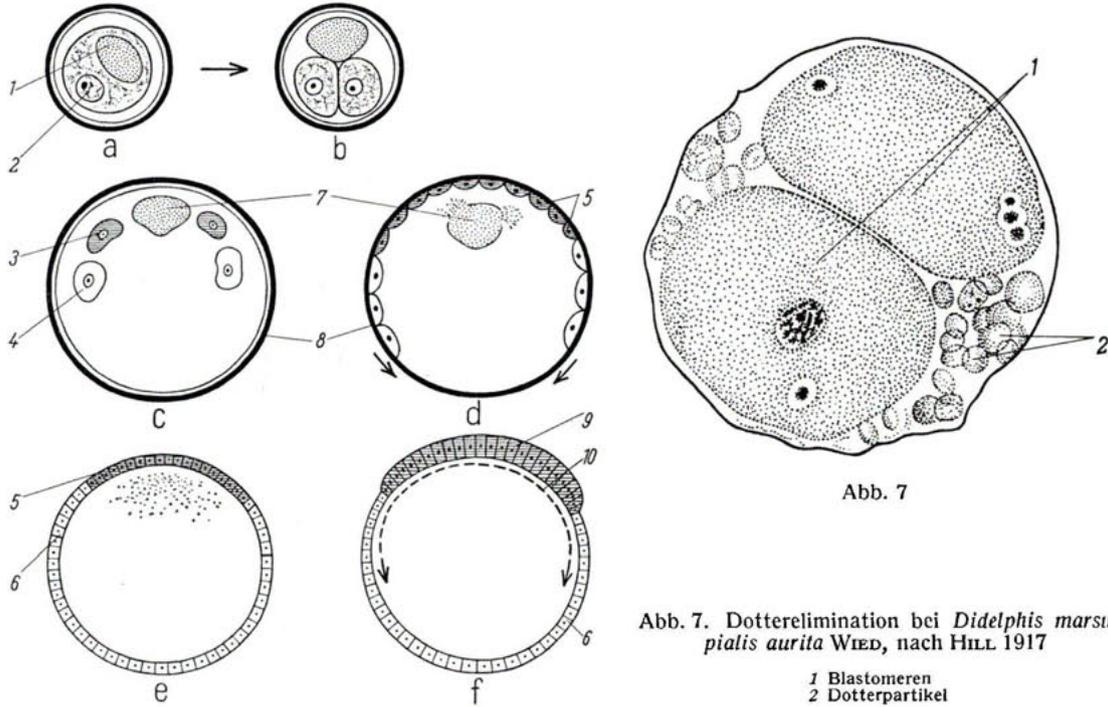


Abb. 6

Abb. 7. Dotterelimination bei *Didelphis marsupialis aurita* WIED, nach HILL 1917

1 Blastomeren
2 Dotterpartikel

Abb. 6. Schema der Furchung, Dotterelimination und Keimblattbildung bei *Dasyurus quoll* ZIMMERMANN im Anschluß an die Befunde von HILL 1910. a, b) Furchung und Dotterelimination. c) Bildung von zwei Zellringen. d) Bildung der Keimblase und Resorption der zerfallenden Dottermasse. e) Keimblase gebildet. Formatives und extraembryonales Areal unterscheidbar. f) Abhebung der Embryonalanlage und Entodermunterwachsung

| | | | |
|---------------------|----------------------|-----------------------------|-------------------|
| 1 Deutoplasma | 4 Untere Blastomeren | 6 Extraembryonales Ektoderm | 8 Schalenhaut |
| 2 Zellkern | 5 Formative Zellen | 7 Dotterkörper | 9 Embryonalbezirk |
| 3 Obere Blastomeren | | | 10 Entoderm |

zellen und Leukocyteninfiltration einher. Schließlich resultiert ein bindegewebiger Narbenkörper. Bei *Perameles* wurden Mitosen in Granulosazellen während der Luteinisierung beobachtet [946 a, b]. Bei *Phascolarctos* persistiert das *Cavum* auch im reifen Gelbkörper. *Didelphis virginiana* ist das Säugetier mit der kürzesten Tubenwanderung (24 Std.). Das Corpus luteum ist noch hohl, wenn der Keim in den Uterus gelangt, wird aber dann sehr rasch solide [843 a]. Mitosen wurden nur in den frühesten Phasen beobachtet. Geringe Ovulationsblutung kommt bei *Didelphis* vor. Die Theca interna beteiligt sich nicht an der Bildung der Drüse. Rückbildung erfolgt zur Zeit der Geburt.

Dotterelimination. Bei den Metatheria kommt Ausstoßung von Deutoplasma (Dotterelimination, Deutoplasmolyse) vor. Die untersuchten Gattungen zeigen aber deutliche Unterschiede. Bei *Dasyurus* ist die Dottervakuole bereits vor der Ovulation am animalen Pol loka-

lisiert [602a]. Diese Dottermasse wird während der ersten Furchungsteilung im ganzen ausgestoßen (Abb. 6a—d). Der eliminierte Dotterkörper ist neben den beiden Blastomeren deutlich erkennbar. Während der Blastocystenbildung wird er ins Innere der Keimblase aufgenommen, zerfällt und wird resorbiert. Das Ei von *Dasyurus* ist also telolecithal und wird sekundär homolecithal. Da der Dotter als Ganzes ausgestoßen wird, läuft die Furchung holoblastisch ab. Da aber der Dotter nicht in den Furchungsprozeß einbezogen wird, kann man mit gutem Recht die Furchung von *Dasyurus* auch als rudimentäre meroblastische Furchung auffassen. Jedenfalls weist dieser wichtige Befund eindeutig darauf hin, daß die Metatheria von oviparen Formen mit meroblastischem Furchungstyp abstammen müssen. Bei *Didelphis marsupialis virginiana* KERR. und *D. m. aurita* WIED. [603] erfolgt die Dotterelimination nicht en bloc, sondern diffus an der Peripherie der Blastomeren (Abb. 7). Dabei kommt es auch zu einer Abstoßung von Cytoplasmateilen, die eine Reduktion des Zellvolumens um etwa 10% verursachen.

Offenbar sind die Stellen der Zelloberfläche, an denen die Ausschleusung von Dotterpartikeln erfolgt, nicht determiniert. Die Dotterelimination ist nie vollständig. Das ausgestoßene Dottermaterial wird langsam, aber vollständig resorbiert.

Furchung, Keimblasenbildung, Entodermbildung. Bei *Dasyurus* sind die beiden ersten Furchungsteilungen meridional, die Anordnung der Blastomeren des 4-Zellstadiums ist also radiär [602a]. Auch die dritte Teilung ist noch meridional. Die acht Furchungszellen sind ringförmig angeordnet und liegen etwas oberhalb des Äquators des Eies. Jede Blastomere zeigt eine deutliche Dotterpolarität. Die vierte Furchungsteilung erfolgt horizontal. Sie führt zur Bildung von zwei Zellringen zu je acht Zellen. Die Blastomeren des unteren Ringes sind dunkler und größer, als die des oberen Ringes (Abb. 6). Die Blastomeren legen sich von vornherein von innen her gegen die Schalenhaut. Beide Zellringe sind streng determiniert. Beide liegen oberhalb des Äquators. Aus dem oberen Zellring geht der Embryonalbezirk (= Formativer Bezirk = Embryonalektoderm + Gesamtentoderm) hervor. Die Blastocyste wird in der Weise gebildet, daß die Zellen des oberen Zellringes proliferieren und ihre Derivate sich allmählich zum oberen Pol hin ausbreiten. Ebenso schieben sich die Derivate des unteren Zellringes zum unteren Pol hin zusammen. Bei *Dasyurus* fehlt also ein Morulastadium vollständig. Die unilaminäre Blastocyste wächst zunächst heran, ohne daß es zur Entodermbildung käme. Dabei wird die Polarität der Keimblase vorübergehend undeutlich. Erst wenn die Blastocyste einen Durchmesser von 3 mm erreicht hat, tritt sie wieder klar hervor, indem die Zellen des formativen Areales sich zu differenzieren beginnen. Die Entodermbildung setzt anschließend ein. Formatives und extraembryonales Areal sind durch eine »sutural line« scharf gegeneinander abgegrenzt. Es ist zu beachten, daß bei *Dasyurus*, — und dieser Befund gilt auch für *Didelphis*, wahrscheinlich für alle Metatheria, — die Anlage des Embryonalkörpers von Anfang an frei in der Oberfläche der Blastocyste liegt, während sie bei Eutheria wenigstens primär von Trophoblast überdeckt ist. Es gibt bei Beuteltieren also keine Entypie des Keimes. Die RAUBERsche Deckschicht (Trophoblastlage über dem Embryonalknoten bei Eutheria) fehlt primär (Abb. 6).

Die Furchung beginnt bei *Didelphis* in der Tube und ist total, fast äqual. Die beiden Vorkerne liegen nach Bildung der zweiten Polocyte in einer relativ dotterfreien Plasmazone nahe der Eioberfläche. Das Ei erreicht das Cavum uteri noch im Vorkernstadium. Die erste Furchungsteilung wird etwa 30 Stdn. nach Eintritt in den Uterus (= 54 Stdn. post cohabit.) beendet. Die Deutung der Furchung von *Didelphis* ist nicht einheitlich. Geringe Größenunterschiede kommen bei den beiden ersten Blastomeren vor. MACCRADY gibt für zwei Blastomeren folgende Durchmesser an $A = 0,099 : 0,07$ mm, $B = 0,082 : 0,061$ mm [854], das entspricht einer Volumendifferenz von 26%. Die beiden ersten Furchungsteilungen laufen meridional ab,

die Spindeln stehen senkrecht zueinander. Die größere Blastomere teilt sich früher, so daß ein 3-Zellenstadium (A_1 , A_2 , B) resultiert. Als Folge hiervon kommt es zu einer kreuzförmigen Anordnung der Blastomeren auf dem 4-Zellenstadium wie bei Eutheria. Radiäre Furchung ist sicher abnorm. Die Zellen des 4-Zellenstadiums sind durch Dotterelimination stark verkleinert, so daß sie den Raum innerhalb der Zona pellucida nicht mehr ausfüllen. Nach MACCRADY lassen sich die individuellen Zellen bis zum 12-Zellenstadium mit Sicherheit identifizieren. Im 16-Zellenstadium ist jedoch eine morphologische Polarität nicht mehr nachweisbar.

Die bei *Dasyurus* während der vierten Furchungsteilung deutliche morphologische Differenzierung der Blastomeren fehlt. Bei *Didelphis* wird die Anordnung der Furchungszellen nun unregelmäßig. Die Zellen rücken auf dem 16-Zellenstadium bereits an die Peripherie, legen sich von innen an die Albumenschicht an und platten sich ab. So entsteht früh eine Blastocyste, ohne daß ein Stadium der Zellringe durchlaufen wird. Die Bildung des Blastocystenstadiums kann also nicht durch Flüssigkeitsansammlung und Dehnung innerhalb einer Morula verursacht sein, wenn ein Morulastadium nicht durchlaufen wird. Die Befunde weisen darauf hin, daß amoeboiden Eigenbewegungen der Furchungszellen, vielleicht Stereotropismus, eine große Rolle spielen. Möglicherweise hat die Zona eine wichtige Bedeutung in diesem Geschehen.

Die Albumenschicht bleibt im Gegensatz zu *Dasyurus* bei *Didelphis* sehr lange erhalten und ist im 16-Zellenstadium noch kaum angegriffen. Die Resorption erfolgt praktisch erst im Stadium der bilaminären Blastocyste. Eine polare Differenzierung der Keimblase wird bei *Didelphis* frühestens auf dem 40-Zellenstadium morphologisch faßbar. Da die Blastomeren sofort an die Peripherie rücken und sich von innen gegen das Albumen pressen und hierbei abplatteln, ist das Stadium der geschlossenen unilaminären Keimblase viel früher erreicht als bei *Dasyurus*. Die Blastocyste ist bei *Didelphis*-Keimen von 40 Zellen stets geschlossen, während eine 130-zellige Blastocyste von *Dasyurus* erst kurz vor dem Schluß steht. Die Blastocysten von *Didelphis* zeigen nun alsbald Einschlüsse einzelner großer Zellen. SELENKA [1142b] hatte diese als »Urentodermzellen« aufgefaßt. Diese Auffassung ist von HARTMAN und J. P. HILL [544, 603] zurückgewiesen worden. Doch haben HARTMAN später und vor allem MACCRADY [545, 854] die Richtigkeit der Deutung von SELENKA anerkennen müssen. Die große primäre Entodermzelle rückt aus dem Verband der einschichtigen Blastocystenwand in die Höhle. Sie ist größer als die übrigen Zellen, nicht weil sie bei der Furchung zurückgeblieben wäre, sondern weil sie sekundär herangewachsen ist. Eine gewisse Polarität ist durch die Tatsache gegeben, daß die gesamten Entodermzellen in einer Hälfte der Blastocyste entstehen. HARTMAN hatte angenommen, daß die größere Blastomere des 2-Zellenstadiums sich langsamer teilt und den Embryonalpol bildet aus dem das gesamte Entoderm entstehen soll., MACCRADY [854] gibt demgegenüber an, daß die größere der beiden Blastomeren sich rascher teilt und vermutlich den abembryonalen Pol bildet. Nach HARTMANS Angabe enthält der Embryonalbezirk einschließlich des Entoderms um 30% mehr Zellen als der Trophoblast, ein Befund, der schwer verständlich ist, wenn man annimmt, daß die prospektiven Zellen des Embryonalpols sich langsamer teilen. Die Frage, ob die beiden ersten Furchungszellen überhaupt determiniert sind, ist morphologisch nicht entscheidbar. Die experimentellen Befunde an niederen Wirbeltieren und an Eutheria zeigen eindeutig, welche engen Grenzen der morphologischen Methode hier gezogen sind (S. 67).

Die Befunde über die Entodermbildung bei *Dasyurus* [602a] sind von besonderem Interesse, weil sie geeignet erscheinen, zwischen den Vorgängen bei Prototheria und Eutheria zu vermitteln. Einzelbeobachtungen an *Macropus* und *Perameles* fügen sich ebenfalls in dieses Bild ein. Die Bildung des Entoderms erfolgt durch Proliferation spezialisierter Zellen aus

der Wand der unilaminären Keimblase im Bereich des formativen Bezirkes. Zu diesem Zeitpunkt hebt sich der Embryonalbezirk durch seine höher kubischen Zellen scharf gegen das plattzellige extraembryonale Areal (Trophoblast) ab (Abb. 6f). Im Bereich des Embryonalbezirkes erscheinen an verschiedenen Stellen dunkle Zellen. Diese lösen sich aus dem Verband der Oberflächenschicht unter lebhafter Mitosetätigkeit und gelangen in tiefere Lagen. Wenn der Embryonalbezirk dreischichtig geworden ist, besteht die untere Zellage bereits ausschließlich aus Entodermzellen. Besonders deutlich wird die Entodermproliferation in den Randbezirken des Embryonalfeldes, das jetzt etwa $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{3}$ der Oberfläche der Blastocyste einnimmt. Diese primären Entodermzellen, die sich ausschließlich durch Segregation und Migration aus dem Embryonalfeld aussondern, bilden das gesamte Entoderm. Die Zellen unterwandern die Keimblasenwand und bilden zunächst eine dünne retikuläre Membran, deren Elemente durch pseudopodienartige Fortsätze in Verbindung treten und sich schließlich zu einer lückenlosen Epithelmembran zusammenfügen. Nach der Auffassung von HILL verläuft also die Furchung bei *Dasyurus* streng determiniert [602a]. Aus den Zellen des oberen Zellringes auf dem 8-Zellstadium entsteht der Embryonalbezirk (= Embryoektoderm + gesamtes Entoderm), aus dem unteren Zellring dagegen das extraembryonale Areal (Homologon des Trophoblasten). HARTMAN war ursprünglich geneigt, ähnliche Entwicklungsabläufe für *Didelphis* anzunehmen. Allerdings sollte nach seiner Auffassung die Polarität bei *Didelphis* erstmalig bei Blastocysten von 40 bis 50 Zellen deutlich werden, indem die Zellen des einen Poles (Embryonalbezirk) größer werden. Demgegenüber kommt MACCRADY [854] für *Didelphis* zu einer völlig abweichenden Deutung auf Grund eines sehr umfangreichen Materials. Danach entsteht das Entoderm über die Urentodermzelle ohne nähere Beziehung zum Embryonalbezirk. Ausbreitung und Zusammenschluß der Entodermzellen zu einer geschlossenen Membran erfolgt in ähnlicher Weise wie bei *Dasyurus*. Nun findet MACCRADY jedoch, daß die im Ver-

Tabelle II

Vergleich der Primitiventwicklung von *Dasyurus* (J. P. HILL) und *Didelphis marsupialis virginiana* (MACCRADY)

| | <i>Dasyurus quoll</i> ZIMMERMANN = D. <i>viverrinus</i> SHAW J. P. HILL 1910 | <i>Didelphis marsupialis virginiana</i> KERR. HARTMAN 1916—1919, MACCRADY 1938 |
|--|--|---|
| Größe der Eizelle | 250 μ | 150 μ |
| Dotter | Dotterpolarität | keine Dotterpolarität |
| Albumendicke | 0,015—0,022 mm | 0,25 mm |
| Eidurchmesser (Ei + Albumen + Schale) | 0,35 mm | 0,6 mm |
| Schalenhaut | vorhanden, Dicke: 1,6—2 μ | vorhanden, Dicke: 1 μ |
| Albumenresorption | früh beendet | spät, auf Stadium der bilaminären Blastocyste |
| Dotterelimination | »en bloc« | diffus, peripher |
| Furchung | total, aequal, radiär, streng determiniert nach HILL | total, nicht völlig aequal, Anordnung der Blastomeren des 4-Zellstadiums, über Kreuz. Vermutlich nicht determiniert |
| Morulastadium | fehlt | fehlt |
| Blastocyste | spät gebildet. Abgeschlossen auf 130-Zellen Stadium | früh, 16-Zellstadium; auf 40-Zellstadium beendet |
| Entodermbildung | durch Segregation und Migration von Zellen des Embryonalbezirkes | durch Urentodermzelle |
| Entypie | fehlt | fehlt |
| Polarität der Keimblase | von vorneherein vorhanden | tritt verzögert auf |

gleich mit den Befunden an *Dasyurus* als Embryonalbezirk gedeutete Zone verdickter Blastocystenwand nicht dem gesamten Ektoderm des Embryonalkörpers entspricht, sondern ausschließlich Medullarplatte aus sich hervorgehen läßt. Bei *Didelphis* gibt es demnach also keine Differenzierung in Embryonalbezirk und indifferentes extraembryonales Gebiet (Trophoblast). Die ganze Wand der unilaminären Blastocyste ist pluripotent. Die eingewanderten Protentodermzellen sollen die Bildung der Medullarplatte induzieren. Die Epidermis des Embryonalkörpers entsteht ausschließlich aus dem plattzelligen Material, das von HILL und HARTMAN als extraembryonales Areal gedeutet wurde.

Die Möglichkeit, aus der Aneinanderreihung von Einzelstadien Rückschlüsse auf das dynamische Geschehen zu ziehen, hat hier offensichtlich ihre Grenze erreicht. Eine Klärung der strittigen Probleme ist nur noch mit experimentellen Untersuchungen, wie sie für Eutheria begonnen wurden, zu erwarten. Für die Auffassung von MACCRADY spricht einmal, daß seine

Tabelle III
Vergleich der Frühentwicklung der drei Stämme der Mammalia

| | Prototheria | Metatheria | Eutheria |
|---------------------|--|--|--|
| Eizelle | sehr groß, polylecithal, Durchmesser: 4—4,5 mm. Dotterpolarität. | klein aber meist größer als bei Eutheria, Durchmesser: 150 bis 250 μ oligolecithal. Dotterpolarität bei <i>Dasyurus</i> vorhanden. | kleiner als 150 μ , oligo-alecithal, keine Polarität, Schalenhaut fehlt stets. Albumen gelegentlich vorhanden (z.B. <i>Oryctolagus</i>). |
| | Albumen und Schalenhaut vorhanden. | Albumen und Schalenhaut vorhanden. | — — — |
| Furchung | meroblastisch, diskoidal | total, äqual oder adäqual | total, äqual |
| Dotterelimination | — — — | Bei <i>Dasyurus</i> Dotterelimination »en bloc«, bei <i>Didelphis</i> diffus, peripher (rudimentäre meroblastische Furchung). | In Spuren gelegentlich nachweisbar (<i>Nyctalus</i> , <i>Cavia</i> , <i>Canis</i> , <i>Felis</i> , <i>Sus</i> , <i>Equus</i>). |
| Blastocystenbildung | Durch Ausbreitung u. Wachstum des extraembryonalen Areales gebildet. Blastocystenhöhle = Subgerminalhöhle. Embryonalbezirk der unilaminären Blastocyste frei und superfiziell. Keine Entypie. Entodermbildung durch Segregation vom Embryonalbezirk bevor die Keimblase vollständig ist. | Durch Ausbreitung der Blastomeren in Kontakt mit der inneren Oberfläche der Zona gebildet. Bei <i>Didelphis</i> bereits sehr früh gebildet (16-Zellstadium). Morulastadium fehlt. Formativer und extraembryonaler Bezirk bei <i>Dasyurus</i> früh determiniert, bei <i>Didelphis</i> zweifelhaft. Blastocystenhöhle = persistierende Furchungshöhle. Embryonalbezirk superfiziell, keine Entypie. Embryonalbezirk bildet bei <i>Dasyurus</i> : embryonales Ektoderm + gesamtes Entoderm. Extraembryonalbezirk bildet: Außenschicht des Chorions und der Omphalopleura, ist homolog dem extraembryonalen Ektoderm der Eutheria. Bei <i>Didelphis</i> Entodermbildung durch Urentodermzelle. Der »Embryonalbezirk« bildet bei <i>Didelphis</i> nur Neuralplatte. | Morulastadium meist vorhanden. Embryonalanlage völlig von den nicht formativen Zellen (= Trophoblast) umhüllt: Entypie des Keimfeldes. Blastocystenhöhle entsteht meist durch Konfluenz intra- und intercellulärer Spalten. Wand der unilaminären Blastocyste primär nur von Trophoblast gebildet. Der Embryonal-knoten bildet in der Regel embryonales Ektoderm und gesamtes Entoderm (entspricht der formativen Region der Metatheria). Der Trophoblast ist dem nicht formativen Areal der Metatheria und dem extraembryonalen Ektoderm der Prototheria homolog. |

Untersuchung an einem wirklich umfangreichen Untersuchungsgut durchgeführt wurde. Wenn der Autor aber geneigt ist, die ganze Keimblase der Beutelratte dem ganzen Ovum der Fische oder Amphibien zu homologisieren, so darf doch nicht übersehen werden, daß extra-embryonales Material (prospektives Amnion und Chorion) in der Blastocystenwand enthalten ist, in der Amphibienblastula aber nicht. Die formale Ähnlichkeit der Befunde an *Didelphis* mit denen an *Dasyurus* läßt weitere Untersuchungen als dringend wünschenswert erscheinen.

Ist die bilaminäre Blastocyste gebildet, so rückt sie sehr schnell in eine exzentrische Lage, da das Albumen am animalen Pol rascher resorbiert wird. Der Durchmesser der Keimblase beträgt in diesem Stadium 0,75 mm. Zu diesem Zeitpunkt setzt die Sekretion von Uterinmilch durch die Drüsen des Uterus ein.

Die Embryonalkörperbildung bei *Didelphis*: Wenn die Bildung einer zweischichtigen Blastocyste erfolgt ist, beginnt die Embryo bildung. Dieser geht eine Resorption der Albumenschicht voraus (siebenter Tag). Gleichzeitig wächst die Blastocyste auf etwa 1mm Durchmesser heran. Der künftige Embryonalbezirk (nach McCrady »Medullarplattenbezirk«), der an der Verdickung der Ektodermzellen kenntlich ist, liegt in unmittelbarem Kontakt mit der Schalenhaut. Bis zum Ende des siebenten Tages wird die Albumenschicht vollständig resorbiert, die Blastocyste hat nun einen Durchmesser von $\pm 1,8$ mm erreicht. Jetzt erscheint im Bereich des Embryonalfeldes der Primitivstreifen. Die Herkunft der ersten Mesenchymzellen ist für *Didelphis* nicht geklärt. Jedenfalls treten die ersten Zellen zwischen Ekto- und Entoderm im hinteren peripheren Bereich des Embryonalbezirkes auf. Der Primitivstreifen verlängert sich. Er ist die einzige Zone des Keimes, in der alle drei Keimblätter vorhanden sind. Vom Primitivstreifenbezirk proliferiert Mesenchym in zwei halbmondförmigen Flügeln nach lateral. Nach der Auffassung von McCrady [854] würde also der Primitivstreifen im Bereich der Medullarplatte entstehen. Wir ziehen es vor, auch weiterhin das in Frage stehende Gebiet der Keimblasenwand als Embryonalbezirk zu bezeichnen, da es sich auch im Sinne von McCrady nicht um die Medullarplatte im morphologischen Sinne, sondern wohl eher um das präsumptive Neuralmaterial handeln dürfte. Solange aber eine Analyse der Gestaltungsbewegungen und der Induktionsphänomene nicht durchgeführt ist, kann eine Darstellung der Ontogenese des Embryonalkörpers sich nur auf die morphologischen Erscheinungen beschränken.

Am Vorderende des Primitivstreifens tritt der HENSENSche Knoten als Verdickung auf. Von hier aus besteht, wie im ganzen Primitivstreifenbereich, intensive Mesenchymproliferation. Als Besonderheit sei hervorgehoben, daß vor dem HENSENSchen Knoten eine Querkommissur des Mesoderms vorkommt. Der Proliferationsprozeß des Mesenchyms läuft recht träge ab. Die Bildung der Primitivrinne und der Primitivgrube erfolgt in der für Säuger typischen Weise. Im vorderen Bereich des Primitivstreifens setzt nun die Umbildung zur Chorda ein (Chordafortsatz). Gleichzeitig wölben sich die Medullarfalten auf. In dem Maße, als die Chorda deutlich wird, verkürzt sich der Primitivstreifen an seinem vorderen Ende, während er kaudal weiterwächst. Im Embryonalbezirk erscheint nun die Stammplatte als verdickte paraxiale Zone des Mesoderms, die im Oberflächenbild durch eine opake Linie gegen das Seitenplattenmesoderm abgegrenzt erscheint. Die Abgliederung der Somiten erfolgt sofort. Der Coelomspalt wird auf dem 4-Somitenstadium sichtbar. Zu diesem Zeitpunkt besteht auch eine kontinuierliche Mesodermverbindung über die Mittelebene hinweg vor dem Kopfende, es existiert also noch kein Proamnion. Die Weiterdifferenzierung der Chorda dorsalis erfolgt kaudal vom Primitivstreifen aus. Im kranialen Bereich ist die Chorda jedoch in das Darmdach eingeschaltet. Sie geht an ihrem Rostralende in eine prächordale Platte über.

Das Gefäßsystem ist bei einem Embryo vom Anfang des neunten Tages (9 Somite) bereits in wichtigen Anteilen gebildet (Abb. 8a). Die paarigen endothelialen Herzsclhäuche gehen rostral in einen mandibularen Kapillarplexus über, aus dem die paarigen dorsalen Aorten hervorgehen. Diese lassen sich nach lateral und ventral bis in das Kapillargeflecht der Area vasculosa verfolgen. Auch der zweite Aortenbogen ist bereits ausgebildet (Abb. 8). Am Kaudalende des Herzsclhäuches treten die kapillären Anlagen der Vv. omphalomesentericae auf. Gleichzeitig sind die Anlagen der Allantoisvenen (Umbilikalvene, diese zunächst nur Sammelvene der seitlichen Rumpfwand und der Armanlage) und die Vena capitis lateralis nachweisbar.

Die Augenanlagen werden in diesem Stadium als Einsenkungen in der weit offenen Hirnplatte (Abb. 8A) sichtbar. Auffallend früh sind auch neben der Medullarplatte im Bereich des Rhombencephalon Ohrplakoden vorhanden (Abb. 8a, m, B). Diese schieben sich kaudal etwas unter die Medullarplatte. Besonders früh tritt das uropoetische System in Form einer verdickten Mesenchymleiste auf. Pronephros, Mesonephros und Wolffscher Gang gehen aus einer einheitlichen, bei *Didelphis* niemals segmental gegliederten Anlage hervor. Ob es sich hierbei um einen primären Zustand oder um eine Kainogenese handelt, läßt sich kaum entscheiden, da für beide Auffassungen Argumente vorhanden sind (S. 23). Von großem Interesse ist die Entwicklung des Branchialapparates (Abb. 8f—l). Ekto- und Entoderm im Kopfbereich sind früh vollständig durch Mesenchym getrennt, so daß alle Schlundtaschen sekundär Kontakt mit der Epidermis gewinnen. Die Bildung der Schlundtaschen (im ganzen 6) erfolgt nun aber im Gegensatz zu den Eutheria vorzeitig vor Bildung eines geschlossenen Darmrohres in der Richtung von kranial nach kaudal. Auch die Lungenanlage erscheint außerordentlich früh und zwar als zweifellos typische (6.) Schlundtasche (Abb. 9). Die entodermale Lungenanlage unterscheidet sich in keinem Punkt von der der übrigen Schlundtaschen. Abweichend ist allein, daß die Lungenanlage nicht zum Kontakt mit dem Ektoderm kommt, weil

Abb. 8. Die Entwicklung und Embryonalkörperbildung von *Didelphis marsupialis virginiana* KERR. (Nach McCrady, 1938). a) Totalpräparat der Embryonalanlage vom Anfang des 9. Tages. A B C Querschnitte des gleichen Keimes. Die Lage der Schnitte ist in a) angegeben. A Augenanlage bei offener Neuralanlage, B erste Schlundtasche bei fehlendem Darmboden, C Schnitt durch kaudales Körperende dicht vor Primitivstreifen. (Nach McCrady Abb. 20.) b) Rekonstruktion der Embryonalanlage vom Ende des 9. Tages. Kopfkappe des Amnions, Kopfkrümmung. (Nach McCrady Abb. 28.) c) Rekonstruktion des Vorderendes des Embryonalkörpers vom 10. Tag (Mitte). Ohrblase geschlossen, vorderer Neuroporus vor dem Schluß. Kopfbeuge. Augenblase, Riechplakode, Cardinalvenen, Schlundtaschen und Kiemenbogenarterien. (Nach McCrady Abb. 36.) d) Rekonstruktion der vorderen Körperhälfte der Embryonalanlage vom Ende des 10. Tages. (Nach McCrady Abb. 39.) e) Rekonstruktion der Embryonalanlage aus der ersten Hälfte des 11. Tages. Starke Krümmung nach dorsal konvex. Kopfganglien. (Nach McCrady Abb. 42.) f—i) Entwicklung des Kiemendarmes mit Schlundtaschen, Rekonstruktionen, Ansicht von links her. f) Ende des 9. Tages, 2 Schlundtaschen, die kaudalen Schlundtaschen als Komplex der Branchialleiste angelegt. g) Anfang des 10. Tages, Lungenanlagen. h) 10. Tag 3 Schlundtaschen, Thyreoidea. i) Ende des 10. Tages 5 Schlundtaschen, Thyreoidea, Lungen und Trachea, Bursa pharyngica. (Nach McCrady Abb. 33.) k) Querschnitt in der Höhe Lungenanlage, Mitte des 9. Tages. (Nach McCrady Abb. 31.) l) Querschnitt durch die Lungenanlage, Anfang des 10. Tages. (Nach McCrady Abb. 31.) m) Querschnitt durch das Hinterkopfgelände der Embryonalanlage vom Anfang des 9. Tages. Labyrinthplakoden, Medullarplatte, Neuralleiste. (Nach McCrady Abb. 21.) n—q) Ausbildung der Herzanlage, Entwicklung der Hemicardia, Vergleich zwischen Hühnchen 25—28 Stdn. Brutdauer (n) und *Didelphis marsupialis virginiana* (9. Tag, o, p, q). (Nach McCrady Abb. 26)

| | | | |
|--|-----------------------------|------------------------------------|------------------------------------|
| 1 Augenanlage, Augenblase | 15 Somite | 29 5. Schlundtasche | 43 Wolffscher Gang |
| 2 Labyrinthplakode, Ohrgrube, Labyrinthorgan | 16 Exocoel | 30 Lungenanlage | 44 Kloake |
| 3 Medullarplatte | 17 Vordere Extremität | 31 Aorta | 45 Thyreoidea |
| 4 Neuralleiste | 18 Herzanlage, Herzscllauch | 32 Arteria umbilicalis | 46 Bursa pharyngica |
| 5 Telencephalon | 19 Endokardschlauch | 33 Arteria omphalomesenterica | 47 Branchialleiste |
| 6 Mesencephalon | 20 Perikard | 34 Vena capitis lateralis | 48 Rachenmembran |
| 7 Rhombencephalon | 21 Dottersackwand | 35 Vena cardinalis anterior | 49 Seesselsche Tasche |
| 8 Neuroporus anterior | 22 Darmrinne | 36 Plexus paracardinalis | 50 Erste Kiemenbogenarterie |
| 9 Primitivstreifen | 23 Darm | 37 Vena cardinalis posterior | 51 Zweite Kiemenbogenarterie |
| 10 Chorda dorsalis | 24 Leber | 38 Ductus Cuvieri | 52 Vena omphalomesenterica |
| 11 Proamnion | 25 1. Schlundtasche | 39 Vena umbilicalis | 53 Riechplakode |
| 12 Amnionhöhle | 26 2. Schlundtasche | 40 Spinalganglien | V, VII, IX, X, XI, XIII Hirnnerven |
| 13 Allantois | 27 3. Schlundtasche | 41 Vaskularisiertes Omphalochorion | 1—7 Kiemenbogenarterien |
| 14 Stammplatte | 28 4. Schlundtasche | 42 Mesonephros | |