

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Uppsala, Schweden  
[Direktor: Prof. Dr. med. D. E. HOLMDAHL].)

## DIE MORPHOGENESE DES VERTEBRATORGANISMUS VOM FORMALEN UND EXPERIMENTELLEN GESICHTSPUNKT.

Von

D. E. HOLMDAHL.

Mit 15 Textabbildungen.

*(Eingegangen am 23. Dezember 1938).*

Die Morphogenese des Vertebratorganismus ist schon seit der ersten Zeit der modernen Morphologie ein brennendes Problem gewesen und noch in unseren Tagen lenkt diese Frage dasselbe Interesse auf sich. Sie entstand zuerst im Zusammenhang mit der Entdeckung der Keimblätter, Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts, und bereits 1817 konnte PANDER den Ausspruch tun, daß die Keimblätter „durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Tieres bilden.“ C. E. VON BAER (1828) bezeichnete danach die Keimblätter als die Fundamentalorgane des Tierorganismus. Wir treffen also hier zum erstenmal eine klare morphogenetische Auffassung.

In der letzten Hälfte des vorigen Jahrhunderts wurde die Frage Gegenstand eingehendster deskriptiver Analyse. Es galt zunächst, eine Vorstellung von der Entstehung der Keimblätter zu erlangen. Hierbei wurde sehr bald klar, daß diese Entstehung in Zusammenhang mit der Bildung und Entwicklung des Urmundes bei den niederen und des Primitivstreifens bei den höheren Vertebraten stand. Um diese passagären embryonalen Organe spielte sich die Gastrulation ab, wobei die Keimblätter aufkamen.

Die Natur des Gastrulationsprozesses wurde sorgfältig studiert. Den fraglichen, komplizierten Entwicklungsverhältnissen auf deskriptivem Wege beizukommen, stieß auf sehr große Schwierigkeiten. Hiervon zeugt die eingehendste, umfassendste und gewissenhafteste Bearbeitung von Material verschiedener Klassen und Arten von Vertebraten, welche aus der letzten Hälfte des vorigen Jahrhunderts vorliegt.

Trotz der vielen formalen Unterschiede, welche die verschiedenen Klassen aufweisen, führte die deskriptive Analyse von totem Material doch zu einem gewissen Grad einheitlicher Auffassung von der Natur der Gastrulation bei den Vertebraten. Dies erhielt seinen Ausdruck in einer Anzahl Theorien, lanciert von den hervorragendsten Morphologen jener Zeit. Hierher gehören vor allem die Gasträatheorie (E. HAECKEL), die Cöломtheorie (O. und R. HERTWIG), die Paroblasttheorie (W. HIS), die Konkreszenztheorie (W. HIS) und die Urmundtheorie (O. HERTWIG). Durch die drei erstgenannten Theorien versuchte man, die Entstehung der Keimblätter einheitlich zu erklären, in den beiden letzten markierte man die Homologie zwischen Urmund und Primitivstreifen.

Es ist klar, daß die experimentelle Keimblätterforschung, die schon um die letzte Jahrhundertwende eingeleitet wurde (O. HERTWIG, 1892, FR. KOPSCH, 1902 m. a.), und welche besonders während der letzten Jahrzehnte einen bedeutenden Umfang erreicht hat, ganz neue Gesichtspunkte an das Gastrulationsproblem

gelegt hat. Die alten, auf deskriptiver Forschung basierten Theorien haben daher nunmehr das Wesentliche ihrer Aktualität verloren, wenngleich sie hier und da in modernen Darstellungen erwähnt werden.

Die vorexperimentelle deskriptive Epoche der Keimblätterforschung führte indessen zu einer äußerst tiefgehenden formalen Kenntnis, die trotz der Unbeständigkeit der Theorien für alle Zeiten ihren Wert behalten wird. Es ist nur die Deutung der Form, welche wechselt. Die exakte Formkenntnis ist an und für sich unveränderlich.

Diese Feststellung fordert in unseren Tagen besondere Beachtung. Denn, wie ich früher wiederholte Male betont habe (1933, 1935 und 1936) leidet die experimentelle Forschung unserer Zeit auf dem Gebiete der Keimblätterlehre an mangelnder Rücksichtnahme und Respekt für die Form und Formrelation. In meiner Kritik (1935) über FR. KOPSCH'S Darstellung (1934) komme ich zu folgendem allgemeinem Schlußsatz: „KOPSCH hat in diesem gegen mich gerichteten Angriff gezeigt, wie gefährlich es ist, seinen experimentalanalytischen Untersuchungen keine eingehende formanalytische Prüfung vorausgehen zu lassen. Versäumt man dies, wird die Deutung des experimentellen Versuches oft unsicher und irreleitend.“ R. WETZEL schließt sich in seiner letzten großen experimentalanalytischen Arbeit (1936) dieser Meinung mit folgendem Ausspruch an: „Es ist damit in einem konkreten Beispiel der Finger in die Wunde gelegt, an der, in einer Überschätzung des Experiments gegenüber nicht — experimenteller Untersuchung der Form, die ganze wissenschaftliche Biologie (und Medizin) leidet.“

Es sind besonders zwei rein experimentelle Untersuchungen auf dem Gebiete der Keimblätterlehre aus den letzten Jahren, welche beleuchten, daß die genannten Warnungen fortwährend berechtigt sind. Ich verweise auf J. H. BIJTEL'S Arbeiten (1930, 1931 und 1936), aber vor allem auf J. PASTEELS' umfassende Untersuchungen (1936 und 1937) über die Gastrulation bei Teleostiern, Reptilien und Vögeln.

Wenn wir vorerst von allen Theorien Abstand nehmen, sowohl früheren, auf formal deskriptiver Analyse basierten, als auch späteren, auf experimentellen Untersuchungen gegründeten, wie die Frage nach den topographischen Verhältnissen der präsumptiven Organanlagen vor dem Einsetzen der Gastrulation, Zellbewegungen, Wachstumszentren usw., sind wohl alle Autoren über folgende formale Geschehnisse einig, welche stets ihre Gültigkeit im wechselnden Spiel der Theorien behalten müssen.

Beim Einsetzen der Gastrulation erscheint das passagäre embryonale Organ, bei den niederen Vertebraten Urmund (Blastoporus), bei den höheren Primitivstreifen genannt. Daß es sich hierbei um ein und dasselbe Organ handelt, obwohl die Form sehr variiert, ist allgemein akzeptiert<sup>1</sup>. Weiter dürfte man festlegen können, daß im Zusammenhang mit der Entstehung und Entwicklung dieses Organs die Keimblätter, die als Ekto-, Meso- und Entoderm (G. J. ALLMAN, 1853) oder

<sup>1</sup> Auch von J. PASTEELS (1936, S. 752): « La ligne primitive est incontestablement un blastopore ».

Ekto-, Meso- und Entoblast<sup>1</sup> bezeichnet werden, aufkommen und sich ausbilden. Diese Keimblätter sind anfangs ganz getrennt voneinander, außer in den Urmundkanten bzw. im Primitivstreifen, wo sie in eine gemeinsame Zellmasse übergehen<sup>2</sup>.

Ein anderes Verhältnis, das wohl nicht geleugnet werden kann, ist, daß der junge Urmund bzw. Primitivstreifen sich einmal mit seiner vorderen Grenze in der Gegend des werdenden Hinterkopfes befindet, aber während der fortwährenden Keimblätterrausbildung rasch nach hinten in der Mittellinie der Embryonalanlage verschoben wird. Ferner sind wohl alle damit einverstanden, daß, wenn die Keimblätter eine gewisse Entwicklung erreicht haben, die Anlegung der definitiven Organe von diesen aus beginnt. Diese Entwicklung geschieht in kranio-kaudaler Richtung. Urmund bzw. Primitivstreifen halten sich zu Anfang ständig kaudal von der fortschreitenden Neubildung der definitiven Organe, verschwinden aber bald als formale Bildungen. Dies geschieht dadurch, daß das Zellmaterial in den vorderen Urmundkanten sowie im vorderen Teil des Primitivstreifens in eine knospenförmig hervorragende Bildung, die Schwanzknospe oder richtiger Rumpfschwanzknospe<sup>3</sup> (the tail bud, le bourgeon tronco-caudal) übergeht. Bei der Entstehung der Schwanzknospe placiert sich der Blastoporus ventral von der Schwanzknospbasis und wird Analöffnung. Dasselbe gilt auch vom hintersten Teil des Primitivstreifens, der zur Kloakenmembran umgewandelt wird.

Ist diese allgemeine Schilderung des formalen Verlaufes richtig, so folgt daraus, daß die Morphogenese des Vertebratorganismus ziemlich kompliziert sein muß. Zuerst werden durch den Gastrulationsprozeß die beiden passagären Embryonalorgane, Urmund bzw. Primitivstreifen und die Keimblätter gebildet, und danach werden die definitiven Organe von den Keimblättern angelegt. Diese Anlegung der definitiven Organe geschieht in kranio-kaudaler Richtung (the „law“ of cephalocaudal differential growth, B. F. KINGSBURY, 1932). Nur eine kleine Mittelpartie des Körpers kann, was vorausgesetzt werden muß, direkt aus der gemeinsamen Zellmasse in der dorsalen Urmundlippe bzw. im vorderen Ende des Primitivstreifens entstehen (D. E. HOLMDAHL, 1925). Dies betrifft nur die Chorda, das unterliegende Darmrohrentoderm und die Bodenpartie der Neuralrinne.

Von diesen formalen Gesichtspunkten aus scheint es ganz natürlich, daß die deskriptive Morphologie gegen Ende des vorigen Jahrhunderts zur Theorie von der Spezifität der Keimblätter gelangte, die von den hervorragendsten Embryologen jener Zeit verfochten wurde. H. E. ZIEGLER (1902) formuliert die Theorie auf folgende expressive Art:

„Im übrigen ist es ausgeschlossen, daß ein Keimblatt Gewebe erzeuge, welche ihm nicht zukommen, z. B. daß das Entoderm Knorpel und Knochen hervorbringe . . . Wenn bei den Wirbeltieren die Gastrulation beendet ist und die Keimblätter gebildet sind, so haben diese Keimblätter ganz getrennte Aufgaben in bezug auf

<sup>1</sup> Es scheint mir klar, daß die Benennung *-blast* besser sei, von J. PASTEELS Gastrulationsauffassung aus. Vom formalen Gesichtspunkt aus ist die gewöhnliche Benennung *-derm* richtiger.

<sup>2</sup> Dies gilt ebenfalls vom Entoderm im vorderen Teile des Primitivstreifens, auch bei Tieren ohne *Canalis neurentericus*.

<sup>3</sup> In der Fortsetzung benenne ich diese Bildung der Kürze halber Schwanzknospe.

ihre Beteiligung an den Organen und die Bildung der Gewebe. Dieser Satz spricht die Lehre von der *Spezifität der Keimblätter* aus, welche eines der wichtigsten allgemeinen Resultate der embryologischen Forschung ist.“

Diese Theorie, welche den allergrößten Einfluß auf das morphologische Denken gehabt hat, und deren Wirkungen sich immer noch weit über das eigene Arbeitsfeld der Morphologie erstrecken (Pathologie, Medizin), stellt erstens fest, daß die definitiven Organe von den Keimblättern gebildet werden und zweitens, daß jedes Keimblatt seine gesetzmäßige Funktion bei der Anlegung von Gewebe und Organ hat.

Auch diese Theorie ist bereits von ihrem Schicksal erreicht worden. Ihre Allgemeingültigkeit kann in den beiden genannten Beziehungen nicht länger verteidigt werden (D. E. HOLMDAHL, 1925, 1928, 1936; K. PETER, 1926 u. m. a.).

Was die Bildung der definitiven Organe aus den Keimblättern betrifft, ist es natürlich nicht möglich zu leugnen, daß diese Entwicklung existiert. Dies zu tun, wäre gleichbedeutend mit der Verneinung der Keimblätterexistenz, was nie geschehen dürfte, wenigstens nicht vom formalen Standpunkt aus. Aber diese Entwicklung gilt nur von einem Teil des Vertebratorganismus. Bei der Entstehung des hinteren Rumpfteiles und Schwanzes treffen wir weit kompliziertere Entwicklungsverhältnisse (D. E. HOLMDAHL, 1925).

Die alte Morphologie hat dies nicht ganz übersehen. Wie ich in früheren Publikationen wiederholte Male gezeigt habe (1925, 1933, 1936), betonen sowohl O. HERTWIG (1906), FR. KEIBEL (1910 und 1913) und viele andere mit besonderem Nachdruck, daß die Körperentwicklung nach der Schwanzknospenanlegung und nach Abschluß der Keimblätterbildung nicht beendet sei. Neue Teile des Körpers werden nach ihrer Meinung in kranio-kaudaler Richtung von der „kleinzelligen Masse“ oder „indifferenten Zellmasse“, welche die neugebildete Schwanzknospe ausfüllt, weitergebildet. Erst wenn diese verbraucht ist, sind alle Segmente des Körpers entstanden.

Diese Feststellung, welche unter anderem die beiden eben erwähnten berühmten, deskriptiven Morphologen konstatiert haben, fand keine besondere Beachtung. Es betraf nur die Schwanzbildung und möglicherweise auch die Entwicklung einiger kaudaler Rumpfssegmente (FR. KEIBEL). Diese Entwicklung galt nur als Ausnahme zur Bekräftigung der Regel, daß die definitiven Organe von den Keimblättern angelegt werden. Die Gültigkeit der Keimblätterlehre in diesem Punkt verblieb noch eine Zeit ziemlich unerschütterlich, trotz dieser Unstimmigkeit.

In dieser Ausgangslage griff ich 1925 die Frage nach der Gültigkeit der Keimblätterlehre betreffs des hinteren Teiles des Vertebratorganismus auf. Nach einer eingehenden morphologischen Analyse der Verhältnisse bei einer Mehrzahl Arten von Vögeln und Säugetieren samt Mensch, kam ich zu dem Schluß, daß nicht nur der Schwanz, sondern auch ein großer Teil des Rumpfes sich direkt aus der kaudalen gemeinsamen Zellmasse entwickeln müsse. Ohne direkte Untersuchungen an niederen Vertebraten vorzunehmen, konnte ich auf Grund bekannter, formal deskriptiver und experimenteller Verhältnisse davon ausgehen, daß die Amphibien gleichartige Entwicklungsprozesse aufweisen. Durch experimentelle Untersuchungen am Huhn (1924—1925, 1925, 1933) konnte ich zeigen, daß der größere Teil des Rumpfes und Schwanzes aus der gemeinsamen kaudalen Zellmasse entstehen muß.

Um diesen Unterschied der Entwicklung in den vorderen und hinteren Teilen des Vertebratorganismus klar zu markieren, benannte ich (1925) die beiden Entwicklungsformen *primäre* und *sekundäre Körperentwicklung*. Die primäre Körperentwicklung ist dadurch gekennzeichnet, daß vor der Anlegung der definitiven Organe (möglicherweise von einer kleinen Mittelpartie vom Hinterkopf nach hinten abgesehen) das Keimblätterstadium passiert wird, die sekundäre dadurch, daß ein Zwischenstadium der Keimblätter fehlt.

Dieser Auffassung einer getrennten Morphogenese in den vorderen und hinteren Teilen des Vertebratorganismus schloß sich früh K. PETER (1926) an. Später (1934) bewies er, daß diese beiden Entwicklungsformen, indirekte (primäre) und direkte (sekundäre) Körperentwicklung, bei den Reptilien vorhanden sein müssen.

Auch R. WETZEL hat diese Frage einer eingehenden formalen und experimentellen Analyse unterworfen. In zwei gründlichen und erschöpfenden Arbeiten (1929 und 1936) über die Entwicklung des Huhnes kommt er im Prinzip zum gleichen Resultat wie ich. Es gibt eine primäre und sekundäre Körperentwicklung nach meiner Definition. Dasselbe setzt auch L. GRÄPEE (1933) voraus, sogar FR. KOPSCH (1934), ferner K. FRÖHLICH (1936), J. GALLERA (1937) und viele andere. Die Frage, worüber noch gestritten wird, gilt nur der Grenzbestimmung, nicht der Existenz dieser beiden Entwicklungsformen, was auch von J. PASTEELS klar und deutlich hervorgehoben wird (1937, S. 458).

In den zuvor erwähnten Arbeiten von J. H. BIJTEL und J. PASTEELS wird trotz früherer Übereinstimmung im Prinzip mit großer Schärfe geltend gemacht, daß die Morphogenese des Vertebratorganismus einheitlich sei. J. PASTEELS (1937, S. 485) faßt dies in seiner letzten Arbeit über die Vögel in folgender Weise zusammen: «La morphogénèse des Chordés est unitaire pour *tout* le corps embryonnaire; il n'y a pas de morphogénèse 'secondaire', *qualitativement* différente pour la partie postérieure du tronc et la queue.» An einer anderen Stelle derselben Arbeit (S. 458) bezeichnet er die Fragestellung bezüglich der primären und sekundären Körperentwicklung ganz einfach als falsch.

Da ich der Meinung bin, daß er auf Grund seiner eingehenden und in vieler Hinsicht interessanten Untersuchungen über den Verlauf des Gastrulationsprozesses bei den Vertebraten in keinerlei Weise berechtigt sei, diesen kategorischen Schluß zu ziehen, muß ich in einigen wichtigen Punkten seine Darstellung behandeln. Wie ich zuvor angedeutet habe, wird es sich zeigen, daß die falschen Schlußfolgerungen auf einer allzu einseitigen experimentellen Einstellung und Außerachtlassung einer gründlichen formhistorischen Orientierung beruhen.

Vorerst muß ich konstatieren, daß keiner der beiden genannten Verfasser jene Entwicklung, die nach der Schwanzknospenanlegung vor sich geht, mehr eingehend studiert hat, weder formal noch experimentell.

Dies gilt von J. H. BIJTELS Arbeiten (1930, 1931 und 1936), aber auch von J. PASTEELS' Untersuchungen (1936 und 1937). Letzterer behandelt zwar in besonderen Kapiteln die Natur, Entstehung und Entwicklung der Schwanzknospe, stützt jedoch dieses Studium ausschließlich auf die Analyse einiger Transversalschnitte, von denen keine abgebildet sind.

Für eine unbeirrte Einstellung muß es deshalb merkwürdig erscheinen, daß ein bestimmtes Urteil ohne weiteres über eine Entwicklung gefällt wird, die praktisch genommen nicht Gegenstand der Untersuchung gewesen ist, denn, wie ich gezeigt habe, beginnt die eigentliche sekundäre Körperentwicklung erst nach der Bildung der Schwanzknospe. Allein diese Tatsache hätte zu einiger Vorsicht in der Beurteilung mahnen müssen.

Bevor man dazu Stellung nimmt, ob es berechtigt sei, von einer zweifachen Morphogenese bei den Vertebraten zu sprechen, ist es notwendig, sich genau über die formale Lage bei der Entstehung und der darauf folgenden Entwicklung der Schwanzknospe zu orientieren. Unabhängig von allen Gastrulationstheorien, ob sie auf formaler oder experimenteller Analyse beruhen oder auf beiden, liegen gewisse bekannte, formale Verhältnisse vor, die stets ihren wahren Wert behalten müssen, und auf welchen jede Experimentalanalyse und jedes Theoretisieren aufgebaut werden muß.

Hierzu rechne ich vor allem, daß der Primitivstreifen eine gemeinsame Zellmasse bildet, ein Blastem (une foule, gemäß J. PASTEELS), von welchem alle Keimblätter ausgehen. Bei den Amphibien entspricht diese Zellmasse den Zellen in den Urmundkanten (FR. KEIBEL, 1913) bzw. der Urmundnaht (O. HERTWIG, 1906) oder dem Primitivstreifen des Froschies (A. BRACHET, 1902).

Diese Zellmasse wird während der Entwicklung kräftig vergrößert. Während der zuvor erwähnten Kaudalverschiebung bildet sie nicht direkt die definitiven Organe, abgesehen von der oben erwähnten kleinen Mittelpartie des Embryonalkörpers vom Hinterkopf nach hinten. Die Schwanzknospe wird gerade von dieser sich ständig vergrößernden Zellmasse aufgebaut, welche allmählich die neugebildete Schwanzknospe ausfüllt.

Unmittelbar vor oder während der Entstehung der äußerlich zum Vorschein kommenden Schwanzknospe haben die definitiven Organe während ihrer kaudalen Neubildung von den Keimblättern die gemeinsame Zellmasse, die bei der Entstehung der Schwanzknospe eine gesammelte Einheit darstellt, sozusagen eingeholt und gehen ohne Grenze in dieses Blastem über. Das betrifft sowohl Neuralrohr (bzw. Neuralplatte) als auch Chorda, Entodermrohr und das laterale Mesoderm.

Dies ist die *formale Startlage* beim *Einsetzen* der eigentlichen *sekundären Körperentwicklung*. Daß die Formentwicklung die oben geschilderte ist,

die zu dieser bedeutungsvollen Startlage führt, ist durch eine große Anzahl eingehender Analysen bewiesen worden. Die hervorragenden deskriptiven Morphologen O. HERTWIG (1906) und FR. KEIBEL (1910 und 1913) haben bereits hierauf aufmerksam gemacht. Ich selbst habe es an einer großen Anzahl Arten unter den Amnioten in mehreren morphologischen Analysen (1925, 1928, 1933, 1934 und 1935) gezeigt. Auch R. WETZEL, der in seiner ersten umfassenden experimentellen Arbeit (1929) die Entwicklung des Huhnes einer gründlichen formhistorischen Analyse unterworfen hat, faßt das formhistorische Geschehen in gleicher Weise auf.

Unter vielen anderen hat B. F. KINGSBURY (1932) in einer eingehenden und umfassenden formhistorischen Studie diese Frage behandelt. Er spricht von "a continuity of neural tube, notochord, mesoderm, and entoderm through the caudal mass of the tail bud" und konstatiert, "that the existence of a continuity in the tail bud is of universal occurrence among vertebrates".

*Es ist gerade diese Kontinuität mit der kaudalen Zellmasse, welche die formale Startlage für die sekundäre Körperentwicklung bei der neugebildeten jungen Schwanzknospe auszeichnet. Die axialen definitiven Organe und das laterale Mesoderm gehen ohne Grenze in ein gemeinsames Blastem über.*

Wichtig ist indessen, hier hervorzuheben, daß diese Kontinuität vom rein formalen Standpunkt aus nichts Neues für die Schwanzknospe ist, was ich schon früh (1925) stark betont habe, und worauf später auch B. F. KINGSBURY (1932) unabhängig von mir die Aufmerksamkeit richtet. Wie bereits gezeigt, gibt es schon von Beginn der Gastrulation eine solche Kontinuität mit der gemeinsamen Zellmasse des Urmundes und Primitivstreifens. Aber es ist hier von Bedeutung zu konstatieren, daß dies von der Verbindung zwischen den drei Keimblättern mit der gemeinsamen Zellmasse gilt und nicht von den ausgebildeten definitiven Organen, denn diese erhalten erst unmittelbar vor und nach Anlegung der Schwanzknospe in ihrer Gesamtheit die Verbindung mit der einheitlichen und gemeinsamen Zellmasse der Schwanzknospe. Dies ist eine sehr wichtige formale Distinktion, die kein Theoretisieren leugnen dürfte.

Es ist deutlich, daß der Übergang der früheren Entwicklung zur Startlage für die eigentliche sekundäre Körperentwicklung nicht auf einmal geschieht. Vor der Schwanzknospenanlage vergrößert sich, wie zuvor gezeigt, die gemeinsame Zellmasse immer mehr während der letzten Entwicklungsphase des Urmundes und Primitivstreifens. Unterdessen nähern sich die von den Keimblättern entwickelten definitiven Organe der gemeinsamen Zellmasse, um allmählich in dieselbe überzugehen. Dieser Anschluß erfolgt zuerst in der Mittellinie (Mittelpartie der Neuralplatte, Chorda und unterliegendes Entoderm), breitet sich jedoch während der andauernden Vergrößerung immer mehr nach den Seiten aus. Unmittelbar vor oder während der Ausbildung der äußerlich hervortretenden Schwanzknospe ist dieser Anschluß komplett. Wir sind mit anderen Worten zu der vorher geschilderten morphologischen Startlage für die eigentliche, d. h. vollständige sekundäre Körperentwicklung gelangt.

Diese Entwicklung habe ich bereits 1925 eingehend behandelt und 1933 am Huhn weiter auseinandergesetzt. Es ist dies Verhältnis, welches mich veranlaßt hat, hervorzuheben, daß man voraussetzen muß, daß eine kleine Mittelpartie des Körpers während des Keimblätterstadiums aus der gemeinsamen Zellmasse schon vor der Schwanzknospenbildung hervorgehen müsse.

Der geschilderte, sukzessive Übergang führt auch gewisse Schwierigkeiten der Grenzbestimmung mit sich und erklärt ferner die verschiedenen Aufgaben an der Grenze. Diese Frage wird in unserem Zusammenhang nicht näher behandelt. Hauptsache ist hier die Konstatierung, daß die Entwicklung mit dem ersten Auftreten der Schwanzknospe *definitiv in eine neue formale Lage* gekommen ist, die danach bestehen bleibt. Welch tiefgehende Bedeutung diese neue formale Lage für z. B. die formale Genese des Neuralrohrs und damit auch für das Verständnis der Spina-Bifida-Mißbildungen erhält, habe ich in verschiedenem Zusammenhang (1925 und später) gezeigt.

Was geschieht nun während der fortschreitenden Entwicklung aus dieser Lage, die ich hier als Startlage für die vollständige sekundäre Körperentwicklung bezeichnet habe? Vom äußeren Formgesichtspunkt aus kann man zuerst feststellen, daß die hintere Körperpartie an Länge stark zunimmt, während gleichzeitig die gemeinsame Zellmasse in der Spitze der Schwanzknospe allmählich vermindert wird (D. E. HOLMDAHL, 1925, 1928, 1933, 1935; B. F. KINGSBURY, 1932 u. m. a.). Wenn alle Segmente gebildet sind, verschwindet sie ganz und gar. Weiter lehrt das Formstudium, daß, wenn die Schwanzknospenbildung zuerst hervortritt, knapp die Hälfte der Körpersegmente gebildet ist (Vögel, Säugetiere und Mensch), weshalb die andere Hälfte während der Schwanzknospenbildung entstehen muß (D. E. HOLMDAHL, 1925). Entsprechende Verhältnisse liegen auch bei den Reptilien vor (K. PETER, 1934). Die Entwicklung bei den Amphibien wird deutlich durch B. F. KINGSBURYS Abbildungen demonstriert (z. B. Abb. 14 in dieser Arbeit).

Wie entsteht diese hintere Hälfte des Vertebratorganismus? Von formalem Gesichtspunkt aus kann man sich nur drei Möglichkeiten denken. Erstens, daß der kräftige kaudale Längenzuwachs nach der Schwanzknospenbildung auf einer starken Streckung des hinteren ausdifferenzierten, aber noch nicht segmentierten Stückes des Embryonalkörpers beruhe, d. h. des kurzen Teiles zwischen dem letzten Segmentpaar und der gemeinsamen kaudalen Zellmasse, die nichts mit diesem Zuwachs zu tun hat. Zweitens, daß die gemeinsame Zellmasse sukzessiv in Neuralrohr (bzw. Neuralplatte), Chorda, Darm und laterales Mesoderm übergehe und hier neue Teile bilde. Die dritte Möglichkeit besteht in einer Kombination beider genannter Entwicklungsformen.

Es scheint mir von besonderer Bedeutung, diese formalen Unterscheidungen klar zu erfassen; denn erstens zeigen sie, daß die fragliche Entwicklung nichts mit der Gastrulation zu tun hat, die formal gesehen, bereits abgeschlossen ist, und zweitens wird die Stellungnahme zu den verschiedenen Möglichkeiten ausschlaggebend für das berechnete der Frage einer zweifachen Morphogenese des Vertebratorganismus, einer primären und sekundären Körperentwicklung.

Aus den vorliegenden Untersuchungen erhellt, daß es sich während der Schwanzknospenbildung in allen wesentlichen Teilen um diejenige Entwicklungsform handelt, welche unter die zweite Möglichkeit fällt.



Dies macht schon die bloße Formanalyse in hohem Grade wahrscheinlich. Wie schon hervorgehoben, hielt deshalb bereits die alte Morphologie für selbstverständlich, daß es sich um die Frage einer Neubildung aus der kaudalen Zellmasse handelt (O. HERTWIG, FR. KEIBEL u. a.). Durch eigene gründliche Formstudien (1925) habe ich gezeigt, daß man vom formanalytischen Gesichtspunkt aus sich keine andere Entwicklungsform denken kann.

Indessen muß man eingestehen, daß das Formstudium allein keine definitive Antwort auf diese Frage geben kann. Das Experiment muß hinzugezogen und so gerichtet werden, daß es auf einer eingehenden formhistorischen Kenntnis basiert. Ich habe bereits betont, daß sowohl J. H. BIJTELs Farbmarkierungs- (1931) und Transplantationsuntersuchungen (1936) als auch J. PASTEELS' Farbmarkierungsanalysen keineswegs diese Frage tangieren. Die beiden an und für sich interessanten Untersuchungen berühren nur das Gastrulationsproblem und bezeugen nichts für die fragliche Entwicklung, die nach dem vollständigen formalen Abschluß der Gastrulation liegt.

Es gibt indessen experimentelle Analysen über die Schwanzknospentwicklung, die meiner Meinung nach eine bestimmte Antwort geben. Zuerst will ich betreffs der Entwicklung der Amphibien auf einige beleuchtende Transplantationsuntersuchungen von S. R. DETWILER (1928), M. ARON (1929), E. FIELD (1930) und L. HOADLEY (1931) hinweisen, die weder von J. H. BIJTEL noch J. PASTEELS berührt worden sind.

Die genannten Forscher transplantieren frühe Schwanzknospe entweder ganz oder partiell und finden gemäß L. HOADLEY, daß diese "possesses the power of independent self-differentiation" und "that if the entire tail-bud of a young embryo is so manipulated either through a section of the larva or by direct transplantation, that it comes to lie in a more or less foreign position on the same embryo or another embryo of the same species, it continues in its development forming a two-finned tail similar to that which presumably would have been produced had the primordium remained in its original position on the donor." Er faßt ferner das Resultat folgendermaßen zusammen: "The tail bud of the amphibian embryo behaves during the young stages as a growth zone in which material, from which subsequently many types of structures and tissues are formed, is constantly produced."

Diese Untersuchungen scheinen von besonderer Bedeutung in unserem Zusammenhang, denn, den Abbildungen nach zu urteilen, ist es wesentlich die gemeinsame kaudale Zellmasse, die transplantiert worden ist. Sie zeigt sich somit fähig, Neuralrohr, Chorda, Darm und laterales Mesoderm bilden zu können.

Bezüglich der Amnioten liegen auch experimentelle Analysen über die Schwanzknospentwicklung vor, die dasselbe Verhältnis aufweisen. Selbst habe ich elektrolytische Markierungsversuche ausgeführt (1924

bis 1925, 1933). Die Markierung wurde am Huhn gleich kranial von der gemeinsamen kaudalen Zellmasse in frühem Schwanzknospentadium oder unmittelbar vor der Schwanzknospenanlegung (Endwulststadium) placiert.

Es ist deutlich, daß diese Versuchsanordnung klaren Bescheid geben muß. Handelt es sich nur um eine Streckung, so muß die Marke während der Schwanzknospentwicklung kaudal mitfolgen, d. h. sich stets kaudal befinden. Handelt es sich dagegen um eine Neubildung aus einer gemeinsamen Zellmasse, so geschieht der Längenzuwachs kaudal von der Marke, d. h. diese muß mehr und mehr von der Schwanzknospenspitze entfernt werden. Es resultierte letzteres, denn die Marke wurde im vorderen Teil des Rumpfes gleich hinter den Flügelanlagen des Huhns wiedergefunden.

Andere Experimentatoren sind mit denselben oder anderen Methoden zu gleichem Resultat im Prinzip gelangt (R. WETZEL, 1929 und 1936; L. GRÄPER, 1933; FR. KOPSCH, 1934; K. FRÖHLICH, 1936), wenngleich die Grenzbestimmungsaufgaben variiert haben.

Ich meine deshalb, daß das auf formanalytischem Wege gewonnene Ergebnis vom Experiment bekräftigt worden sei. Die Schwanzknospentwicklung geschieht zu allen wesentlichen Teilen derart, daß die gemeinsame Zellmasse die axialen Organe und das laterale Mesoderm direkt neubildet, und diese Neubildung erklärt den kaudalen kräftigen Längenzuwachs, welcher noch lange nach dem ersten Auftreten der Schwanzknospe vor sich geht.

Ist dies richtig, so muß daraus folgern, daß man mit einer zweifachen Morphogenese des Vertebratorganismus, *formal gesehen*, rechnen muß. Der vordere Teil des Körpers wird während der Gastrulationsperiode gebildet, wobei die Organanlage wesentlich von den Keimblättern aus geschieht, die primäre (D. E. HOLMDAHL) oder indirekte (K. PETER) Körperentwicklung. Der hintere Teil des Körpers wird nach vollständigem Abschluß der Gastrulationsperiode gebildet, wobei die Organanlage in einheitlicher Weise geschieht, direkt aus einer gemeinsamen kaudalen Zellmasse, die sekundäre (D. E. HOLMDAHL) oder direkte (K. PETER) Körperentwicklung.

Hinsichtlich dieser Fakta, die meiner Meinung nach auf einem sicheren formhistorischen und experimentellen Grund ruhen, fragt man sich natürlich, mit welchem Recht J. PASTEELS behauptet, daß die Morphogenese für den ganzen Vertebratorganismus einheitlich sei. Um einen solchen Standpunkt verteidigen zu können, muß er entweder die Existenz der Keimblätter und Organbildung von diesen negieren oder auch die Schwanzknospentwicklung von einer gemeinsamen kaudalen Zellmasse verneinen.

Merkwürdigerweise ist keins von beiden der Fall. Dies geht unter anderem aus einem Ausspruch hervor, den J. PASTEELS (1937, S. 176), veranlaßt durch meine Kritik der Keimblättertheorie (1936), fällt. Er sagt:

«Tout récemment HOLMDAHL (1936) émettait de sérieuses réserves sur la valeur de la théorie des feuillets: les critiques de cet auteur étaient surtout basées sur le fait que la plus grande partie du corps de l'Amniote s'édifierait sans jamais être passée par le stade de feuillet. Cette idée de HOLMDAHL nous paraît très juste. Notre conception de la morphogénèse, différente de la sienne, nous permet d'aller encore plus loin que lui. Car le fait que les organes peuvent se former partiellement aux dépens de feuillets, partiellement aux dépens du bourgeon caudal, sans que la morphogénèse ne diffère en principe, indique bien que le «feuillet» sans importance intrinsèque, n'est qu'une formation de manœuvre.»

In der späteren Arbeit über die Vögel (1937, S. 464) sagt er ferner: «Chez les Amniotes, une partie considérable du tronc embryonnaire s'édifie à partir d'un blastème terminal, d'où toute disposition en feuillets est exclue.»

Diese beiden Aussprüche erhellen klar und deutlich, daß J. PASTEELS meine beiden oben geschilderten Entwicklungsformen für den Vertebratorganismus anerkennt. Wenn er auf dem festen Grund der Formkenntnis stehen bleiben will, wird dies eine notwendige logische Konsequenz, und er kommt gewiß nicht von der Realität der Form los, wenn er sagt (1937, S. 485): «Le *feuillet* n'a aucune valeur de principe, mais n'est qu'une formation de manœuvre.» Die Keimblätter sind und verbleiben eine formale Realität. Eine Gastrulationsauffassung darf nicht so weit gehen, daß diese Realität verleugnet wird. Geschieht dies, dann wird das Theoretisieren sicherlich in absurdum betrieben.

Ich konstatiere also, daß wir auch mit J. PASTEELS' eigenen Ausgangspunkten und trotz seiner oben zitierten Behauptung in entgegengesetzter Richtung mit einer, formal gesehen, qualitativ verschiedenen Morphogenese der vorderen und hinteren Teile des Vertebratorganismus, einer primären und einer sekundären Körperentwicklung rechnen müssen.

Es ist indessen notwendig, daß wir tiefer in die Analyse des J. PASTEELS'schen Standpunktes eindringen, um eine Erklärung für die inkonsequente Schlußfolgerung zu finden. Diese beruht auf seiner Auffassung von der Natur der gemeinsamen Zellmasse in den Urmundrändern bzw. im Primitivstreifen und in der Schwanzknospe samt dem morphologischen Valeur der Keimblätter. Wir werden sehen, ob diese seine Anschauung im Licht der Formkenntnis Bestand haben kann.

Bisher habe ich in vorliegender Darstellung konsequent vermieden, diese Frage zu berühren. Ich habe nur von den Keimblättern und einer gemeinsamen Zellmasse gesprochen, deren Realität selbst J. PASTEELS nicht verneint. Es bedarf auch keiner anderen Distinktion, um zu zeigen, daß der Vertebratorganismus eine zweifache Genese von formalem Gesichtspunkt aus hat. Nun müssen wir weiter auf diesen zentralen Punkt eingehen, denn hierin liegt das Grundverschiedene in J. PASTEELS und meiner Betrachtungsweise des fraglichen Morphogeneseproblems.

J. PASTEELS stützt sich auf seine Gastrulationsauffassung, die er folgendermaßen formuliert (1937, S. 485): «La gastrulation est le fruit de mouvements cellulaires et non de proliférations localisées.»

Die Zellbewegung erklärt somit alles. Es ist diese, welche Urmund bzw. Primitivstreifen und Keimblätter bildet. Es sind dieselben Zellbewegungen, die nach dem Verschwinden dieser passagären Organe (als formal abgrenzbare Bildungen) fortsetzen, und welche veranlassen, daß während der Schwanzknospenentwicklung Segment nach Segment von der gemeinsamen Zellmasse angelegt werden. Den Keimblättern als solchen wird keine Bedeutung zuerkannt: «Le feuillet n'a aucune valeur propre, il n'est ni permanent, ni nécessaire: ce n'est qu'un aspect contingent, une formation de manœuvre —. Le feuillet n'est qu'un rang de cellules en marche; le blastème, une foule» (1937, S. 464 und 465).

Seine Zellbewegungstheorie führt ihn noch weiter. Die gemeinsame Zellmasse in Urmundrändern, Primitivstreifen und Schwanzknospe ist, seiner Meinung nach, nicht indifferent und zeigt keine lokalisierte Proliferation.

Den indifferenten Charakter der gemeinsamen Zellmasse zu negieren, ist offenbar für J. PASTEELS von großer Wichtigkeit. Er kommt hierauf wiederholte Male zurück (1937, S. 483 und 484): «La ligne primitive — n'est pas constituée — par du matériel indifférent» und «Le bourgeon tronco-caudal n'est pas un blastème indifférent».

Es ist leicht verständlich, daß die Frage nach dem Charakter dieser Zellmasse ein empfindlicher Punkt für die Zellbewegungstheorie ist, denn bei der weitgestreckten Anwendung, die J. PASTEELS seiner Theorie gegeben hat, steht und fällt sie ganz einfach hiermit. Um die Zellbewegungstheorie sowohl auf die primäre als auch sekundäre Körperentwicklung beziehen zu können, ist es erforderlich, teils, daß die gemeinsame Zellmasse nicht indifferent sein darf und teils, daß in derselben keine „lokalisierte Proliferation“ auftreten darf. Die Zellen in den Keimblättern und in der gemeinsamen Zellmasse müssen von gleicher Natur sein, ohne verschiedene Differenzierung, ohne lokalisierte Zellneubildung. Man versteht leicht den Gedankengang. Es gilt nur Zellbewegungen in gleichartigem Zellgewebe. Ob dieses nun Blätter oder Zellanhäufungen bildet, hat keine Bedeutung. Die Morphogenese ist einheitlich.

Es bedarf keiner tiefgehenderen morphologischen Kenntnis, um zu zeigen, daß die Voraussetzungen für die *weite Verwertung* dieser Zellbewegungstheorie nicht vorhanden sein können. Schon vorliegendes reichliches Material beleuchtet dies und hätte zur Vorsicht beim Aufstellen der Theorie mahnen sollen. Die formalen Realitäten dürfen nicht vernachlässigt werden und erlauben nicht, daß man sie beliebig in ein gegebenes Schema preßt. Ich muß deshalb auf einige formale Realitäten hinweisen, die mit der oben geschilderten Zellbewegungstheorie unvereinbar sind.

Daß Zellbewegungen während der Gastrulation vorkommen und eine große Rolle spielen, vor allem in der ersten Phase, ist bekannt. Das wußten bereits die alten Morphologen (O. HERTWIG, FR. KEIBEL u. a.),

denn die Entstehung des mittleren Keimblattes konnte nicht auf andere Art geklärt werden. Während der experimentellen Periode wurden diese Zellbewegungen noch mehr in den Vordergrund gestellt. Besonders R. WETZEL hat in seinen großen experimentellen Arbeiten diese Frage eingehend behandelt. Ich denke nicht näher hierauf einzugehen, teils, weil ich nicht selbst mich mit derartigen Untersuchungen beschäftigt habe, und teils, weil dieser Sachverhalt meiner Meinung nach sehr wenig mit meiner Fragestellung bezüglich einer primären und sekundären Körperentwicklung zu tun hat. Ich konstatiere hier nur, daß die Zellbewegung während des Gastrulationsprozesses eine große und bedeutungsvolle Frage ist, die noch keineswegs klargelegt ist. Das Resultat der verschiedenen Forscher ist noch sehr divergierend.

Ich muß mich dagegen beim morphologischen Charakter der gemeinsamen Zellmasse in Urmundrändern bzw. Primitivstreifen und Schwanzknospe näher aufhalten.

Die alte Morphologie betrachtete, wie zuvor angedeutet, diese als indifferent (O. HERTWIG, 1906; FR. KEIBEL, 1913), d. h. aufgebaut von Zellen, „welche noch indifferent sind, also weder den Charakter von Ektoderm- noch von Mesoderm- oder Entodermzellen angenommen haben“ (FR. KEIBEL, 1913). Diese Auffassung habe ich in meiner ersten Untersuchung auf diesem Gebiete (1925) und später verteidigt. Auch W. VOGT (1929) macht betreffs der Amphibien geltend, daß es eine indifferente Zellmasse sei, und R. WETZEL (1929, 1931, 1936) geht ebenso hiervon aus in seinen Arbeiten, die auf der Entwicklung des Huhnes basiert sind. J. GALLERA (1937) spricht kürzlich desgleichen von «la masse cellulaire indifférente du noeud de HENSEN». Viele andere Forscher, welche diese Fragen eingehend studiert haben, bezeichnen dieses gemeinsame Blastem als indifferent.

Wenn man in unserem Zusammenhang von einem indifferenten Zellmaterial spricht, dürfte kaum irgendein Zweifel herrschen, was man mit dieser Benennung beabsichtigt. Es handelt sich hier natürlich *in erster Linie* um eine *deskriptive formale Definition*. Die Bezeichnung indifferent charakterisiert auf unzweideutige Weise den Differenzierungszustand. Es gilt mit anderen Worten einem Zellmaterial, das sich, formal gesehen, auf einem unentwickelten Stadium befindet, im Hinblick auf Form und Größe der Zellen, deren Lagerungsverhältnisse im Blastem, hohe Kernplasmarelation usw.

Betrachten wir nun die gemeinsame Zellmasse von diesem Gesichtspunkt aus, haben wir genügend Material aus Vergangenheit und Gegenwart, um diese Frage sicher beurteilen zu können. Ich muß mich hier beschränken, auf Verhältnisse bei den höheren Wirbeltieren hinzuweisen. Aus der alten Zeit liegen große Serienuntersuchungen vor, von R. BONNET, FR. KEIBEL, O. HERTWIG u. v. a., und aus unseren Tagen kann ich auf eigene Untersuchungen, R. WETZELs Arbeiten u. m. a.

verweisen. Das fragliche Zellmaterial ist von oben angegebenen Gesichtspunkt indifferent.

Dies tritt ganz besonders deutlich im späteren Entwicklungsstadium des Primitivstreifens hervor, das J. PASTEELS in seinen Arbeiten kaum tangiert hat. Auf Grund der Bedeutung dieser Frage sehe ich mich gezwungen, einige Abbildungen vom Huhn vorzulegen. Es sind vier nahe-

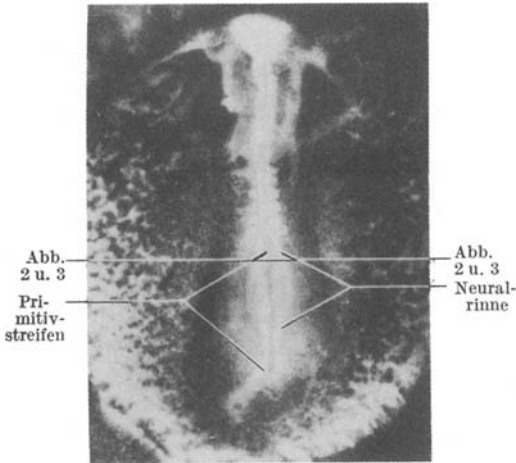


Abb. 1. Flächenbild von Hühnerembryo  
3,8 mm. 13/1.

liegende Entwicklungsphasen, die ich gewählt habe. Wie aus den Flächenabbildungen der Embryonen ersichtlich, befinden sich die beiden ersten (Abb. 1 u. 4) in spätem Primitivstreifenstadium, die dritte (Abb. 7) im Vorstadium zur Schwanzknospenbildung, im Endwulststadium, und die vierte (Abbildung 10) in frühem Schwanzknospenstadium.

In den beiden ersten Stadien ist die Neuralanlage noch nicht geschlossen, weshalb der Primitivstreifen von außen zu sehen ist (Abb. 1 u. 4). Im dritten Stadium ist die Schließung der Neuralanlage vollständig durchgeführt.

Diese geht ohne Grenze in das Blastem des Endwulstes über, welcher deutlich am Exterieur erscheint (Abb. 7). Im letzten Stadium ist der Endwulst zu einer kaudal hervorragenden Schwanzknospe verwandelt. Für denjenigen, welcher sich mehr in den formalen Relationen orientieren möchte, empfehle ich meine

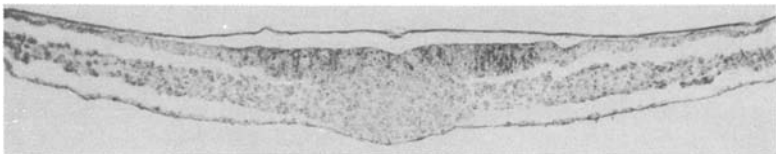


Abb. 2. Photographisches Querschnittsbild von Hühnerembryo 3,8 mm. Die Lage des Schnittes ist in Abb. 1 angegeben. 100/1.

Arbeit 1933, wo diese Embryonen eingehend analysiert und beschrieben worden sind.

Ich präsentiere ferner ein Querschnittsbild von jedem Embryo, teils als photographisches Übersichtsbild und teils in vergrößertem Maße. Die Schnittlage ist an jedem Flächenbild des Embryos angegeben. In Abb. 2 und 3 samt 5 und 6 ist ein Querschnitt des Primitivstreifens in spätem

Entwicklungsstadium nebst Keimblättern zu sehen, in Abb. 8 und 9 ein ähnliches Querschnittsbild durch den Endwulst und schließlich in Abb. 11 und 12 ein Querschnittsbild durch eine frühe Schwanzknospe.

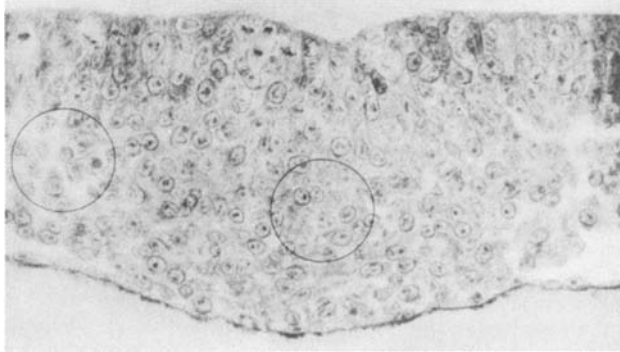


Abb. 3. Derselbe Querschnitt wie in Abb. 2 in stärkerer Vergrößerung. Die Lage des Schnittes ist in Abb. 1 angegeben. 330/1.

Diese Querschnittsbilder zeigen unstreitig, daß die gemeinsame Zellmasse im Primitivstreifen bzw. Endwulst und in der Schwanzknospe von einem vollkommen gleichförmigen, formal gesehen klar und deutlich indifferentem Zellmaterial aufgebaut ist. Dieser indifferente Charakter ist vor allem durch einen großen Reichtum an formlos zusammengehäuften Zellen ausgeprägt.

Die drei Keimblätter dagegen, die zu beiden Seiten von dieser gemeinsamen, mächtigen, indifferenten Zellmasse ausgehen, zeigen unzweideutig einen höheren Grad von Differenzierung, sowohl hinsichtlich der einzelnen Zellen selbst als auch der Zellverbände. Dies gilt von den epithelial aufgebauten Ektoderm- und Entodermblättern, desgleichen vom mesenchymatös ausgeformten Mesoderm mit seiner lockeren Anordnung, dem deutlichen Protoplasma, seinen netzförmig verbundenen Fortsätzen usw.

Interessant ist, daß die Reptilien das- selbe Verhältnis zwischen indifferenter Zellmasse und Keimblatt schon in frühem Gastrulationsstadium zeigen. Dies geht vortrefflich sogar aus J. PASTEELS' gezeichnetem Bild hervor, das ich mir hier abzubilden

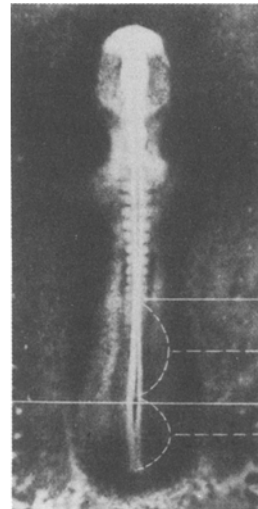


Abb. 5 und 6

Abb. 4. Flächenbild von Hühnerembryo 5 mm. 12/1.

erlaubt habe (Abb. 13). Die Verhältnisse bei den Amphibien werden später berücksichtigt.

Ich muß also nun wie auch früher betonen, daß *die gemeinsame Zellmasse* wenigstens im fortgeschrittenen Stadium des Gastrulationsprozesses *indifferent ist*. Dies zu negieren, wie es J. H. BIJTEL und J. PASTEELS tun,

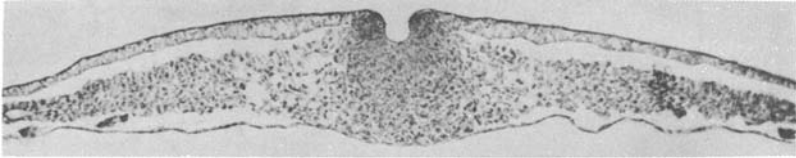


Abb. 5. Photographisches Querschnittsbild von Hühnerembryo 5 mm. Die Lage des Schnittes ist in Abb. 4 angegeben. 100/1.

heißt, den festen Boden der Formkenntnis zu verlassen. Einem Theoretisieren, das klare und offenbar formale Fakten verneint, kann keine größere Bedeutung zuerkannt werden. Durch diese Konstatierung des indifferenten Charakters der gemeinsamen Zellmasse wird auch eine wichtige Stütze für J. PASTEELS' weite Verwertung seiner Gastrulations-theorie ausgeschaltet.

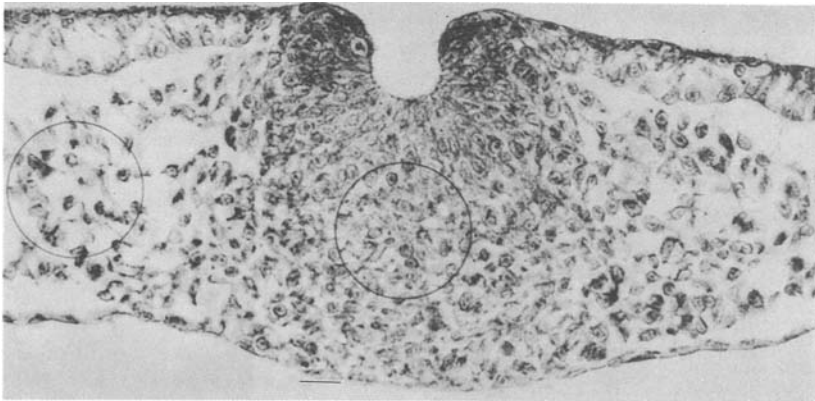


Abb. 6. Derselbe Querschnitt wie in Abb. 5 in stärkerer Vergrößerung. Die Lage des Schnittes ist in Abb. 4 angegeben. 275/1.

Wir müssen indessen tiefer in die Analyse eindringen und sehen, was der verschiedene Differenzierungsgrad der gemeinsamen Zellmasse einerseits und der Keimblätter andererseits bedeutet. Vom entwicklungsmechanischen Gesichtspunkt aus ist dieser formale Differenzierungsunterschied sehr wichtig, denn wir können davon ausgehen, daß der verschiedene Differenzierungszustand auch verschiedene Grade vor-



liegender Determination bedeutet. Diese allgemeine Wahrheit, eine Frucht vieljähriger entwicklungsmechanischer Forschung, formuliert B. DÜRKEN (1929) folgendermaßen: „Der Vollzug der Determination braucht äußerlich nicht an besonderen sichtbaren Veränderungen kenntlich zu sein; da aber ein determinierter Keimteil alsbald die Realisation seiner Bestimmung zu beginnen pflegt, tritt auch durchweg sehr schnell eine besondere Differenzierung ein.“ Und weiter: „Insoweit ist auch der Differenzierungszustand des Keimes ein Kennzeichen für den Grad der vorliegenden Determination.“

Wenn wir dies auf die formale Verschiedenheit im Differenzierungszustand der indifferenten Zellmasse und der Keimblätter beziehen, muß hieraus folgern, daß diese formale Verschiedenheit auch einen entwicklungsmechanischen Unterschied hinsichtlich Potenz und Determination bedingt. Hier kann man noch hinzufügen, daß ein höherer Differenzierungsgrad sicher auch für die junge Embryonalanlage eine mehr spezialisierte Funktion bedeutet. K. PETER (1926)

betont besonders diesen letzten Gesichtspunkt: „Ein Keimblatt ist also ein morphologisch und physiologisch selbständiges Primitivorgan.“

Meinestils möchte ich noch einen Schritt weiter gehen und sagen, daß der höhere Ausdifferenzierungsgrad der Keimblätter in vorgerückter

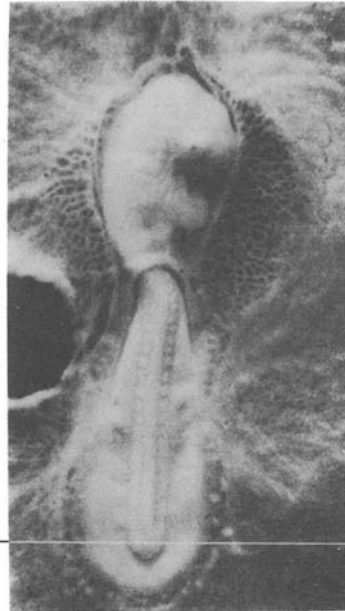
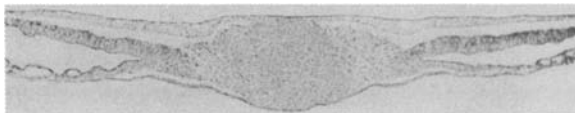
Abb. 8  
und 9Abb. 8  
und 9Abb. 7. Flächenbild von  
Hühnerembryo 6,5 mm. 10/1.

Abb. 8. Photographisches Querschnittsbild von Hühnerembryo 6,5 mm. Die Lage des Schnittes ist in Abb. 7 angegeben. 62/1.

Gastrulationsphase bedeuten muß, daß den Keimblättern während des kurzen Bestehens der Rang eines, vom formalen, entwicklungsmechanischen und physiologischen Standpunkt aus, selbständigen Primitivorganes zugesprochen werden muß. Die gemeinsame indifferente Zellmasse ist in dieser Beziehung den mehr ausdifferenzierten Keimblättern

nicht gleichwertig. Sie ist ein passagäres Embryonalorgan von mehr primitiver Natur.

Diese Bedeutung des formalen Unterschiedes zwischen der gemeinsamen Zellmasse und den Keimblättern ist in unserem Zusammenhang lehrreich in zweierlei Hinsicht. Erstens folgt daraus, daß die *vom formalen Gesichtspunkt* qualitativ verschiedene Morphogenese der vorderen und hinteren Teile des Vertebratorganismus auch einen Unterschied *von entwicklungsmechanischem* und *physiologischem Gesichtspunkt* aus in sich schließt. Der Unterschied zwischen der primären und der sekundären



Abb. 9. Derselbe Querschnitt wie in Abb. 8 in stärkerer Vergrößerung. Die Lage des Schnittes ist in Abb. 7 angegeben. 275/1.

Körperentwicklung erlangt dadurch tiefgehende Bedeutung. Zweitens lehrt die formale Differenz und ihre Konsequenzen, daß die Grundvoraussetzungen für J. PASTEELS' Gastrulationsauffassung, welche zur Lehre einer einheitlichen Morphogenese für den Vertebratorganismus führt, nicht vorhanden sind. Es ist nicht nur so, wie zuvor bewiesen, daß die gemeinsame Zellmasse, trotz J. PASTEELS' Negierung, als indifferent charakterisiert werden muß. Auch die Keimblätter verhalten sich im entwickelten Stadium auf andere Weise als J. PASTEELS es sich vorstellt. Sie weisen zweifellos einen höheren Grad formaler Differenzierung auf, was bestimmte Konsequenzen mit sich führt. Es ist deshalb nicht richtig, die Keimblätter als « un aspect contingent » oder « une formation de manœuvre » zu bezeichnen. Die Keimblätter haben gerade in großem Maße « une valeur de principe », sind in hohem Grade « une entité morphologique. » Das Gegenteil zu behaupten, wie J. PASTEELS es tut, bedeutet, wie ich gezeigt habe, die Verneinung formaler Realitäten.

Bevor ich in meiner Analyse weiter gehe, ist mir in diesem Zusammenhang daran gelegen, hervorzuheben, daß es mir möglich erscheint,

J. PASTEELS' Auffassung vom Gastrulationsproblem auf das allererste Gastrulationsstadium zu beziehen. Gewisse Untersuchungsergebnisse von R. WETZEL (1929, 1931) machen dies wahrscheinlich. Aber klar ist, daß die Verhältnisse sich während fortschreitender Gastrulationsentwicklung bald derart gestalten, daß eine Zellbewegungstheorie gemäß J. PASTEELS nicht ohne weiteres verwertet werden kann.

Wir haben in der bisherigen Darstellung gesehen, daß J. PASTEELS, um seine Zellbewegungstheorie generalisieren zu können, die Existenz der indifferenten Zellmasse hat leugnen und den morphologischen Wert der Keimblätter hat vernachlässigen müssen. Dasselbe gilt auch von einer anderen Frage, die um der Gültigkeit der Zellbewegungstheorie willen eliminiert werden muß. Ich meine die Frage nach der Bedeutung der gemeinsamen, indifferenten Zellmasse.

Wir begegnen hier einem interessanten und wichtigen Problem. Weshalb erscheint eine gemeinsame indifferente Zellmasse während der kurzen Zeit, in welcher der Vertebratorganismus angelegt wird? Sie entsteht, wie wir sahen, regelmäßig während der Gastrulationsperiode in den Urmundkanten und im Primitivstreifen und geht nach Abschluß der Gastrulationsperiode in die Schwanzknospe über. Nachdem alle Segmente

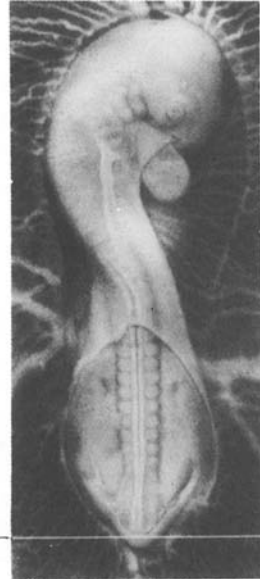
Abb. 11  
und 12Abb. 11  
und 12Abb. 10. Flächenbild von  
Hühnerembryo 7,2mm.10/1.

Abb. 11. Photographisches Querschnittsbild von Hühnerembryo 7,2 mm. Die Lage des Schnittes ist in Abb. 10 angegeben. 62/1.

des Körpers gebildet sind, verschwindet sie spurlos. Es muß vorausgesetzt werden, daß dieses passagäre, primitive, indifferente Organ eine bedeutungsvolle Aufgabe bei der Entstehung des Vertebratorganismus

zu erfüllen hat. Es muß ein Zentralorgan für die Morphogenese des Vertebratorganismus sein.

Die alte Morphologie betrachtete dieses kleinzellige, indifferente, gemeinsame Blastem als einen Materialbildungsplatz. FR. KEIBEL z. B. sagt



Abb. 12. Derselbe Querschnitt wie in Abb. 11 in stärkerer Vergrößerung. Die Lage des Schnittes ist in Abb. 10 angegeben. 206/1.

(1913) von der dorsalen Urmundlippe: „Wir haben an ihr eine Indifferenzzone, von der aus Ektoderm und Entoderm und alsbald auch eine zwischen beiden gelegene Zellschicht entstehen.“ An einer anderen

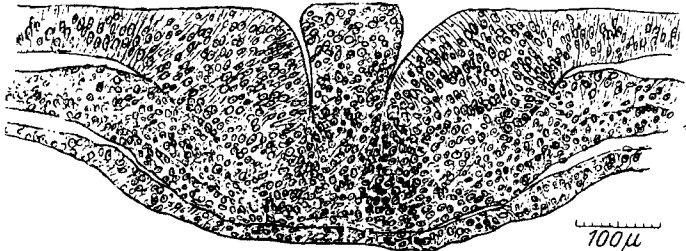


Abb. 13. Coupe transversale d'un embryon de *Chrysemis* au niveau du blastopore arqué. (J. PASTEELS 1937, S. 150.)

Stelle (1910) behauptet er, „daß in der «Schwanzknospe» ein undifferenziertes Zellenmaterial vorhanden ist, aus dem alle Keimblätter entstehen können“. Ferner sagt O. HERTWIG (1906) betreffs der Amnioten: „Nervenrohr, Chorda, Schwanzdarm, Mesoderm verlieren sich nach hinten in einer undifferenzierten Zellmasse, der Schwanzknospe, aus welcher sie das Material zu ihrem Längenwachstum beziehen.“

In meinen eigenen Untersuchungen (1925 und später) bin ich auch von der Auffassung ausgegangen, daß wir es in der gemeinsamen indifferenten

Zellmasse mit einem Materialbildungsplatz für die Keimblätter und später auch direkt für die Organe zu tun haben. Zur selben Meinung gelangen auch A. NAEF (1927) und viele andere. Diese Auffassung hat auch eine unzweideutige experimentelle Stütze in R. WETZELs umfassenden Untersuchungen über die Entwicklung des Huhns bekommen. 1929 erklärt er: „Der Primitivstreifen ist — ein Strang untrennbar verknöteten, indifferenten Bildungsmaterials.“ In seinen beiden späteren umfassenden, experimentellen Analysen (1929 und 1936) wird diese materialbildende Funktion detailliert beleuchtet. Im Primitivstreifen finden wir nach R. WETZEL den Materialbildungsplatz par préférence. „Das Material für den weitaus größten Teil des Körpers kommt irgendeinmal aus dem Primitivstreifen“ (1929) und „Der Primitivstreifen löst sich mit der Urkörperbildung, also vom Erscheinen der Chordaanlage ab, auf; das Wesentliche der Urkörperbildung ist Lieferung von formal abgegrenzten Anlagen der Ektoderm- und Mesodermorgane durch den Primitivstreifen“ (1929). Weiter erklärt er (1931), daß der Primitivstreifen „die Materialquelle für weitaus den größten Teil des Embryonalkörpers“ sei.

J. PASTEELS' Stellungnahme zu dieser wichtigen Frage ist sehr aufschlußreich und interessant. Auch hier stoßen wir auf ein kategorisches Verneinen von zuvor akzeptierten Verhältnissen. Es gibt während der Anlegung des Vertebratorganismus kein abgrenzbares Materialbildungsgebiet. Es sind dieselben Zellbewegungen, welche die Formentwicklung während sowohl primärer als auch sekundärer Körperentwicklung bestimmen. Zwar geschieht während der sekundären Körperentwicklung «une croissance intensive beaucoup plus accentuée que dans les segments antérieurs de l'embryon», aber dieser Unterschied ist nur quantitativ, nicht qualitativ. Die Morphogenese ist auch hinsichtlich der Materialbildungsfrage während der Anlegung des Vertebratorganismus einheitlich.

Da wir auch auf diesem Punkt in J. PASTEELS' Darstellung starken Widersprüchen begegnen und vielleicht noch größerem Mangel an Rücksichtnahme auf formale Realitäten als früher, muß ich hierauf etwas eingehen. Doch will ich zu Beginn vorausschicken, daß es hier nicht nur einer interessanten und bedeutungsvollen Frage gilt, sondern auch einer schwer zu beurteilenden Frage, von der man noch keineswegs sagen kann, sie sei klargelegt. Wir können aber von gewissen formalen Realitäten ausgehen, die man nicht ungestraft negieren darf.

Handelt es sich darum, zu beurteilen, ob ein begrenztes Blastemgebiet ein Materialbildungsplatz sei oder nicht, scheinen mir vor allem zwei formale Realitäten hierfür wegweisend: erstens die *Proliferation* oder Zellvermehrung, zweitens die *Zelldichtigkeit*.

Es dürfte einleuchten, daß, wenn wir in einem begrenzten Bezirk einen gesteigerten Zellteilungstakt finden, dies zweifellos bedeutet, daß von diesem Platz (exzentrisch oder konzentrisch) eine Blastemneubildung oder Gewebeneubildung geschieht, die hier in rascherem Tempo

als in der Umgebung vor sich geht. Erreichen die neugebildeten Zellen dieselbe Größe wie die Ursprungszellen, so hat diese Neubildung einen Zuwachs zur Folge. Wir können dann von einem *Materialbildungszentrum* oder *Wachstumzentrum*<sup>1</sup> sprechen.

Andererseits ist es von größter Bedeutung, mit der Voraussetzung zu rechnen, daß ein begrenztes Blastengebiet ein Materialbildungs- und Wachstumzentrum sein kann, ohne vermehrte Zellneubildung aufzuweisen. Man muß annehmen, daß ein begrenztes Blastengebiet mit großer Zelldichtigkeit Anlaß zu Blastemneubildung und Gewebeneubildung in großer Ausdehnung geben kann, allein durch eine Vergrößerung und eine lockere Anordnung der Zellen. Oft findet man begreiflicherweise eine Kombination dieser beiden Faktoren, Proliferation und Zelldichtigkeitsveränderung.

Es scheint mir selbstverständlich, daß, ehe man die Existenz eines Materialbildungs- und Wachstumszentrums als Gastrulationsfaktor negiert, untersucht werden muß, ob die morphologischen Voraussetzungen für die eine oder andere Möglichkeit vorhanden seien. Dies hat natürlich auch J. PASTEELS getan, aber in sehr unvollständiger Art, was zu den sonderbarsten und widersprechendsten Konsequenzen geführt hat. Ich muß deshalb näher hierauf eingehen.

Bei seiner Stellungnahme beachtet J. PASTEELS nur den Proliferationsfaktor und konstatiert, daß das Vorkommen einer lokalen Proliferation (d. h. eines Materialbildungszentrums) sein formales Gepräge in einem vermehrten lokalen Mitosenreichtum erhalten muß. Akzeptieren wir in diesem Zusammenhang (und in der Fortsetzung) mit J. PASTEELS, daß die Mitosefrequenz in einem fixierten Gewebe ein exakter Ausdruck für die in vivo herrschende Zellteilungsfrequenz sei (ein Sachverhalt, der nicht ohne weiteres sicher ist), so muß daraus folgen, daß ein Blastem mit vermehrtem lokalem Mitosenreichtum eine Proliferation aufweist, daß es ein Proliferationszentrum ist.

J. PASTEELS untersucht die Mitosefrequenz an sehr jungen Primitivstreifenstadien. Dies geschieht, indem er etwa dreitausend Kerne vom Primitivstreifen und ungefähr ebenso viele vom Ektoblast rechnet. Er findet dabei, daß die Mitoseanzahl in beiden Fällen gleich groß ist. Hieraus wird der Schluß gezogen, daß der Primitivstreifen keine Proliferation zeigt, daß er kein Proliferationszentrum ist. Nicht genug damit. Ein weit mehr genereller Ausspruch folgt (1927, S. 415): «*Pas plus que chez les Téléostéens, la prolifération n'est pas un facteur de gastrulation: ce sont les mouvements cellulaires seuls qui mettent en place les feuilletts gastruléens.*»

Man fragt sich bei dieser kategorischen Behauptung, wie verhält sich der Primitivstreifen in fortgeschrittenerem Stadium in bezug auf den Mitosenreichtum und noch mehr, welche Verhältnisse zeigt die gemeinsame indifferente Zellmasse der Schwanzknospe in der genannten Hin-

<sup>1</sup> In diesem mehr allgemeinen Zusammenhang vermeide ich es nicht, dieses Wort trotz R. WETZELS Warnung (1929) anzuwenden.

sicht. Im ersten Falle erfolgt keine Aufklärung, doch bezüglich der Schwanzknospe trifft man folgenden, in hohem Grade überraschenden Ausspruch (1937, S. 457 u. 458):

« Au fur et à mesure de l'allongement du corps embryonnaire, la ligne primitive change de caractère. Chez un embryon de 15 somites, la ligne primitive est devenue une sorte de noeud saillant: le bourgeon terminal ou tronco-caudal. Examiné sur coupes transversales, nous y trouvons un amas confus de cellules qui, malgré de très nombreuses mitoses, conservent une taille considérable: il s'y passe incontestablement une croissance active. » Weiter (1937, S. 467): « Le bourgeon tronco-caudal des Amniotes (et vraisemblablement aussi le bourgeon caudal des Anamniotes) montre cependant une prolifération (c'est-à-dire mitoses surabondantes et accroissement de taille des cellules néoformées) que nul ne songerait à nier. »

Der Primitivstreifen ändert also den Charakter während der Entwicklung, und das indifferente Blastem der Schwanzknospe besitzt einen großen Reichtum an Mitosen, die auf eine unzweideutige Proliferation mit aktivem intensivem Zuwachs hindeuten.

Der Widerspruch ist viel zu auffallend. Gemäß J. PASTEELS' eigenen Ausgangspunkten und seinem eigenen klaren Ausspruch ist das indifferente Blastem der Schwanzknospe ein Proliferationsgebiet, ist somit *nur vom Zellteilungsgesichtspunkt* aus ein Materialbildungszentrum und ein Wachstumszentrum. Diese Tatsache kann nicht durch die Erklärung beseitigt werden (1937, S. 467): « Notons cependant que cette prolifération n'est pas élective, localisée à telle ou telle partie du bourgeon, mais qu'elle intéresse l'ensemble du bourgeon. » Der Hinweis ist ganz richtig, was unter anderem aus meinen photographischen Abbildungen hervorgeht (Abb. 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11 und 12). Er zeigt nur, daß das indifferente Blastem eine homogene Formation ist, ein Sachverhalt, dem J. PASTEELS übrigens an anderer Stelle direkt widerspricht (1937, S. 175): « Le bourgeon tronco-caudal n'est pas une formation homogène. »

J. PASTEELS beweist also selbst, daß seine Gastrulationsauffassung nicht richtig sein kann. *Nach seinen eigenen Ausgangspunkten und klaren Aussprüchen und trotz seiner Negierung an anderen Stellen kann die Gastrulation durch gleichartige Zellbewegungen nicht einheitlich erklärt werden. Wir haben auch mit einer lokalisierten Proliferation zu rechnen. Die Proliferation ist also ein Gastrulationsfaktor. Die Morphogenese des Vertebratorganismus ist nicht einheitlich.*

Wie wir gesehen, mißt J. PASTEELS der gemeinsamen Zellmasse im jungen Primitivstreifen und in der Schwanzknospe verschiedene materialhistorische Bedeutung bei. Der junge Primitivstreifen zeigt seines Erachtens keine Proliferation, welches dagegen die Schwanzknospe tut. Ist dies richtig, so müßte es morphogenetisch eine tiefgehendere Differenz zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung bedeuten, als ich mir je vorgestellt habe. Während der primären Körperentwicklung müßten — wenigstens im ersten Stadium, in welchem der Primitivstreifen noch jung ist — die Organe von den Keimblättern aus angelegt werden, die vielleicht so entstanden sind, wie J. PASTEELS es sich denkt und nicht

vom zentralen Materialbildungszentrum des Primitivstreifens aus. Während der sekundären Körperentwicklung müßte die Körperanlegung direkt durch Proliferation aus einem Materialbildungszentrum geschehen. Zu der qualitativen Verschiedenheit, die zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung existiert, in formaler, entwicklungsmechanischer und physiologischer Hinsicht, müßten wir auch einen materialhistorischen Unterschied hinzulegen.

Wie ich in meinen früheren Publikationen auf diesem Gebiete (1925 und später) betont habe, glaube ich nicht, daß dies der Fall sein kann. Die Gründe hierfür will ich nun mit J. PASTEELS Kritik als Ausgangspunkt vorlegen und ausführlicher als je zuvor motivieren. Ich bin dankbar, daß J. PASTEELS' Arbeiten mir hierzu Veranlassung geben. Früher habe ich, offenbar fälschlich, die Frage für ziemlich klar gehalten, vor allem nach R. WETZELS Untersuchungen (1929 und 1936). Daß J. PASTEELS dies nicht tut, beruht auf der Verschiedenheit unserer Ausgangspunkte.

Ich will zuerst daran erinnern, was ich in dieser Arbeit bereits früher gestreift habe, nämlich, daß schon die alte Morphologie annahm, teils, daß das Mesoderm sich aus der gemeinsamen Zellmasse der Urmundkanten und des Primitivstreifens entwickelt, teils auch, daß eine kleine Mittelpartie des Körpers, sogar während der primären Körperentwicklung voraussetzungs-gemäß direkt aus dieser gemeinsamen Zellmasse hervorgehen kann.

Klar ist indessen, daß dies an und für sich nicht zu bedeuten braucht, daß das gemeinsame Blastem ein Materialbildungszentrum sei. Diese Entwicklung kann sehr wohl mit J. PASTEELS' Vorstellung gedacht sein, durch gleichartige Zellbewegungen in Keimblättern und gemeinsamem Blastem vor sich gehend.

Das, was jedoch von Anfang an für mich wahrscheinlich machte, daß *schon der Primitivstreifen* bzw. das entsprechende Zellmaterial in den Urmundkanten als ein Materialbildungszentrum betrachtet werden kann, waren andere formale Realitäten, die ich in einer späteren Übersichtsarbeit (1936) folgendermaßen ausgedrückt habe: „Die Urmundkanten wie auch der Primitivstreifen werden aus indifferentem Zellmaterial von gleichförmig kleinzelligem Typ mit großem Reichtum an Mitosen aufgebaut.“ J. PASTEELS zitiert dieses Stück und fügt unmittelbar hinzu (1937, S. 467): «Nous avons vu que de telles affirmations ne sont basées sur aucun examen approfondi.» Er bezeichnet ferner meinen Ausspruch als ein Echo vergangener Zeit. Wir werden nun sehen, wer am meisten diese Frage durchgedacht hat.

In meinem oben zitierten Ausspruch vom Jahre 1936, der also von J. PASTEELS als oberflächlich und veraltet bezeichnet wird, betone ich in zusammengedrängter Form drei formale Charaktere, welche das gemeinsame Blastem vor der Schwanzknospenanlegung aufweist, *die indifferente Eigenschaft, die Zelldichtigkeit und den Mitosenreichtum*.

Was zuerst die indifferente Eigenschaft betrifft, meine ich, früher unstreitig gezeigt zu haben, daß die gemeinsame Zellmasse, wenigstens im



späteren Gastrulationsstadium, als indifferent betrachtet werden muß. Dies zu negieren, kann nur auf mangelnder formaler Kenntnis beruhen.

Was die Frage nach der Zelldichtigkeit angeht, so ist diese, soweit ich sehen kann, praktisch genommen von J. PASTEELS nicht berührt worden. Das gilt jedenfalls von seiner Behandlung der Verhältnisse bei den Reptilien und Vögeln. Diese Frage ist jedoch, worauf ich zuvor hingedeutet, in unserem Zusammenhang von allergrößter Bedeutung.

Die Existenz der Zelldichtigkeit, welche die gemeinsame Zellmasse in fortgeschrittenem Gastrulationsstadium aufweist, kann von einer Mehrzahl Abbildungen aus alter und neuer Zeit abgelesen werden. Ich werde mich hier damit begnügen, auf einzelne neuere Arbeiten hinzuweisen. Daß die gemeinsame Zellmasse schon in frühem Gastrulationsstadium eine größere Zelldichtigkeit zeigt, wird bei den Amphibien z. B. in R. RONDININIS (1928) schönen Abbildungen (u. a. Fig. 7) und bei den Reptilien, z. B. an J. PASTEELS (1937) eigenen Abbildungen (u. a. Fig. 25, S. 150) demonstriert. Fragliche Abbildung ist in vorliegender Arbeit in Abb. 13 wiedergegeben.

Betreffs der Vögel und Säugetiere kann auf eine große Anzahl Untersuchungen verwiesen werden. Ich will hier nur auf die schon zuvor in dieser Arbeit behandelten Querschnitte vom Huhn in spätem Primitivstreifenstadium hindeuten. In Abb. 3, 6 und 9, die aus drei verschiedenen Stadien herkommen, sieht man die Zelldichtigkeit in der Mitte der indifferenten gemeinsamen Zellmasse bedeutend stärker als gleich lateral davon im ausgeformten Keimblatt. Eine einfache Zählung der Zellenanzahl in den gleich großen Zirkeln ergibt, daß die Zelldichtigkeit im indifferenten Blastem bis zu dreimal größer ist.

Es liegt also zweifellos ein höherer Zelldichtigkeitsgrad in der gemeinsamen indifferenten Zellmasse bei den Amphibien und Amnioten vor, wenigstens in der späteren Phase der Gastrulation.

Der dritte morphologische Charakter, auf den ich in oben angeführtem, kritisiertem Zitat hindeute, ist der Mitosenreichtum. Ich werde mich hier darauf begrenzen, vom Primitivstreifen zu sprechen. Es gilt also der Frage, ob der Primitivstreifen ein Proliferationszentrum sei oder nicht.

Als ich 1925 und später den Mitosenreichtum hervorhob als *eines der Gründe* dafür, daß *schon der Primitivstreifen* ein Materialbildungszentrum sei, ging ich hierbei von einem wirklichen Standardwerk auf diesem Gebiete aus, geschaffen von FR. KEIBEL (1894 und 1896). Dies gebe ich klar und deutlich in meiner ersten Arbeit (1925) an. Wenn man die Mitosefrequenzfrage in einem frühen Gastrulationsstadium behandelt, ist es ein wirklicher Fehler, von diesen besonders eingehenden Untersuchungen keine Kenntnis zu nehmen und sie außer acht zu lassen.

FR. KEIBEL studiert fünf junge Gastrulationsstadien vom Schwein und macht sich die große Mühe, alle Mitosen in Keimblatt und Primitivstreifen zu zählen. Das Resultat ist graphisch dargestellt, wodurch man übersichtlich eine gute Vorstellung vom Mitosenreichtum im Ekto-, Meso- und Entoderm sowie Primitivstreifen erlangen kann.

Das Ergebnis dieser sorgfältigen und zeitraubenden Analyse ist, daß sogar die jungen Primitivstreifenstadien einen großen Mitosenreichtum nicht nur im Primitivstreifen, sondern auch in den Keimblättern aufweisen. Studiert man indessen an den reichlich abgebildeten Schnitten die noch geringe Blastemmasse des Primitivstreifens und vergleicht diese mit dem gesamten Zellengewebe in den Keimblättern, so erhält man den bestimten Eindruck, daß der Mitosenreichtum schon in diesen frühen Stadien, relativ gesehen, größer im Primitivstreifen ist.

FR. KEIBEL (1896) selbst zieht folgenden Schluß aus seinen Untersuchungen:

„Schon diese Tabelle lehrt, und es kann dies auch sonst keinem Zweifel unterliegen, wenn man auf die Kerntheilungen achtet, daß im Gebiet des Primitivstreifens, während der Entwicklungsperiode, welcher die Embryonen der Tabelle angehören, ein reges Wachstum herrscht, aber dies Wachstum reicht nicht hin, die Verluste zu decken.“

Wie bereits hervorgehoben, ist J. PASTEELS der Ansicht, gezeigt zu haben, daß der junge Vogelprimitivstreifen keinen größeren Mitosenreichtum habe als das Ektoblast. Indessen kann man in Frage stellen, ob die für die jungen Vogelembryonalanlagen verwandte Methode einen solchen Schlußsatz erlaube, denn es dürfte einleuchten, daß, wenn eine größere Zelldichtigkeit vorläge, so besagt die gleiche Mitosefrequenz in gleicher Anzahl Kernen nichts betreffs des Mitosenreichtums in Blastem bzw. Gewebereinheit. Gibt es mit anderen Worten eine größere Zelldichtigkeit in den untersuchten Primitivstreifen, so bedeutet dies mit J. PASTEELS' Ausgangspunkten eine größere Mitosefrequenz für den Primitivstreifen.

Es kommt mir merkwürdig vor, daß, da J. PASTEELS so großes Gewicht auf die Mitosefrequenzfrage legt, hier nicht dieselbe Methode gebraucht wurde, die er für sein Forellenmaterial verwandte, welches in vieler Hinsicht interessante Abweichungen von den übrigen Vertebraten zu zeigen scheint. Ferner wären einige Abbildungen dieser jungen Vogelprimitivstreifen wünschenswert gewesen, was die Beurteilung erleichtert hätte. Wie die Sache nun liegt, hat man durch J. PASTEELS' Untersuchungen keine bessere Klarheit in diesem Punkte gewonnen.

Ich habe also bewiesen, daß mein „oberflächlicher und veralteter“ Ausspruch noch heutzutage beachtenswert ist, und daß er Hinweise enthält, an denen J. PASTEELS vorübergegangen ist. Das gemeinsame Blastem zeigt vor der Schwanzknospenanlegung einen indifferenten Charakter, eine stärkere Zelldichtigkeit und aller Wahrscheinlichkeit nach einen größeren Mitosenreichtum, relativ gesehen. Für den Primitivstreifen bedeuten diese formalen Realitäten, daß auch er als ein Materialbildungszentrum betrachtet werden kann. Die Zelldichtigkeit und der relative Mitosenreichtum (d. h. die Proliferation) im indifferenten Blastem macht dies in hohem Grade wahrscheinlich. Unter allen Umständen scheint es mir ganz klar, daß wir *im Hinblick auf die erwähnten morphologischen Charaktere vom Materialbildungsstandpunkt aus das gemeinsame*

*Blastem in den Urmundkanten bzw. im Primitivstreifen und in der Schwanzknospe nicht mit dem Zellengewebe der Keimblätter gleichstellen können.*

Wie wir gesehen, setzt J. PASTEELS' Gastrulationstheorie eine solche Gleichstellung voraus. Das gemeinsame Blastem ist seiner Meinung nach nicht indifferent, zeigt keinen vermehrten Mitosenreichtum (abgesehen von der Schwanzknospe, in welcher wir einen kräftigen solchen finden!) und die größere Zelldichtigkeit, die von J. PASTEELS nicht genügend beachtet worden ist, dürfte ebenfalls nicht vorhanden sein. Wir haben gesehen, daß die Verhältnisse gerade die entgegengesetzten sind.

Es scheint mir indessen sehr wahrscheinlich, daß die materialbildende Funktion der gemeinsamen Zellmasse sich während des Gastrulationsprozesses steigert, und daß diese ihr Maximum während der Schwanzknospenentwicklung erreicht, wo wir es sogar gemäß J. PASTEELS auch mit einer Proliferation zu tun haben.

Worauf ich schon zuvor hingedeutet, rechne ich mit der Möglichkeit, daß diese gesteigerte lokale Materialbildung nicht während der allerersten Phase der Gastrulation vorhanden sei, und daß J. PASTEELS' Gastrulationstheorie wirklich auf die erste frühe Entwicklungsperiode bezogen werden kann. Diese Annahme stütze ich auf das Studium zeitiger Gastrulationsstadien, welche beleuchten, daß es eine gewisse Zeit nimmt, ehe die gemeinsame Zellmasse die oben geschilderten morphologischen Charaktere erhält, welche auf eine gesteigerte materialbildende Funktion deuten. Aber auf Grund dieser frühen Entwicklungsstadien die Morphogenese auch vom materialbildenden Gesichtspunkt aus zu generalisieren, ist, wie ich gezeigt habe, nicht richtig. J. PASTEELS' eigene Konstatierung, daß sowohl Amnioten als auch Anamnioten eine wirkliche Proliferation aufweisen, lokalisiert im gemeinsamen Blastem der Schwanzknospe (1937, S. 467), beweist die Unhaltbarkeit eines solchen Standpunktes.

Ich gelange also zu dem Schluß, daß der gemeinsamen Zellmasse sowohl vor als auch nach der Schwanzknospenanlage, vor jedem anderen Gewebe in entsprechendem Stadium, eine materialbildende Funktion zugesprochen werden muß. Die gemeinsame Zellmasse in den Urmundkanten bzw. im Primitivstreifen muß in genannter Hinsicht als gleichwertig mit dem entsprechenden Blastem der Schwanzknospe betrachtet werden, welches letzteres auch nach J. PASTEELS als ein Materialbildungszentrum bezeichnet werden muß. Dieses Blastem ist übrigens, morphogenetisch gesehen, dasselbe Organ wie das frühere gemeinsame Blastem, aus welchem die Schwanzknospe herausentwickelt ist.

Körpermorphogenetisch gesehen bedeutet dies, daß wir mit einem speziellen Materialbildungszentrum sowohl während der primären als auch sekundären Körperentwicklung zu rechnen haben. Vom Gesichtspunkt der Materialbildung aus gesehen, können wir somit keinen tiefergehenden Unterschied zwischen der primären und der sekundären Entwicklungsform feststellen, welches dagegen zwingend der Fall wird, wenn man die Konsequenzen von J. PASTEELS' Standpunkt aus zieht. Hieraus

erhellte auch, daß die Frage nach den Materialbildungszentren bzw. Proliferationszentren während der Morphogenese der Vertebratorganismen keine größere Bedeutung dafür hat, ob es berechtigt sei, von einer primären und sekundären Körperentwicklung nach meiner Definition zu sprechen.

Bei meiner Behandlung der Morphogenese des Vertebratorganismus habe ich im vorhergehenden die Verhältnisse bei den Fischen nicht berührt. Zur Vermeidung von jedem Mißverständnis will ich betonen, daß J. PASTEELS' umfassende Untersuchungen über Teleostier (1936) mir zu zeigen scheinen, daß diese gewisse Abweichungen aufweisen, gerade bezüglich des Vorhandenseins von Materialbildungszentren.

Dies dünkt wenigstens der Fall zu sein, soweit die Entwicklung in der fraglichen Arbeit verfolgt worden ist. Aber die Verhältnisse bei den Fischen dürfen deshalb nicht ohne weiteres auf die höheren Vertebratenklassen bezogen werden, vor allem nicht in gekünstelter und formal unrichtiger Weise.

Zuletzt muß ich einige Worte an J. H. BIJTEL und J. PASTEELS von mehr allgemeinen Gesichtspunkten aus richten. Es gilt hier zunächst der Art, die Schlußfolgerungen zu ziehen. Die erstgenannte Verfasserin untersucht nur Amphibienmaterial, der letztere, worauf zuvor hingedeutet, Material von Teleostiern, Reptilien und Vögeln. Beide haben dieselben Ausgangspunkte. Beide behaupten, daß die Morphogenese des Vertebratorganismus einheitlich sei. Beide negieren deshalb die Existenz der sekundären Körperentwicklung. „Daß von einer sekundären Körperbildung bei den Urodelen nicht die Rede sein kann, geht aus meinen Versuchen ohne weiteres hervor“ (J. H. BIJTEL, 1936). « Il n'y a pas de morphogénèse 'secondaire', qualitativement différente pour la partie postérieure du tronc et la queue » (J. PASTEELS, 1937). Beide haben, wie ich zuvor betont, nicht eingehender diejenige Periode in der Entwicklung studiert, welche ich mit sekundärer Körperentwicklung bezeichnet habe. J. PASTEELS ist jedoch der Entwicklung etwas weiter gefolgt, und sein oben zitierter Ausspruch zeugt auch von einem gewissen Grad der Vorsicht.

Ein ernsthafter Beobachter mit Interesse für Ordnung und Klarheit fragt sich zweifellos, wie es möglich sei, obenstehende kategorische Behauptung aufzustellen, ohne die fragliche Entwicklung einer tieferen Analyse zu unterwerfen. Ich muß deshalb etwas hierbei verweilen und werde, da ich mich früher ausgiebig mit J. PASTEELS' Darstellung beschäftigt habe, hauptsächlich auf J. H. BIJTELs Art, Schlüsse zu ziehen, eingehen.

Ich habe bereits 1933 J. H. BIJTELs Aussprüche von 1930 und 1931 behandelt. Ich betonte damals, daß ihre Farbmarkierungsuntersuchungen am Amphibienmaterial keineswegs beweisen konnten, daß eine sekundäre Körperentwicklung nicht existiere. Ich machte ferner darauf aufmerksam, daß ihre Schlüsse in diesem Punkte gewiß auf einer mangelnden morphologischen Orientierung über die formale Lage, welche bei der

Ausführung der Farbmarkierung herrschte, beruhen müssen. Dies kam unter anderem zum Ausdruck in der morphologischen Absurdität, einen Teil der Froschgastrula als Medullarplatte zu bezeichnen, der in der Fortsetzung sich nicht als Medullarplatte erwies. Diese Unrichtigkeit in Parenthese zu setzen, wie es in ihrer letzten Arbeit (1936) geschieht, verbessert die Sache nicht viel.

Als J. H. BIJTEL (1936) meine Anmerkungen beantwortete, hätte man erwarten können, daß ein Versuch gemacht würde, die formalen Realitäten zu berücksichtigen, auf die ich hingedeutet habe.

Das geschieht aber keineswegs. Die früher erwähnten Behauptungen werden nur wiederholt. Der Frosch zeigt nach J. H. BIJTEL in keiner Weise eine sekundäre Körperentwicklung, und es gibt keine indifferente Zellmasse, aus welcher der Zuwachs während der Schwanzknospententwicklung erfolgt.

Nach meiner früheren Darlegung kann diese Behauptung nicht richtig sein, denn, akzeptiert man das Vorhandensein eines gemeinsamen kaudalen Blastems, von welchem die Körperentwicklung nach der Schwanzknospenanlegung erfolgt, so existiert eine sekundäre Körperentwicklung und dies ganz unabhängig davon, ob man dieses Blastem als indifferent bezeichnen will oder nicht.

Daß ein solches kaudales Blastem eine formale Realität in allen Vertebratenklassen ist, ist oben gezeigt worden. Unter anderen hat J. RÜCKERT (1924) dies bei Selachiern konstatiert und J. PASTEELS (1936) tut dasselbe an Teleostiern. Die Verhältnisse bei den Amnioten sind oben genügend behandelt worden. Worauf zuvor hingedeutet, betrachtet J. PASTEELS sogar die gemeinsame kaudale Zellmasse bei den Amnioten als ein Proliferationsblastem. Daß dieses Blastem als indifferent bezeichnet werden muß, wenigstens bezüglich der Amnioten, ist oben bewiesen worden.

Gemäß J. H. BIJTEL sollen die Amphibien eine Sonderstellung unter den Vertebraten in der fraglichen Hinsicht einnehmen. Daß dies nicht der Fall sein kann, dürfte sicher sein. Ich könnte hier eine große Anzahl Arbeiten nennen, die in meinen vorhergehenden Publikationen angeführt sind. Aber da J. H. BIJTEL (1936) deutlicher Weise die formalen Realitäten, die aus diesen Arbeiten herausgelesen werden können, nicht berücksichtigt, muß ich hier auf einige schematische Abbildungen von Amblystoma hinweisen. Es betrifft also die gleiche Art, die J. H. BIJTEL selbst bearbeitet hat (1930, 1931 u. 1936).

In diesen sechs Abbildungen (Abb. 14, 1—6) wird in augenscheinlicher Weise die sekundäre Körperentwicklung demonstriert. Auf Abb. 14, 1 sehen wir eine frühe Schwanzknospentbildung. Das gemeinsame kaudale Blastem ist beträchtlich. Je nach dem kaudalen Zuwachs vermindert sich dieses Blastem mehr und mehr (Abb. 14, 1—6) und reduziert sich zu einem Minimum bei einem gut entwickelten Schwanz (Abb. 14, 6).

Ferner kann beobachtet werden, daß die axialen definitiven Organe, Neuralanlage, Chorda und Darm (Abb. 14, 4) ohne Grenze in das

gemeinsame Blastem übergehen. So geschieht durchweg während der ganzen Schwanzknospenentwicklung (Abb. 14, 1—6).

Es ist von größter Bedeutung, an dieser formalen Relation festzuhalten. Ich will dies in unserem Zusammenhang besonders betonen, weil J. H. BIJTEL (1931) diese Relation offenbar unrichtig in Abb. 14 b und 17 b wiedergegeben hat, denn in ihren photographischen Sagittalschnitten in Abb. 14 a und 17 a sieht man nichts von der kaudalen Abgrenzung zwischen Chorda und Darm einerseits und dem kaudalen Blastem andererseits.

Diese Fehlerhaftigkeit muß ich als ernst bezeichnen. Sie zeugt von mangelndem Respekt für formale Relationen. Die gekünstelte Grenzziehung paßt zwar zu J. H. BIJTELS Anschauung, aber diese stützt sich dann auch auf eine falsche Beurteilung formaler Realitäten. FR. KOPSCH (1934) hat sich merkwürdigerweise der gleichen Behauptung betreffs der Entwicklung des Huhns schuldig gemacht, was ich 1935 eingehend behandelt habe.

Will J. H. BIJTEL mit diesen schematischen Abbildungen vor Augen (Abb. 14, 1—6) die Existenz einer sekundären Körperentwicklung beim Frosch negieren, so muß dies geschehen, indem entweder die Existenz des kaudalen Blastems verneint wird oder indem sie bestreitet, daß dieses etwas mit dem kaudalen Längenzuwachs zu tun hat. In letzterem Falle müßte es mit anderen Worten bedeutungslos für die Körperbildung sein.

In der zuvor dargelegten Auseinandersetzung habe ich gezeigt, daß keins von beiden innerhalb der Grenzen des Möglichen liegt, weder formal noch experimentell gesehen. Auch J. PASTEELS meint dies. Ich gelange deshalb zu der Schlußfolgerung, daß wir *auch beim Frosch mit einer sekundären Körperentwicklung rechnen müssen*.

Was den Charakter des Blastems während der Schwanzknospenentwicklung beim Frosch betrifft, habe ich zuvor darauf aufmerksam gemacht, daß die alte Morphologie dieses als indifferent betrachtete. Das tut auch, worauf ich hingedeutet habe, W. VOGT (1926 u. 1929) in seinen eindringlichen und grundlegenden Untersuchungen über die Amphibien. Hierzu will ich nur hinzufügen, daß ich das gemeinsame kaudale Blastem, welches J. H. BIJTEL photographisch abbildet (1931) in Abb. 14 a (dem Entwicklungsstadium Abb. 14, 2 dieser Arbeit zunächstliegend) und in Abb. 17 a (Abb. 14, 6 dieser Arbeit zunächstliegend) als indifferent betrachte. Daß FR. KOPSCHS (1934) Auffassung von der indifferenten Zellmasse beim Huhn keine gute Stütze ist, habe ich 1935 eingehend beleuchtet.

Ich konstatiere also, daß *das gemeinsame kaudale Blastem auch bei den Amphibien als indifferent bezeichnet werden muß*.

Wir sehen, daß J. H. BIJTEL ebensowenig Recht hat wie J. PASTEELS, die Existenz der sekundären Körperentwicklung zu negieren, und das selbe gilt auch vom indifferenten Charakter des gemeinsamen Blastems, wenigstens bei Fröschen und Amnioten. Es bleibt mir deshalb nur übrig, zu versuchen, eine Erklärung zu deren Stellungnahme zu geben. Ich

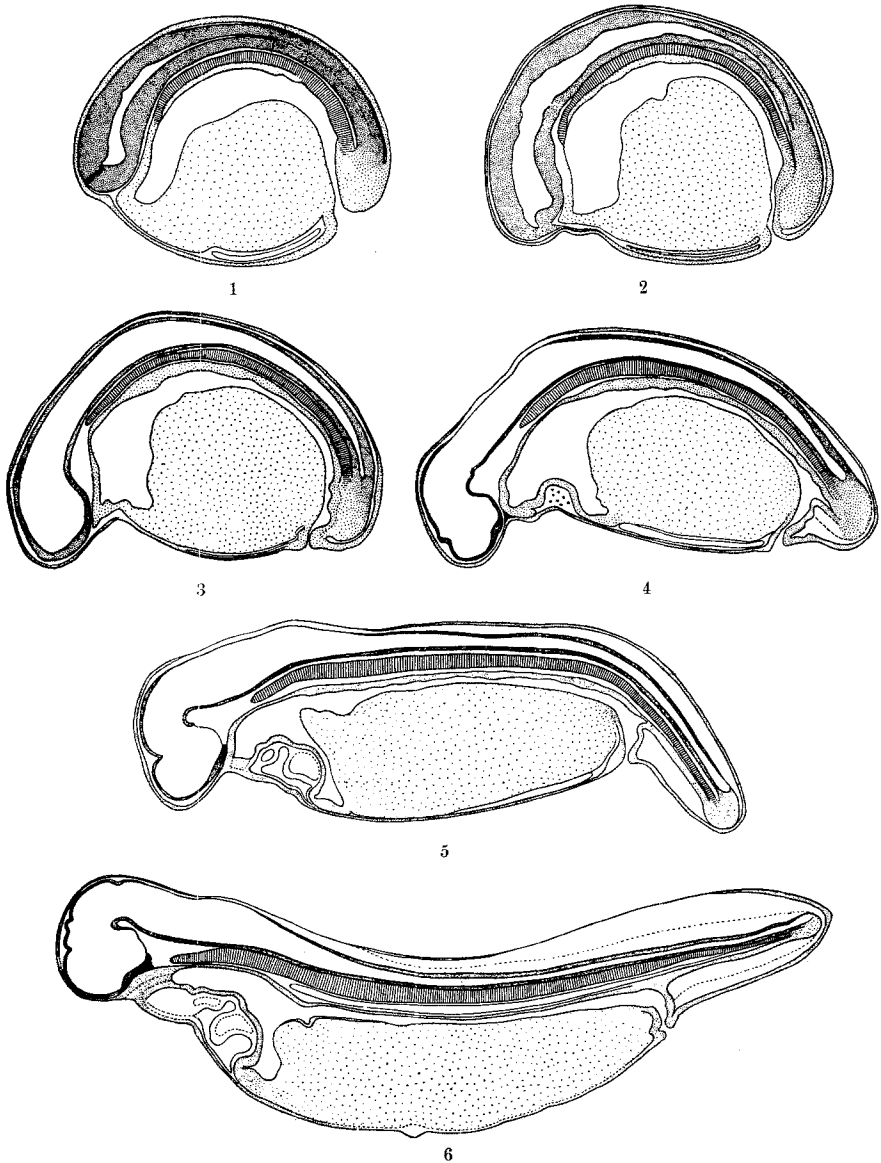


Abb. 14. Medianer Sagittalschnitt durch 6 *Amblystoma*embryonen, einen approximativen Entwicklungsgrad von bzw. 5-, 8-, 14-, 18-, 29- und 35-Somiten darstellend. (B. F. KINGSBURY, 1932.)

meine, daß ich damit ihren Bemühungen die gebührende Gerechtigkeit zuteil werden lasse.

Beide gehen von der nunmehr bekannten und anerkannten Tatsache aus, daß die definitiven Organanlagen in frühem Prägastrulations-

stadium gesetzmäßig topographisch abgrenzbar sind. Die verschiedenen definitiven Organe sind mit anderen Worten in diesem frühen Entwicklungsstadium schon präsumptiv zu bestimmten Gebieten fixiert. Daß es sich so verhält, geht aus einer großen Anzahl in der Hauptsache übereinstimmender Untersuchungen von verschiedenen Klassen und Arten hervor (W. VOGT, 1926 u. 1929; L. GRÄPER, 1929, 1930; P. WINTREBERT, 1931; R. WEISSENBERG, 1933 u. 1934; J. PASTEELS, 1933, 1934, 1936, 1937; G. VANDEBROEK, 1936 m. a.). Bezüglich des Frosches hat die präsumptive Topographie gemäß J. H. BIJTEL (1936) das Aussehen, wie es

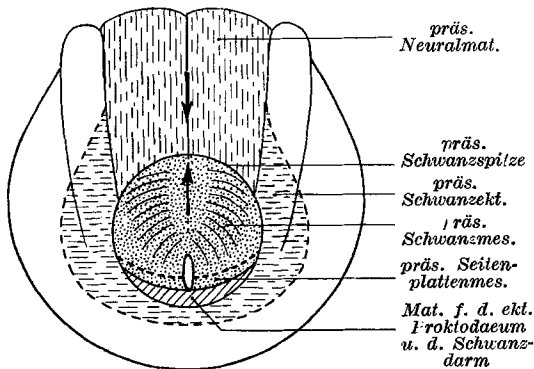


Abb. 15. Schema der topographischen Verhältnisse des um den Urmund liegenden Gebietes bei *Amblystoma mex.* im Medullarplattenstadium. (J. H. BIJTEL, 1936.)

Abb. 15 beleuchtet.

Es scheint mir also ganz klar, daß wir bei unseren gegenwärtigen Kenntnissen davon ausgehen müssen, daß die definitiven Organanlagen bereits während der Prägastrulations- und frühen Gastrulationsperiode getrennt sind. Aber ebenso sicher ist, daß dies noch nicht in einer formalen Differenzierung der verschiedenen Anlagen zum Ausdruck

gekommen ist. Formal bestehen die verschiedenen Felder, die mit der Farbmarkierungsmethode, wie Abb. 14 angibt, bestimmt werden können, aus gleichförmigem gemeinsamem Blastem und Keimblättern. Soweit müssen wir uns alle einigen können. Ich komme später auf diese Frage zurück.

Als Erklärung für sowohl J. H. BIJTELS als auch J. PASTEELS' Negierung der sekundären Körperentwicklung und der Existenz der indifferenten Zellmasse stelle ich mir nun vor, daß naheliegender Gedankengang befolgt worden ist: da ja die definitiven Organanlagen schon vor dem Einsetzen der Gastrulation topographisch getrennt sind, d. h. differenziert hinsichtlich der prospektiven Bedeutung des Zellmaterials, ist es unmöglich, sich vorzustellen, daß die kommende Morphogenese durch Differenzierung aus einer indifferenten Zellmasse geschehen kann.

Hat dieser Gedankengang für J. H. BIJTELS und J. PASTEELS' von formalem Gesichtspunkt aus unbegreifliche Stellungnahme zugrunde gelegen, so findet man hierin gewissermaßen eine Erklärung, aber gleichzeitig muß entschieden betont werden, daß der Gedankengang unklar und unrichtig ist. Der oben skizzierte Schlußsatz ist logisch unhaltbar. Um das Unsinnige des erwähnten Gedankenganges zu zeigen, kann ich bemerken, daß ich auf Grund der formalen Realität der sekundären Körperentwicklung mit gleichem Recht behaupten könnte, daß eine prä-



sumptive Feldeinteilung in frühem Gastrulationsstadium nicht existiere, eine Schlußfolgerung, die natürlich nicht gemacht werden darf.

Daß mein Verdacht berechtigt ist, geht aus J. H. BIJTELS ganzer Darstellung hervor. Nach Konstatierung der Realität der präsumptiven Feldeinteilung (Abb. 15) kommt ohne Bedenken die Behauptung: es gibt keine indifferente Zellmasse, es gibt keine sekundäre Körperentwicklung.

Bei J. PASTEELS findet man jedoch eine gewisse Vorsicht. Er versucht wirklich, zu beweisen, daß der Schlußsatz richtig sei. Wir haben gesehen, daß diese Beweisführung über die Verneinung von formalen Realitäten ging und zu schweren Inkonsequenzen geführt hat. Aber sicher ist, daß J. PASTEELS' Ausgangspunkt derselbe ist, der zu dem gleichen Resultat führen muß und es auch bei J. PASTEELS tut. Dies geht unter anderem aus seinem interessanten Ausspruch hervor (1937, S. 459):

«Mouvements morphogénétiques de territoires bien définis et croissance appositionnelle d'un blastème indifférencié sont évidemment des notions qui s'excluent l'une l'autre. De plus, des organes différenciés ne pourraient sortir d'un bourgeon indifférent que sous une influence extérieure à ce bourgeon (sinon l'indifférence n'aurait aucun sens!). Il existerait donc une sorte d'influx inducteur se propageant d'avant en arrière?»

Hier wird also deutlich betont, daß die frühe präsumptive Organfeldeinteilung die Möglichkeit einer sekundären Körperentwicklung ausschließt. Das Zitat zeigt ferner, daß der Gedankengang, auf den die Beweisführung sich stützt, logisch unhaltbar ist. Der Verdacht, den ich zuvor geäußert habe, ist deutlicherweise berechtigt. Ohne daß der Verfasser es offenbar merkt, verwendet er in derselben Darstellung den Ausdruck *différent* in zweierlei Bedeutung. Wenn er von des «organes différenciés» spricht, muß *différent* eine formale Charakterisierung angeben. Wenn er dagegen unmittelbar darauf dies auf «bourgeon indifférent» bezieht, so ist mit *indifférent* nicht eine formale, sondern eine entwicklungsmechanische Charakteristik gemeint, denn sonst wäre die ganze Darstellung sinnlos. Niemand dürfte nämlich negieren können, daß ein formal indifferentes Blastem ein differenziertes Organ bilden kann. Es ist diese Unklarheit, auf welcher J. PASTEELS' Schlußfolgerung im zuletzt zitierten Absatz beruht.

Die Frage ist sicherlich viel einfacher als sowohl J. H. BIJTEL als auch J. PASTEELS es sich vorzustellen scheinen. Einerseits müssen wir natürlich konstatieren, daß die präsumptive Feldeinteilung schon im prägastrulären Entwicklungsstadium eine Realität ist. J. H. BIJTEL wie J. PASTEELS haben unter anderem wertvolle Beiträge zur Klarlegung dieses interessanten Problems geliefert. Die Existenz der präsumptiven Gebiete zu verneinen, wäre gewiß ebenso unsinnig wie eine Negierung der formalen Realität der primären und sekundären Körperentwicklung. Aber die Frage nach dem Vorhandensein der präsumptiven Gebiete ist ausschließlich eine entwicklungsmechanische Fragestellung und sagt an und für sich nichts über die formale Lage. Andererseits müssen wir mit derselben

Bestimmtheit konstatieren, daß eine primäre und eine sekundäre Körperentwicklung existieren. Aber hier gilt es *in erster Linie* ausschließlich einer formalen Realität.

Es handelt sich hier darum, daß die Körperanlegung von Keimblättern und Blastem aus geschieht. Die Keimblätter erreichen sehr bald einen höheren Grad von Differenzierung, formal gesehen, im Verhältnis zum gemeinsamen Blastem, welches während der ganzen Körperanlegung formal indifferent verbleibt mit wenigstens bei Amnioten vermehrter Zelldichtigkeit und Mitosenreichtum. Die formale Differenzierung führt deshalb *in zweiter Linie* mit sich, daß der Unterschied zwischen der primären und sekundären Morphogenese auch eine entwicklungsmechanische Bedeutung bekommt.

Nach dem, was ich oben hervorgehoben habe, dürfte es klar sein, daß es keinen Widerspruch zwischen der frühen Organpräsumptivität einerseits und der zweifachen Morphogenese andererseits gibt. Dies wird deutlich, wenn wir die formalen Gesichtspunkte an das frühe präsumptive Feldeinteilungsstadium legen.

Wie ich zuvor angedeutet habe, bestehen die verschiedenen Felder, z. B. in Abb. 15, zweifelsohne aus Blastem und Keimblättern. Ob die letztgenannten in diesem frühen Entwicklungsstadium noch einen höheren Grad formaler Ausdifferenzierung erreicht haben, spielt in diesem Zusammenhang keine Rolle. Die frühe Präsumptivität zeigt nur, daß das Material für die verschiedenen Organe gesetzmäßig in Blastem und Keimblättern angeordnet ist.

Formal gesehen, schreitet die Entwicklung während der Körperanlegung fort, wie sie angefangen. Während der primären Körperbildung geschieht die Entwicklung von Keimblättern (und Blastem), während der sekundären nur vom Blastem aus. Entwicklungsmechanisch gesehen, wird es dann ganz natürlich, daß wir auch in der Fortsetzung mit einer präsumptiven Feldeinteilung des Materiales für die verschiedenen Organe rechnen müssen. Auch in der indifferenten Zellmasse der Rumpfschwanzknospe können wir eine gewisse gesetzmäßige Materiallagerung voraussetzen. Die oben angeführten amerikanischen Transplantationsversuche sprechen bestimmt in dieser Richtung.

Ich habe also gezeigt, daß weder J. H. BIJTEL noch J. PASTEELS irgendwelchen Anlaß dazu haben, ein *Entweder-Oder* zwischen dem Vorhandensein einer frühen präsumptiven Feldeinteilung einerseits und einer primären und sekundären Körperentwicklung andererseits aufzustellen. Wie ich betont habe, beruht diese Einstellung teils auf einer unklaren Begriffsanwendung, teils auf mangelnder formaler Rücksichtnahme. Sowohl J. H. BIJTELS als auch J. PASTEELS' interessante und beleuchtende präsumptive Feldeinteilungsuntersuchungen wie meine Feststellung der zweifachen Morphogenese für den Vertebratororganismus widersprechen keineswegs einander, sondern lassen sich im Gegenteil natürlich vereinen.

## Literaturverzeichnis.

**Allman, G. J.:** On the Anatomy and Physiology of Cordylophora, a contribution to our knowledge of the Tubularian Zoophytes. Philos. Trans. roy. Soc. Lond. **143** (1853). — **Aron, M.:** Rôle du système nerveux central dans la croissance embryonnaire. Archives de Biol. **39** (1929). Zit. nach Hoadley 1931. — **Baer, C. E. v.:** Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion, 1828, 1837. Zit. nach O. Hertwig 1906. — **Bijtel, J. H.:** Beiträge zur Schwanzentwicklung der Amphibien. Anat. Anz. **71** (1930). — Über die Entwicklung des Schwanzes bei Amphibien. Roux' Arch. **125** (1931). — Die Mesodermbildungspotenzen der hinteren Medullarplattenbezirke bei *Amblystoma mexicanum* in bezug auf die Schwanzbildung. Roux' Arch. **134** (1936). — **Bonnet, R.:** Beiträge zur Embryologie der Wiederkäufer, gewonnen am Schafei. Arch. f. Anat. **1884**. — Beiträge zur Embryologie der Wiederkäufer, gewonnen am Schafei. Arch. Anat. u. Entw.gesch. (Lpz.) **1889**. — Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. H. **9** (1897); **16** (1901). — **Brachet, A.:** Recherches sur l'ontogenèse des Amphibiens urodèles et anoures. Archives de Biol. **19** (1902). — **Detwiler, S. R.:** Further experiments upon alteration of the direction of growth in amphibian spinal nerves. J. of exper. Zool. **51** (1928). — **Dürken, B.:** Grundriß der Entwicklungsmechanik. Berlin 1929. — **Field, E.:** 1930. Zit. nach Hoadley 1931. — **Fröhlich, K.:** Experimentelle Erzeugung von Sirenen beim Hühnchen und Bemerkungen zur sekundären Körperentwicklung. Roux' Arch. **134** (1936). — **Gallera, J.:** Sur le téloblaste des embryons platyneuriques. Extr. du Bull. Acad. Pol. Sci. et Lettres, Cracovie **1937**. — **Gräper, L.:** Die Primitiventwicklung des Hühnchens nach stereokinematographischen Untersuchungen, kontrolliert durch vitale Farbmarkierung und verglichen mit der Entwicklung anderer Wirbeltiere. Roux' Arch. **116** (1929). — Zur Gastrulation der Wirbeltiere. Anat. Anz. **69** (1930). — Beitrag zur Frage der sekundären Körperentwicklung und der Entwicklung der hinteren Extremitäten beim Hühnchen. Roux' Arch. **128** (1933). — **Hertwig, O.:** Urmund und Spina bifida. Arch. mikrosk. Anat. **39** (1892). — Die Lehre von den Keimblättern. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. 1. 1906. — Allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre der Tiere. Die Kultur der Gegenwart, Teil III, Abt. IV, 2. 1913. — **Hoadley, L.:** Mesoblast Differentiation in Implants of Portions of the Tailbud (*Amblystoma punctatum*). Extr. des Archives de Biol. **42** (1931). — **Holmdahl, D. E.:** Experimentelle Untersuchungen über die Lage der Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung beim Huhn. Anat. Anz. **59** (1924/25). — Experimentelle Untersuchungen über die Körperentwicklung. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **46** (1925). — Die erste Entwicklung des Körpers bei den Vögeln und Säugetieren, einschließlich dem Menschen, besonders mit Rücksicht auf die Bildung des Rückenmarkes, des Cöloms und der entodermalen Kloake nebst einem Exkurs über die Entstehung der Spina bifida in der Lumbosakralregion. I—V. Gegenbaurs Jb. **54**, H. 2; **55**, H. 1 (1925). — Die Entstehung und weitere Entwicklung der Neuralleiste (Ganglienleiste) bei Vögeln und Säugetieren. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **14** (1928). — Die zweifache Bildungsweise des zentralen Nervensystems bei den Wirbeltieren. Eine formgeschichtliche und materialgeschichtliche Analyse. Roux' Arch. **129** (1933). — Neuralleiste und Ganglienleiste beim Menschen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **36** (1934). — Primitivstreifen bzw. Rumpfschwanzknospe im Verhältnis zur Körperentwicklung. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **38** (1935). — Neue Gesichtspunkte zur frühen Embryonalentwicklung. Uppsala Läk.för. förh. Ny följd. **42** (1936). — **Keibel, Fr.:** Studium zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. Morph. Arb. **3** (1894); **5** (1896). — Die Bildung der Keimblätter und das Gastrulationsproblem. Keibel u. Malls Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Bd. 1. 1910. — Die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Die Kultur der Gegenwart, Teil III, Abt. IV, 2. 1913. — **Kingsbury, B. F.:** The "law" of cephalocaudal differential growth in its application to the nervous system. J. comp.

Neur. 56 (1932). — **Kopsch, Fr.:** Über die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo und über die ihm homologen Teile bei den Embryonen der niederen Wirbeltiere. Internat. Mschr. Anat. u. Physiol. 19 (1902). — Die Lage des Materials für Kopf, Primitivstreifen und Gefäßhof in der Keimscheibe des unbebrüteten Hühnereres und seine Entwicklung während der ersten beiden Tage der Bebrütung. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 35 (1934). — Die Beziehungen der aus dem Primitivstreifen hervorgehenden Ursegmente zu den Körperabschnitten des Huhnes. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 36 (1934). — **Naef, A.:** Notizen zur Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere. 14. Über Blastoporusverschluß und Schwanzknospenanlage bei den Anamniern. Zool. Jb. 49 (1927). — **Pander:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei. Doktordiss. 1817. Zit. nach O. Hertwig 1906. — **Pasteels, J.:** Mesoblast differentiation in implants of portions of the tail-bud (*Amblystoma punctatum*). Extr. des Archives de Biol. 42 (1931). — La gastrulation et la répartition des territoires dans la moitié dorsale du blastodisque de Truite (*Salmo iridaeus*). C. r. Assoc. Anat. 1933. — Répartition des territoires et mouvements morphogénétiques de la gastrulation de l'oeuf de Truite (*Salmo iridaeus*). C. r. Assoc. Anat. 1934. — Analyse des mouvements morphogénétiques de gastrulation chez les Oiseaux. Bull. Cl. sci. Bruxelles 22 (1936). — Études sur la Gastrulation des Vertébrés Méroblastiques. I. Téléostéens. Extr. des Archives de Biol. 47 (1936). — Études sur la gastrulation des Vertébrés méroblastiques. II. Reptiles. Extr. des Archives de Biol. 48 (1937). — Études sur la gastrulation des Vertébrés méroblastiques. III. Oiseaux. IV. Conclusions générales. Extr. des Archives de Biol. 48 (1937). — **Peter, K.:** Betrachtung über die Aufgaben der Keimblätter. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 5 (1926). — Ein Dottersackbruch bei einem Eidechsenembryo, entstanden im Bereich der sekundären Körperbildung. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 35 (1934). — Indirekte (primäre) und direkte (sekundäre) Körperentwicklung bei der Eidechse. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 36 (1934). — **Rondinini, R.:** Particolarità formative in alcuni organi primitivi e sviluppo della coda nelle larve di *Bufo vulgaris*. Arch. ital. Anat. 25 (1928). — **Rückert, J.:** Über den Urmund und die zu ihm in Beziehung stehenden Entwicklungsvorgänge im hinteren Körperabschnitt der Selachierembryonen. Gegenbaurs Jb. 53 (1924). — **Vandebroek, G.:** Les mouvements morphogénétiques au cours de la gastrulation chez *Seyllium Canicula* Cuv. Archives de Biol. 47 (1936). — **Vogt, W.:** Über Wachstum und Gestaltungsbewegungen am hinteren Körperende der Amphibien. Anat. Anz. 61, Erg.-H. (1926). — Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. II. Gastrulation und Mesodermbildung bei Urodelen und Anuren. Roux' Arch. 120 (1929). — **Weissenberg, R.:** Untersuchungen über den Anlageplan beim Neunaugenkeim: Mesoderm, Rumpfdarmbildung und Übersicht der zentralen Anlagezonen. Anat. Anz. 79 (1934). — **Wetzel, R.:** Neue Experimente zur Frühentwicklung des Huhnes. Anat. Anz. 67, Erg.-H. (1929). — Untersuchungen am Hühnchen. Die Entwicklung des Keimes während der ersten beiden Bruttage. Roux' Arch. 119 (1929). — Urmund und Primitivstreifen. Erg. Anat. 29 (1931). — Primitivstreifen und Urkörper nach Störungsversuchen am 1—2 Tage bebrüteten Hühnchen. Roux' Arch. 134 (1936). — **Wintrebert, P.:** Les marques colorées en embryologie. Bull. Assoc. Anat. 26 (1931). — Les plans d'ébauches de *Discoglossus pictus* Oth., à la fin de la blastula et à la fin de la neurula. C. r. Acad. Sci. Paris 193 (1931).