



Oscar Hertwig

Strittige Punkte aus der Keimblattlehre der Wirbelthiere

In:

Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. –
Berlin: Verlag der Königlichen Akademie der Wissenschaften (in Commission bei Georg
Reimer)

Jahrgang 1901 : Erster Halbband (Januar bis Juni)

S. 528-533

Persistent Identifier: [urn:nbn:de:kobv:b4-opus4-40727](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:kobv:b4-opus4-40727)



Strittige Punkte aus der Keimblattlehre der Wirbelthiere.

VON OSCAR HERTWIG.

In der Lehre von den Keimblättern der Wirbelthiere weichen die Embryologen in ihrer Beurtheilung einiger sehr wichtiger Verhältnisse noch immer weit aus einander. Zu drei strittigen Fragen wieder von Neuem Stellung zu nehmen gab mir Veranlassung die Herausgabe eines grösseren Handbuches der Entwicklungslehre, für welches ich selbst die Bearbeitung des Capitels von den Keimblättern übernommen habe.

Die eine Frage betrifft das Studium der Gastrula bei den drei höheren Wirbelthierclassen. Bekanntlich hat KUPFFER zuerst bei einigen Reptilien beobachtet, dass sich an ihrem Embryonalschild eine kleine Einstülpung bildet, deren äussere Öffnung er als Urmund, deren Hohlraum er als Urdarm deutete. Der nach vorn gerichteten Einstülpung der Reptilien hat später VAN BENEDES den Kopffortsatz der Säugethiere verglichen und einer kleinen Höhlung, die bei manchen Arten sich findet, dem Chordakanal, ebenfalls die Bedeutung eines Urdarms zugewiesen. RABL, BONNET und Andere haben sich seiner Auffassung angeschlossen. So richtig nun auch die Homologisirung des Kopffortsatzes der Säugethiere und Vögel mit dem Einstülpungsschlauch der Reptilien ist, so kann ich doch auf der anderen Seite die Ansicht der oben genannten Forscher nicht theilen, dass die fraglichen Bildungen der Gastrula-einstülpung der amnionlosen Wirbelthiere entsprechen, und zwar aus mehreren Gründen. Denn einmal ist der Keim der Amnioten zur Zeit, wo bei den Reptilien das Einstülpungssäckchen und bei den Vögeln und Säugethiern der Kopffortsatz entsteht, bereits zweiblättrig. Das tiefer gelegene Blatt liefert die Begrenzung von Darmkanal und Dottersack und entspricht schon in vergleichend anatomischer Hinsicht im Ganzen dem Darmdrüsenblatt oder Entoderm der niederen Wirbelthiere, welches durch die Gastrulation gebildet wird. Es hat daher keinen Zweck, ihm einen besonderen Namen zu geben, wie es von KUPFFER und VAN BENEDES gethan haben, von denen der eine es Paraderm oder Dotterblatt, der andere Léctithophor genannt hat. Zweitens nimmt das Einstülpungssäckchen der Reptilien und der Kopffortsatz der Vögel

und Säugethiere an der Bildung des Darms und seiner Drüsen keinen Antheil; denn sein mittlerer Streifen wird zur Chorda, während seine seitlichen Theile das mittlere Keimblatt liefern und als zwei flügelartige Fortsätze zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwachsen. Das Zellenmaterial entspricht in dieser Hinsicht nur der Zellschicht, welche beim Amphioxus an der Decke des Urdarmes gelegen, sich in Chordaanlage und die beiden Cölomsäcke sondert (der dorsalen Zellenplatte von LWOFF). Es ist daher bezeichnender und zutreffender, wenn man die Einstülpung bei Reptilien Mesodermsäckchen nennt, dagegen nicht Urdarm, von dem er nur einen kleinen dorsalen Abschnitt vertritt, aus dessen dorsaler Wand sich Chorda und mittleres Keimblatt entwickelt. Wenn man die bei den Amnioten beobachteten Verhältnisse auf die entsprechenden Verhältnisse bei den amnionlosen Wirbelthieren zurückführen will, so muss man bei ersteren, wie dies zuerst von WENKEBACH geschehen ist, zwei aufeinanderfolgende Phasen der Gastrulation unterscheiden, ein erstes Stadium, auf welchem sich das Darmdrüsenblatt anlegt, und ein zweites Stadium, auf welchem Chordaanlage und mittleres Keimblatt (also die dorsale Zellplatte des Urdarmes von Amphioxus) zur deutlichen Sonderung gelangen.

Auf dem ersten Stadium ist bei den Amnioten kaum noch zu erkennen, dass sich die Anlage des inneren Keimblattes auf einen Einstülpungsvorgang zurückführen lässt, welcher beim Amphioxus, bei den Fischen, Dipeusten und Amphibien so deutlich ausgeprägt ist; dagegen zeigt die zweite Phase deutlich, dass die mittleren Keimblätter nebst Chordaanlage aus Zellenmassen entstehen, die vom Urmundrand aus zwischen die beiden primären Keimblätter einwachsen: dabei ist sogar eine je nach den Arten grössere oder kleinere Einstülpungshöhle zu beobachten.

In dieser Hinsicht sind die Vorgänge bei den Amnioten als geeignete Beweisstücke für die Richtigkeit der Cölomtheorie zu verwerten. Denn bei den Amnioten ist es ja vollkommen ausgeschlossen, dass das mittlere Keimblatt durch Delamination, sei es vom Ektoderm, sei es vom Entoderm entsteht.

Die zweite strittige Frage ist die Rolle, welche der Urmund bei der Bildung des Wirbelthierkörpers spielt. Nach meiner Ansicht, welche auch von einigen anderen Embryologen getheilt wird, ist dieselbe eine sehr bedeutungsvolle. Denn der Urmund ist an der Bildung der Rückenmark des Wirbelthierkörpers, so weit wenigstens als das Rückenmark reicht, betheilig. Seine Ränder oder die Urmundlippen, an denen sich das äussere in das innere Keimblatt umschlägt, beginnen von ihrer ersten Anlage an, wie ich glaube beweisen zu können, sich längs der Medianebene, nach welcher sie von links und rechts einander entgegenwachsen, zusammenzulegen und in einer Naht zu ver-

schmelzen. Während dies am vorderen Körperende geschieht, wachsen die Urmundlippen nach hinten weiter, so dass der vorn durch die Verschmelzung eintretende Verlust am hinteren Ende wieder ersetzt wird, so lange das Längenwachsthum des Wirbelthierkörpers vor sich geht. Von gegnerischer Seite wird die Verwachsung der Urmundlippen in Abrede gestellt und behauptet, dass das Längenwachsthum der Wirbelthierembryonen von einer besonderen dicht vor dem Urmund gelegenen Wachsthumzone aus erfolge und dass der Urmund verkümmere, bis auf einen Rest, welcher, wie Alle übereinstimmend lehren, zu dem After wird.

Die Streitfrage, wie der Wirbelthierembryo in die Länge wächst, ist eigentlich nicht neu und älter als die Lehre vom Urmund. Zur Zeit, als noch Niemand daran dachte, dass die Primitivrinne der Vögel und Säugethiere dem Urmund der niederen Wirbelthiere homolog sei, haben über ihre Antheilnahme an dem Längenwachsthum des embryonalen Körpers dieselben Gegensätze bestanden. DÜRSY und BALFOUR behaupteten, dass das Wachsthumscentrum für die Längenzunahme unmittelbar vor der Primitivrinne zu suchen sei und dass letztere ein rudimentäres Gebilde sei und allmählich zu Grunde gehe. WALDEYER und LIEBERKÜHN dagegen vertraten, der Eine für den Vogelkeim, der Andere für den Säugethierkeim, den Standpunkt, dass die Axenorgane des Embryo auf Kosten des Primitivstreifens und der Primitivrinne in die Länge wachsen, in ähnlicher Weise, wie sich die Ursegmentplatten nach vorn in immer neue Ursegmente differenziren, und dass bei diesem Vorgang Primitivstreifen und Primitivrinne allmählich aufgebraucht werden. In die Lage versetzt, die strittige Frage von Neuem zu prüfen, komme ich wieder zu dem Endergebniss, dass die Urmund- und Coneresenztheorie die beobachteten embryonalen Vorgänge in der einfachsten Weise erklärt und den Thatsachen am besten entspricht. Einen Hauptbeweis für ihre Richtigkeit sehe ich namentlich in dem Umstand, dass bei den Keimen der verschiedensten Wirbelthiere sowohl auf jüngeren wie älteren Entwicklungsstadien sich immer vor dem vordersten Ende des Urmundes eine Nahtlinie beim Studium von Schnittserien auf das Deutlichste nachweisen lässt. Nahtlinien entstehen im Laufe der Entwicklung bei den Wirbelthieren an verschiedenen Stellen, bei der Umwandlung der Nervenrinne zum Nervenrohr oder bei der Verwachsung der Amnionfalten zum Amnionsack, und dabei spielen sich immer in gleichartiger Weise dieselben Vorgänge ab und liefern bei der Untersuchung von Querschnitten dieselben typischen Bilder. Zwei parallel verlaufende Falten der Keimblätter nähern sich mit ihren Firsten, an denen sich das äussere in das innere Faltenblatt umschlägt, sie beginnen sich von einem Punkte aus dicht aneinanderzulegen und schliesslich zu verschmelzen. So kommt, wie man in der Embryo-

logie sich ausdrückt, eine Naht zu Stande, die aus einem einheitlichen schmalen Zellenstreifen besteht, der sich beiderseits in zwei Blätter, in das äussere und innere Blatt der ursprünglichen Falten, trennt. Die Naht ist stets nur eine vorübergehende Bildung. Sie schwindet allmählich von der Stelle aus, wo sie zuerst entstanden ist, dadurch, dass sich rechtwinkelig zu der Richtung, in welcher die Verschmelzung erfolgt ist, eine Spaltung vollzieht, durch welche ein äusseres Blatt von dem darunter gelegenen in der Nahtlinie getrennt wird und zwei gesonderte Organe gebildet werden.

Es ist nun ein Leichtes, dieselbe Reihe von Vorgängen an Wirbelthierkeimen der verschiedensten Classen an einem kleinen, median und unmittelbar vor dem Urmund gelegenen Bezirk nachzuweisen, wenn man nur sein Augenmerk einmal auf sie richtet. Man hat die Vorgänge bei Selachiern und Teleostiern beobachtet; sehr schön lassen sie sich bei den verschiedensten Arten der Amphibien, bei Anuren und bei Tritonen verfolgen. Ich habe sie jetzt wieder genauer bei Reptilien und Vögeln studirt. Hierauf bezügliche Abbildungen aus Querschnittserien finden sich auch in den Abhandlungen verschiedener Forscher.

Vom niedersten Wirbelthiere, dem Amphioxus, ist zwar das Vorhandensein einer Nahtlinie bei Untersuchungen, die auf ihren Nachweis besonders gerichtet waren, in Abrede gestellt worden. Doch scheint mir dieses negative Resultat wenig in's Gewicht zu fallen, da die Eier des Amphioxus sehr klein sind und die Gastrulae sich nicht für die Schnittführung orientiren lassen. Zur Entscheidung der Frage können aber nur Serien dienen, bei denen die Schnitte genau rechtwinkelig zur Längsaxe angefertigt worden sind. Was wollen daher die hierauf basirten Einwürfe bedeuten gegen die zahlreichen, bei den verschiedensten Wirbelthierarten erhaltenen positiven Ergebnisse? — In manchen Wirbelthierclassen hebt sich die Stelle, wo die Vereinigung der Urmundlippen vor sich geht, durch eine sich deutlich markirende Verdickung gegen ihre Umgebung ab. Bei den Knochenfischen springt die Stelle als kleiner Höcker an dem hinteren Rand der Keimscheibe in der Verlängerung der sich differenzirenden Embryonalanlage hervor und wird als Knopf bezeichnet. Dem Knopf der Teleostier entspricht beim Keim der Säugethiere der HENSEN'sche Knoten, der sich auch am vordersten Ende der Primitivrinne, also des spaltförmigen Urmundes, vorfindet und durch das Zusammenströmen des Zellenmaterials an der Verwachsungsstelle hervorgerufen ist. Eine gleiche Verdickung kommt auch an dem Keim der Vögel am vorderen Ende der Primitivrinne vor, wie von verschiedenen Seiten (VON RABL, SCHAUNSLAND und VON MIR) beobachtet worden ist, und kann auch hier als HENSEN'scher Knoten bezeichnet werden. Der Knopf der Teleostier, der HENSEN'sche Knoten

der Vögel und Säugethiere sind nun nichts Anderes als die am vorderen Rand des Urmundes gelegenen und sich besonders markirenden Nahtstellen. Nach vorn von ihnen geht die Abspaltung des äusseren vom inneren Faltenblatt in der Nahtlinie vor sich.

Eine Ansicht, nach welcher die Lehre von der Verwachsung des Urmunds halb angenommen, halb abgelehnt wird, haben einige Forscher, wie z. B. Kosen, ausgesprochen. Bei den Knochenfischen, meint er, werde die Kopfgegend durch Verschmelzung des linken mit dem rechten Urmundrand gebildet, und auch der früh sich bildende Knopf entstehe durch Vereinigung einer linken und rechten Anlage des Urmundrandes. Nachdem aber einmal der Knopf angelegt sei, stelle er ein selbständiges Wachsthumscentrum der Embryonalanlage dar, welches das Zellenmaterial für das Längenwachsthum des Körpers liefere. Bei dieser Fassung finde ich nur die Vorstellung nicht richtig, dass der einmal angelegte Knopf auf den jüngeren und späteren Stadien der Entwicklung immer ein und dasselbe Gebilde sei; vielmehr ist er nach meiner Auffassung aller einschlagenden Verhältnisse ein transitorisches Gebilde, nämlich die sich als Verdickung markirende Verwachsungsstelle, die sich einerseits in der früher beschriebenen Weise nach vorn in die Axenorgane des Embryo differenzirt und ihr Längenwachsthum vermittelt, andererseits aber von hinten her sich immer wieder ergänzt durch Vereinigung des weiter rückwärts gelegenen Theiles der Urmundränder, bis schliesslich der hinterste Rest des Urmundes in die Afteranlage übergeht. Von dieser Interpretation weicht übrigens die Ansicht von Kosen im Grunde genommen nicht viel ab. Denn auch er lässt den hinteren Körperabschnitt vom Knopf aus gebildet werden unter Zuhülfenahme von Randring- bez. Urmundmaterial. Er setzt also an Stelle der klaren Fassung, gegen welche er polemisirt, nur den unbestimmten und dehnbaren Begriff der »Zuhülfenahme von Randring- bez. Urmundmaterial« und schafft einen künstlichen Gegensatz zwischen dem Entwicklungsmodus der vorderen und der hinteren Körperhälfte.

Einen wichtigen Beweis für die Richtigkeit des von mir angenommenen Standpunktes finde ich endlich in einer Reihe höchst interessanter Missbildungen, die sowohl spontan in der Natur entstehen, als auch durch verschiedene experimentelle Eingriffe, namentlich bei Fisch- und Amphibienciern, leicht hervorgerufen werden können. Ich meine die Missbildung der Spina bifida oder Rückenspalte. Bei Keimen von Forelle und Hecht, sowie namentlich auch vom Frosch, geht durch ihren ganzen Rücken, etwa von der Hinterhauptsgegend an, wenn die Missbildung in hohem Grade entwickelt ist, eine Längsspalte hindurch, durch welche man in die von Dotter ausgefüllte Darmhöhle gelangt. Durch den Längsspalt sind abnormer Weise die median ge-

legenden Axenorgane, Rückenmark und Axenskelet, in zwei symmetrische Hälften getrennt, in eine halbe Nervenplatte, die sich später in ein halbes Nervenrohr umwandelt, und in einen halben linken und rechten Chordastrang, welcher auf diesem frühen Entwicklungsstadium noch die Anlage der Wirbelsäule repräsentirt. Links und rechts grenzt nach aussen an die halbirten Axenorgane in normaler Weise eine Reihe von Ursegmenten an, aus welchen später die Muskelmassen des Körpers hervorgehen. Früher hat man derartige Monstrositäten als Doppelmissbildungen aufgefasst, als zwei auf einem gemeinsamen Dotter entstandene Keime, von denen aber jeder nur aus einer Körperhälfte zusammengesetzt ist. Man hat sie daher Hemididymi genannt. Gegen die Deutung als Doppelbildung sprechen aber zwei wichtige Punkte.

Einmal gehören die beiden sogenannten Hemididymi zu einander, indem der eine die rechte, der andere die linke Hälfte eines normalen Embryo darstellt: auch vereinigen sie sich nach vorn stets in einen gemeinsamen einfachen Kopf mit einem einfachen Gehirn, mit zwei Augen und zwei Ohren. Nach hinten kann sich allerdings die Trennung in zwei Hälften vom Rumpf noch auf den Schwanz fortsetzen, der ebenfalls in einen Doppelschwanz gespalten ist.

Zweitens lehrt die weitere Entwicklung der monströsen Eier, dass in der Regel die Störung noch in einer Weise, wie man es kaum erwarten sollte, ausgeglichen wird. Es beginnen nämlich auch bei hochgradiger Spaltung doch schliesslich noch die beiden getrennten Rückenhälften zu verschmelzen, so dass aus den vermeintlichen Halbembryonen ein ziemlich normaler Vollembryo wird, der häufig nur noch in der Lumbalgegend eine Spur von Spaltung aufweist.

Damit widerlegt sich die Ansicht, dass die Missbildung von einer doppelten halben Embryonalanlage herrühre. Dagegen erklärt sich leicht in einfacher Weise die Entstehung der Spina bifida, wenn wir von der oben begründeten Lehre der Verschmelzung der Urmundlippen ausgehen. Der Spalt in der Rückengegend rührt dann daher, dass in sehr früher Embryonalperiode die normaler Weise erfolgende Verschmelzung der Urmundlippen in Folge irgend einer Schädigung des Eies unterblieben ist, während die Sonderungsprocesse der Keimblätter in Rückenmark, Chorda und Ursegmente ihren Fortgang genommen haben. Die Spina bifida gehört demnach in die sehr formenreiche Gruppe der Hemmungsmissbildungen.