

TARTU ÜLIKOOLI
tegeliku zoologia
kabineti raamatukogu
Inv. Nr. 319

Universitas Dorpatensis
Bibliotheca
Instituti zool. pract.
№ 158

Aus der Entwicklungsgeschichte der Papageien.

Von

Dr. M. BRAUN.

Tartu Ülikooli
Raamatukogu
133622

II. Entwicklung des Mesoderm's. 320284

Es ist mir in der letzten Zeit kurz vor Abschluss meiner Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Wellensittich's geglückt, eine Anzahl zusammenhängender Stadien vom Auftreten des Primitivstreifens bis zur Erhebung der Rückenwülste zu erhalten. Die Untersuchung derselben hat mich die Entwicklung des Mesoderms bei dem genannten Papagei erkennen lassen, was ich in Folgendem mir mitzutheilen erlaube, da Herstellung und Druck meiner Arbeit noch einige Zeit in Anspruch nehmen dürften.

Das jüngste Stadium, von dem ich ausgehe, zeigt im hinteren Bereich der im ganzen birnförmigen Area pellucida einen Primitivstreifen, der noch nicht nach vorn die Mitte der Area erreicht hat, jedoch auch nach hinten nicht an die hintere Begrenzung derselben stösst; die Länge der Area pellucida betrug 2 mm. Die nächst ältere Keimhaut von derselben Länge hatte den Primitivstreifen fast bis an die Mitte der Area entwickelt und liess im hinteren Bereich neben dem Streifen die Keimhaut etwas undurchsichtiger erscheinen. Bei dem dritten Stadium war der Primitivstreif über die Mitte nach vorn gerückt, hier bogenförmig durch die vordere Keimfalte abgegrenzt, vor der eine sehr stark entwickelte vordere Aussenfalte lag. Endlich konnte beim vierten Stadium (5 mm lang) zwischen dem noch länger gewordenen Primitivstreifen und der vordern Keimfalte der Kopffortsatz auf's deutlichste erkannt werden.

Die Untersuchung dieser Stadien auf Querschnittserien ergab folgendes Resultat: Die Keimhaut ist bei dem jüngsten Stadium mit Ausnahme einer ganz beschränkten Stelle im hinteren

Bereich zu beiden Seiten des Primitivstreifens *zweiblättrig*, in der erwähnten Gegend entwickelt sich das *mittlere Blatt*, indem vom Primitivstreifen seitlich Fortsätze in den Spalt zwischen Ektoderm und Entoderm hineinwuchern. Der Primitivstreifen, der eine deutliche Primitivrinne erkennen liess, ist nur eine in der Längsaxe der Area gelegene *Verdickung des äussern Keimblattes*; das innere nimmt an dieser Verdickung keinen Theil.

Das zweite Stadium zeigte im hintern Bezirk das Mesoderm schon weiter vorgeschritten, doch noch nicht bis an den Keimwulst reichend; mehr nach vorn war hier das Mesoderm in derselben geringen Ausbildung vorhanden, wie bei dem vorigen Stadium im hintern Bezirk, so dass also auch hier der hintere Theil dem vorderen voraus war.

Das dritte Stadium hatte ein in allen Punkten fortgeschrittenes Mesoderm, das aber in der Mittellinie wie auch vorher mit dem verdickten Ektoderm zusammenhing; nicht nur dass es seitlich fast ganz an den Keimwulst grenzte, es schob sich auch eine ganz kurze Strecke vor den Primitivstreifen vor (Anlage des Kopffortsatzes).

Beim vierten Stadium reichte seitlich das Mesoderm über die Area pellucida hinaus, namentlich im hinteren Bezirk, und vorn vor dem Primitivstreifen lag es selbstständig zwischen dem äusseren und inneren Keimblatt, im Primitivstreifen dagegen mit dem verdickten Ektoderm verbunden. Die Mittellinie, in der Verlängerung des Primitivstreifens nach vorn, ist verdickt (Kopffortsatz) und treibt sogar das Ektoderm buckelartig (auf dem Querschnitt) über sich hervor. In diesem verdickten Mesodermstreifen beginnen die Zellen etwas zu wachsen, sie werden heller und schnüren sich zuerst im hintern Theil des Kopffortsatzes seitlich ab, so dass ein kurzer, auf dem Querschnitt ovaler Stab entsteht, der mehr nach vorn in das Mesoderm, nach hinten in den Primitivstreifen übergeht. Dieser Stab ist die *Chorda dorsalis*, eine reine Mesodermbildung an dieser Stelle.

Mit diesen Beobachtungen ist die *Kölliker'sche* Lehre von der Entwicklung des mittleren Keimblattes aus dem Ektoderm beim Hühnchen vollständig bestätigt. — Wegen der Belege verweise ich auf den unter der Presse befindlichen ersten Theil der Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Papageien.

Von

Dr. M. BRAUN (Dorpat).

III. Die Verbindungen zwischen Rückenmark und Darm bei Vögeln.

In Folgendem gebe ich wie in den beiden ersten Mittheilungen in diesen Verhandlungen eine Uebersicht meiner Resultate der Studien über die Entwicklung der Vögel und behandle hier die wichtigsten Punkte, die ausführlicher in der im Druck befindlichen Fortsetzung meiner Arbeit über den Wellenpapagei dargestellt werden.

Es ist mir der Nachweis gelungen, dass es bei Vogelembryonen an *drei* von einander zu trennenden Stellen zu einer Verbindung zwischen dem Rückenmark und dem Darm kommt; diese drei Punkte können nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich von einander getrennt sein. Am übersichtlichsten sind diese Verhältnisse bei *Entenembryonen*: bei jungen Embryonen von 6 bis 8 Urvirbeln finde ich die erste Verbindung zwischen Rückenmarksröhr und dem noch flächenhaften Darmblatt vor dem Endwulst gelegen; dieselbe ist dadurch vor den späteren Verbindungen ausgezeichnet, dass sie sehr schmal ist; der Boden des Medullarrohres zieht sich ventral trichterförmig ein und die Spitze des Trichters öffnet sich nach dem Entoderm. Aeltere Embryonen lassen von dieser Verbindung Nichts mehr erkennen, dagegen bereitet sich die zweite Kommunikation derart vor, dass das Entoderm vor der Allantoisbucht in den Endwulst sich dorsal in der Mittellinie erhebt, und

so dem nach hinten wachsenden Medullarrohr entgegenstrebt; später tritt nun wirklich das Rohr mit diesem Entodermblindsack in Verbindung, durch eine relativ weite Oeffnung findet die zweite Kommunikation statt. Auch diese schliesst sich und so wie der Schwanz selbst gebildet ist und sich ventral zu krümmen beginnt, tritt hinten an der Schwanzspitze eine dritte Verbindung ein. Durch besondere Wachstumsverhältnisse hat sich im Schwanz nach hinten vom künftigen After ein Hinter- oder Schwanzdarm entwickelt, der zuerst von *Kölliker* bei Kaninchen und Hühnchen gefunden wurde. Der Schwanzdarm ist ursprünglich nicht in Verbindung mit dem Rückenmark, diese tritt erst sekundär dadurch ein, dass das Rückenmarksröhr sich an der Schwanzspitze ventral um das hintere Chordaende umbiegt und in eine dorsale, zipfelförmige Verlängerung des Schwanzdarmes einmündet. Auch diese dritte Kommunikation schliesst sich später völlig, der Schwanzdarm selbst wird resorbirt.

Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen bei der *Bachstelze* zu bestehen, doch rücken die einzelnen Verbindungen (Spalte) näher an einander; ich finde wenigstens auf dem Stadium, welches einen dorsalen Blindsack des Entoderms entwickelt zeigt, der wie ich vermuthet, dem nach hinten wachsenden Medullarrohr entgegenstrebt, vor dem Endwulst eine kleine, spaltförmige Verlängerung des Medullarlumens in die Chorda hinein; aus Mangel an Material kann ich nicht mehr sagen.

Der *Wellenpapagei* zeigt den vordern schmalen und den mittleren weiten Spalt auf einem Stadium dicht neben einander in der Axe liegend; dagegen rückt die dritte Kommunikation sehr weit in der Zeit hinaus, lässt sich jedoch sicher nachweisen, nachdem die ersten Verbindungen längst geschlossen sind.

Bei der *Taube* ist der vordere Spalt deutlich vorhanden, er scheint sogar vervielfacht zu sein; von dem mittleren ist ein Rudiment zu sehen, während die dritte Vereinigung bis jetzt noch nicht gefunden werden konnte.

Das *Hühnchen* zeigt nach *Gasser's* Entdeckung den vordern Spalt sehr deutlich, der zweite scheint ausgefallen zu sein und von der dritten Verbindung, welche im Schwanz um die Chorda herum stattfindet, benachrichtigt uns *Kupffer* vom Hühnchen des dritten Bruttages; es ist der *Kupffer'sche* Canalis myeloallantoides, der freilich von seinem Entdecker in einer ganz andern Weise gedeutet wird. Dieser Deutung kann ich jedoch für Vögel

durchaus nicht beistimmen; es soll nämlich der Kanal andeuten, dass, ähnlich wie es *Kupffer* für Reptilien angibt, sich auch beim Hühnchen die Allantois durch Einstülpung am hintern Ende des Embryos aus dem Ektoderm bildet, während mich eigene auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen über die Allantoisanlage nur das bestätigt finden liessen, was frühere Autoren, namentlich *Gasser* und *Kölliker* darüber angeben. Wie sollte beim Papagei die Allantois entstehen, welche beim Auftreten dieser hintersten Kommunikation bereits ein kleines auf Quer- und Sagittalschnitten nachweisbares Bläschen ist? Was sollte die von allen Autoren als Allantoisanlage gedeutete und in ihrer Entwicklung zur Allantois verfolgte Entodermbucht hinter dem hintern Körperende bedeuten?

Ueber die Verhältnisse bei Reptilien möchte ich kein Urtheil abgeben, ich bin durch eigene orientirende Untersuchungen auch bei ihnen zu einer andern Auffassung als *Kupffer* gekommen; doch sind die Funde an Vögeln allein ausreichend, um die ganze neue Lehre von der Phylogenie der Allantois sehr schwankend erscheinen zu lassen.

Die Bedeutung der drei verschiedenen Kommunikationen zwischen Rückenmark und Darm ist noch zweifelhaft, ich achte es für durchaus geboten, Zurückhaltung in der Aufstellung von Hypothesen zu üben, bis ein breiteres Material, namentlich über Reptilien vorliegen wird, doch ist es unzweifelhaft, dass die dritte Kommunikation sich auch bei niederen Wirbelthieren findet; von vielen Autoren ist für verschiedene Vertreter der Plagiotoomen, Teleostier und Amphibien die offene Verbindung des hintern Darmendes mit dem Medullarrohr beschrieben worden, sogar bei Ascidien und Amphioxus kommt Aehnliches vor. Doch besteht der Unterschied, dass hier die Verbindung zwischen Darm und Rückenmark primär ist, während sie bei den Vögeln erst secundär sich bildet.

Es steht zu vermuthen, dass auch bei Säugethiere embryonen, die nach *Kölliker* einen sehr entwickelten Schwanzdarm (Kaninchen) haben, eine solche Verbindung existirt.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Papageien.

Von

Dr. M. BRAUN (Dorpat).

IV. Weitere Entwicklungsvorgänge an der Schwanzspitze bei Vögeln und Säugethieren.

Beim Präpariren der Papageieimbryonen war mir an der Schwanzspitze ein kleines gestieltes Knöpfchen aufgefallen, das sich nur auf bestimmten Stadien und zwar zur Zeit der Entwicklung der Federpapillen zeigte, später absolut nicht mit der Loupe aufzufinden war; ich nahm an, dass das Knöpfchen, da sein Stiel immer dünner wurde, abbrach, die genauere Untersuchung auf Schnitten ergab jedoch, dass eine allmähliche Reduktion des Knöpfchens stattfindet.

Sowie der Schwanzdarm (*pars caudalis intestini Kölliker*, postanaler Darm *Balfour*) resorbirt ist, bildet sich in der Nähe der Schwanzspitze, in welche das Rückenmarksröhr und die Chorda beim Wellenpapagei hineinragt, eine ringförmige Einschnürung senkrecht auf die Längsaxe des Schwanzes. Dieselbe schneidet allmählig immer tiefer ein und so entsteht ein Knöpfchen Gewebe, welches durch einen dünneren Stiel mit dem eigentlichen Körper des Schwanzes zusammenhängt; Chorda wie Rückenmark ziehen sich aus dem Knöpfchen zurück, doch verlaufen eine Anzahl Nervenfasern im Knöpfchen und lassen sich bis an die Epithelbekleidung desselben verfolgen. Das *Schwanzknöpfchen* nimmt an Masse immer mehr ab und besteht auf dem letzten noch nachweisbaren Stadium nur aus einem kleinen Haufen

Ektodermzellen, welche der Haut an der Schwanzspitze aufsitzen und in welche Nervenfasern direkt aus dem Rückenmark eintreten; auf älteren Embryonen ist auch dieses verschwunden. Ein ähnliches Knöpfchen nur von Anfang an kleiner bildet sich auch bei *Taubenembryonen* aus. Nur als eine breitere, stempelartige Platte erscheint das Schwanzknöpfchen bei *Sperlings-, Enten- und Schleiereulenembryonen*.

Eigenthümliche Veränderungen macht die *Chorda* an der Schwanzspitze durch: bei Papageiembrionen bleibt die hintere Spitze der *Chorda* lange Zeit auf einem jüngeren Entwicklungsstadium stehen; da der Uebergang zwischen der Spitze und dem übrigen Theil der *Chorda* kein allmählicher ist, so findet man der in bekannter Weise sich umändernden *Chorda* hinten in ihrer Verlängerung einen Strang von rundlichen Zellen aufsitzen, der zugespitzt endet: das *Chordastübchen*; wie die weitere Untersuchung lehrt, fällt das Stübchen der Resorption anheim — es ist dasjenige Stück *Chorda*, um welches herum kein Knorpelgewebe zur Wirbelbildung mehr angelegt wird — die hintere Grenze dieses fällt mit der vordern des Stübchens zusammen. Bei der *Ente* ist dieses hintere Stück nicht so scharf abgesetzt, doch vorhanden; es krümmt sich fast ganz unter rechtem Winkel ventral, windet sich S förmig und wird später resorbirt. Das hintere *Chordaende* bei jungen *Taubenembryonen* (6—8 Tag) stösst unmittelbar an das Epithel der äusseren Haut an der Schwanzspitze; es ist dadurch ausgezeichnet, dass es später in zwei gleich lange, dicht neben einander liegende Theile zerfällt — wir haben dann eine doppelte *Chorda* vor uns. Viel schärfer ist die *Zweiteilung der Chorda* bei *Sperlingen* ausgebildet, nicht nur überragt hier der dorsale Schenkel den ventralen, sondern beide grenzen sich auch sehr scharf auf derselben Höhe von der ungetheilten *Chorda* ab. Was die Verhältnisse des hintern *Chordaendes* bei andern Wirbelthieren erlangt, so ist vor Allem an die interessanten Funde *Rosenberg's* am Menschen und nächst verwandten Säugern zu erinnern; ich selbst habe in der letzten Zeit ganz analoge Verhältnisse bei *Schweins-, Katzen-, Schafs-, Kaninchen-, Mäuse- und Hundeembryonen* gefunden; um das hinterste *Chordaende* bilden sich keine Wirbel, es ragt jenseits der Wirbelsäule heraus, ist oft getheilt oder gewunden und geschlängelt. Bei den von mir genannten Thieren kommt es sogar zur Bildung eines dem Schwanzknöpfchen der Vögel homologen Theiles, den ich

seiner Gestalt wegen „*Schwanzfaden*“ nennen möchte; ich finde nämlich am hintern Schwanzende einen verschieden langen Faden, der sich durch seine Dünne scharf vom übrigen Schwanz absetzt; in ihm liegt in jüngeren Stadien das gewundene oder getheilte Chordaende, später besteht er nur aus Epidermiszellen und schwindet endlich ganz.

Es ist hierdurch der Nachweis geliefert, dass sowohl bei Säugern als bei Vögeln die Chorda — wenn ich so sagen darf — zu lang angelegt wird; um ihr hinteres Ende bilden sich keine Wirbel mehr; auffallend bleibt, dass dazu auch sehr langschwänzige Säuger gehören. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei Amphibien. Durch *Flesch* und *Fraisse* ist bei verschiedenen Amphibien eine Entdeckung *H. Müller's* erweitert worden, dahin gehend, dass bei Urodelen die Chorda für die Bildung der Wirbel zu kurz ist: es entsteht nach hinten von der Chorda ein bis ein Centimeter langer Knorpelstab, der sich sekundär in Wirbel gliedert; nach einer Andeutung von *Fraisse* kommt dies auch bei *Lacerta* vor (Zool. Anz. III. Jahrg. Nr. 46), doch ist dieser Knorpelstab sehr kurz; vielleicht liegt jedoch hier eine Verwechslung mit dem hintersten, auf embryonalem Typus stehen bleibenden Chordaende vor (?).