

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 273/1938

Aus der Anatomischen Anstalt der Universität München

Entwicklung des Molches III

Medullarfaltung, Neurulation und Embryobildung beim Molch

Von

Prof. Dr. W. VOGT

Zweite Auflage, neu bearbeitet von

Dr. B. SCHNEIDER

GÖTTINGEN 1955

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht
bestimmt

Länge der Schmalfilmkopie (16-mm-Stummfilm): 144 m
Vorführdauer: 13 $\frac{1}{2}$ Min. — Vorführgeschwindigkeit: 24 B/s

Die vollständige Reihe umfaßt folgende Filme:

Entwicklung des Molches I

Furchung des Molch-Eies

Wissenschaftlicher Film C 271/1938

Entwicklung des Molches II

Urdarmbildung beim Molch

Wissenschaftlicher Film C 272/1938

Entwicklung des Molches III

Medullarfaltung, Neurulation und Embryobildung beim Molch

Wissenschaftlicher Film C 273/1938

Die Herstellung des Films erfolgte in den Jahren 1936
bis 1938. Für den Hochschulunterricht bearbeitet und
veröffentlicht durch die Reichsanstalt für Film und Bild
in Wissenschaft und Unterricht, Berlin

Entwicklung des Molches III

Medullarfaltung, Neurulation und Embryobildung beim Molch

Von Prof. Dr. W. VOGT

Neu bearbeitet von Dr. B. SCHNEIDER

In Mikro-Zeitrafferaufnahmen werden die letzten Stadien der Entwicklung des Molches dargestellt. Die Neurulation zeigt die Abläufe vom Urmundschluß der Gastrulation bis zum Schluß der Neuralanlage zum Medullarrohr, die Embryobildung die weiteren Entwicklungsvorgänge bis zum Eintritt der Eigenbeweglichkeit des Molchkeimes, die technisch das Ende der Darstellungsmöglichkeit bedeutet. Die verwendeten Amphibienarten sind der spanische Rippenmolch (*Pleurodeles WALTZ*), Axolotl (*Amblystoma mexicanum*) und Unke (*Bombinator pachypus*). Die Keime sind fast ausschließlich in Aufsicht aufgenommen.

I. Allgemeine Vorbemerkungen

Medullarfaltung (Neurulation)

Wie durch die Gestaltungsvorgänge der Gastrulation¹⁾ die Gastrula entsteht, so ist das Ergebnis der im folgenden beschriebenen Abläufe die Neurula. Der Begriff „Neurula“ bedarf jedoch insofern einer genaueren Bestimmung, als damit nicht nur die entstandene Gehirnrückenmarksanlage bezeichnet wird, sondern auch der Endzustand aller der Entwicklungsvorgänge miteinbezogen wird, die während der Neurulation am übrigen Keim (meist im Keiminneren) ablaufen.

Die Vorgänge der Neurulation (= Medullarfaltung) sind Gestaltungsbewegungen der Keimoberfläche von einem in den vorangegangenen Entwicklungsstadien noch nicht aufgetretenem Ausmaß: sie stellen aber auch andererseits den Abschluß dieser Form der Keimentwicklung vor. Ihre Wiedergabe durch den Film trifft ähnlich günstige Voraussetzungen wie die der Furchung, so daß es zum Verständnis dieses Entwicklungsabschnittes keiner längeren theoretischen Erörterung bedarf.

Ähnlich wie bei den Gestaltungsbewegungen, die zum Urmundschluß führen, müssen wir auch bei der Medullarfaltung zwei gleichzeitig ab-

¹⁾ Vgl. W. VOGT, Entwicklung des Molches II. (S. zweite Titelblattseite.)

laufende, aber voneinander unabhängige Hauptmomente der Bewegungen unterscheiden: die eigentliche Auffaltung der Medullaranlage vom Keimäquator in Richtung senkrecht zur dorsalen Mittellinie, und die Streckung der dorsalen Rückenmitte vom Urmundrand nach cranial. Diese beiden Umbildungsvorgänge formen die bis zur Gastrula erhaltene Kugelgestalt des Keimes um.

a) Auffaltung der Medullaranlage

Nachdem sich der Urmund völlig geschlossen hat, also der (senkrecht stehende) Urmundspalt entstanden ist, tritt in den Ereignissen an der Keimoberfläche eine Ruhepause ein. Wir müssen annehmen, daß in dieser Phase im Keiminneren noch die letzten Gastrulationsvorgänge (Fertigstellung der Keimblätter, Urdarm aus dem inneren, Urdarmdach und Mesodermmantel aus dem mittleren Keimblatt) beendet werden. Das erste Anzeichen für den Beginn der neuen Entwicklungsphase, an deren Ende die „Neurula“ steht, ist das Auftreten der Medullarzeichnung: etwas über der Äquatorhöhe des Keimes erscheint in der durch die Gastrulationsvorgänge gleichmäßig pigmentierten Keimoberfläche ein horizontal liegender dunkler Pigmentstreifen, der von oben gesehen die Form eines fast geschlossenen Ringes hat. In der „Ringöffnung“ liegt der Urmund, genauer gesagt die dorsale Urmundlippe mit einer mehr oder weniger deutlich ausgebildeten „Rückenrinne“. Die Medullarzeichnung teilt den Keim in ein dorsales „Neuroektoderm“ und ein ventrales „Haut-Ektoderm“. Ein Vergleich der Ausdehnung beider Abschnitte ergibt nahezu die Halbierung der Gesamtoberfläche.

In fließendem Übergang¹⁾ verdichten sich die pigmentierten Streifen der Medullarzeichnung und erheben sich über die Keimoberfläche zu den Medullarwülsten. Hierdurch wird aus der bisher gleichmäßigen Rundung des Keimrückens nach dorsal eine ebene Fläche abgehoben, die Medullarplatte. Durch die weitere Abfaltung der Randwülste entsteht aus der Platte die Medullarrinne und durch das Aneinanderlegen der hochgefalteten Wülste endlich das Medullarrohr. Den Abschluß der ganzen Entwicklungsphase bildet die Medullarnaht, die Verschmelzung der oberen Ränder des mit der Medullarfaltung mit hochgezogenen und ausgedehnten Haut-Ektoderms. Durch diesen letzteren Vorgang gelangt die gesamte Medullaranlage unter die Bedeckung des Hautektoderms, wobei es jedoch nicht zur Angleichung an das ursprüngliche Niveau kommt: die Medullaranlage gibt als „Rückenwulst“ dem Keim das neue charakteristische Reliefbild der Neurula. Von seiten des Ektoderms gesehen beendet die Medullarnaht zwei Hauptvorgänge der Formbildung:

- a) Abgliederung des Neuro-Ektoderms mit der Bildung des geschlossenen Neuralrohrs:
- b) Umkleidung des ganzen Keimes mit Haut-Ektoderm (Epidermis).

¹⁾ Bei der Beurteilung der Darstellungsgeschwindigkeit ist die angewendete Zeitraffung unbedingt zu beachten.

b) Streckung der Rückenmitte

VOGT hat schon durch die Farbmarkierungsmethode den Nachweis erbracht, daß sofort mit dem ersten Auftreten der äquatorialen Medullarstreifen ein von der Neuralfaltung unabhängiger zweiter Gestaltungsvorgang einsetzt, der von der dorsalen Urmundlippe ausgeht und zu einer längsgerichteten Umformung der Medullaranlage führt: die Streckung der Rückenmitte. In den Zeitrafferaufnahmen wird dieser Vorgang besonders deutlich: in breitem Strom wandert Zellmaterial von der dorsalen Urmundlippe über den Keimrücken nach cranial. Diese Massenverschiebung ist in einem zentralen Mittelstreifen — ausgehend von der Gegend der „Rückenrinne“ — am ausgiebigsten, sie ist aber auch in den seitlichen Abschnitten der Medullaranlage, also an den Innenseiten der sich eben auffaltenden Medullarwülste, noch sehr deutlich. Die anfänglich kurze und breite Platte wird durch den Strömungsvorgang gegen die Kopfregion hin verlängert, sie wird zungenförmig, weiterhin — durch die fortschreitende Auffaltung der seitlichen Wülste — zu einer langen schmalen Rinne und schließlich zum Rohr geformt. Diese „Streckung“ setzt im Rückenbereich jenen Vorgang fort, den wir schon bei der Gastrulation als Streckung bezeichnet haben; allerdings ist dort der ganze Ring des Urdarmrandes beteiligt, hier dagegen nur der dorsale Bereich. Es ist die gleiche Verlängerung der dorsalen Urmundlippe, nunmehr als Streckung der ganzen Rücken- gegend des Keimes, insbesondere der Rückenmitte. Wir haben hier einen für die Gestaltung grundlegenden Vorgang vor uns, da eben diese Streckung aus der kugelförmigen Keimanlage den länglichen Embryo bildet. Längsstreckung ist ein weitgestecktes Hauptziel bei der Ausbildung des Wirbeltierkörpers; sie ist schon in der Phase der Gastrulation bei der „Streckung“ des Urmundrandes wirksam, bei der Bildung der Neuralanlage aber beginnt ihr eigentlicher Zweck: die Streckung der Achsenorgane.

Wie wir bei der Gastrulation die „Einrollung“ und die „Streckung“ des Urmundrandes als zwei voneinander unabhängige Einzelvorgänge erkannt haben, so sind auch Medullarfaltung und Streckung der Rückenmitte zwei verschiedene Gestaltungsvorgänge: das Ziel der ersteren ist die Formung der Gehirnrückenmarksanlage, die Aufgabe der zweiten aber die zweckbedingte Massenverteilung des vorhandenen Materials.

Durch die Medullaranlage wird das äußere Keimblatt in zwei nahezu gleiche Abschnitte geteilt: ventral bleibt das Haut-Ektoderm, das sich durch die Abfaltung der Neuralanlage (passiv?) immer weiter dehnt und ausbreitet, beim Schluß des Neuralrohres auch dieses dorsal noch überzieht, in der rein linearen Verschmelzung von Rand zu Rand die Medullarnaht bildet und somit den ganzen Keim als Epidermis umkleidet.

Die dorsale Hälfte des Ektoderms ist das Ausgangsmaterial für die Nervenanlage. Es wird durch die Gestaltungsbewegungen der Medullarfaltung geformt, massenmäßig kommt es durch die gleichen Vorgänge zu einer Konzentrierung des Neuralzellbestandes am Rücken des Keimes.

Auch die Strömungsvorgänge bei der Streckung der Rückenmitte haben neben der umformenden Verlängerung der dorsalen Achsenorgane eine für die Weiterentwicklung der Neuralanlage sehr wichtige Massenverschiebung erreicht: die unterschiedliche Verteilung des vorhandenen Nervenzellmaterials auf Gehirn und Rückenmark. In einigen Filmaufnahmen sehen wir, welchen imponierenden Materialzuschuß der Rumpfteil der Neuralanlage — sogar unter erheblicher eigener Einbuße — zur „Gehirnplatte“ liefert. Von oben gesehen gleicht die Medullaranlage in einer bestimmten Phase einem Tennisschläger: an einem relativ dünnen Stiel befindet sich vorn eine breite Endplatte. Dieses Aussehen wird noch mehr verstärkt durch die in dieser Zeit unterschiedlich fortgeschrittene Medullarfaltung, deren Ursache wenigstens zum Teil sicher ebenfalls eine mittelbare Folge der großen Materialumlagerungen durch den „Vorstoß der Rückenmitte nach cranial“ ist: der — verdünnte — Rumpfteil der Medullaranlage schließt sich wesentlich früher zum Rohr als die breit auswuchtende Gehirnplatte. Die Überwulstung der Zellmassen des Gehirns muß sowohl zeitlich große Verzögerung als auch mechanisch beträchtliche Hemmungen ergeben. Mit der in der Mitte geschlossenen Medullaranlage hat der Keim die oft genannte charakteristische Handtaschenform der werdenden Neurula. Aber schließlich kommt es auch zum Neuralschluß im Kopfbereich, die vorausgegangenen Massenverschiebungen der Neuralsubstanz bleiben in der ganzen Form der Anlage deutlich erkennbar: auf einen im Kopfbereich mächtig hervortretenden Stirnwulst folgt ein sich nach hinten immer mehr verjüngender Rumpf- und Schwanzteil.

c) Bildung der Schwanzknospe

Die hinteren Enden der Medullarwülste laufen ohne Abgrenzung in die Seitenlippen des spaltförmigen Urmundes aus: sie bilden so zwei Hälften einer Knospe, die im weiteren Verlauf durch Nahtschluß ein Ganzes wird, die Schwanzknospe. Das ganze Gebilde ist aber nicht mehr „Medullarmaterial“, es liefert nicht Nervenrohr, sondern Mesoderm, vor allem die Muskelsegmente für den Schwanz. An dieser Stelle — und zwar als einziger in der ganzen Keimentwicklung — finden wir echte Konkreszenz, d. h. nahtförmige Verwachsung symmetrischer Anlagen. Die entstehende Schwanzknospe engt den spaltförmigen Urmund von dorsal her ein und überwächst ihn, so daß der punktförmige After nicht mehr das äußerste Ende des Keims bleibt, das jetzt die Schwanzknospe einnimmt.

d) Begleitvorgänge der Neurulation

Unsere Namengebung, das Wort „Neurulation“, nimmt, wie schon erwähnt, unberechtigterweise die Bildung der Nervenanlage als Hauptvorgang des ganzen Entwicklungsabschnittes an. Wenn man jedoch im Film die Bildung der Medullaranlage in ihren Einzelheiten betrachtet, so muß man sich unbedingt klarmachen, daß gleichzeitig und in vielen Dingen auch völlig gleichsinnig im Keiminnern unter der Medullar-

anlage Meso- und Entoderm die gleiche Streckung durchmachen und auch in gleicher Weise eine Zusammendrängung nach der dorsalen Mitte im Sinne der Medullarrohrbildung erfahren. Die sich nach dorsal auffallenden Medullarwülste enthalten in sich kein Mesoderm — es sind rein ektodermale Zellmassen —, aber das durch die Wulstungen nach dorsal sich ausdehnende Haut-Ektoderm ist von Mesoderm unterlagert. Wenn sich die Neuralanlage gebildet hat, dann liegt neben und unter ihr in großen Massen das „axiale Mesoderm“. Die beiderseitigen Mesodermwülste schließen die Chorda dorsalis ein, die sich unter dem Neuralrohr gebildet hat. Die Chorda dorsalis ist ihrerseits aber dasjenige Achsenorgan, das sich an den Streckungs- und Verlängerungsvorgängen am meisten beteiligt. Unter dem seitlichen Mesoderm liegt im Innern das Entoderm, das sich in den seitlichen „Darmlippen“ zur Urdarmrinne gebildet hat. Diese Darmlippen heben sich innerhalb der Mesodermplatte und rücken wie außen die Medullarwülste gegeneinander nach oben, sie bilden ebenfalls eine dorsale Naht, die die Darmrinne zum Darmrohr schließt.

Von diesen Vorgängen ist außen am Keim nichts zu sehen, trotzdem muß man sich diesen Gesamt Ablauf der Dinge vorstellen und erkennen, daß dorsaler Zusammenschluß und Streckung nach cranial nicht nur der Formbildung des Nervenrohres dienen, sondern daß diese der äußerlich sichtbare Ausdruck der Gesamtmodellierung des Keimes sind. Nicht nur die „sichtbare“ Neurulation, sondern auch die im Keiminnern ablaufenden Vorgänge dienen der Bildung von Achsenorganen. Bei der Entstehung der Urvirbel werden wir später einmal sogar einen kurzen Einblick in die Entwicklung des „axialen Mesoderms“ bekommen, da diese Vorgänge durch die Außenhaut durchscheinen. Davon soll weiter unten bei der Besprechung der Embryobildung die Rede sein.

e) Vergleich der Neurulation bei Urodelen und Anuren

Wie schon bei der Gastrulation haben wir auch bei der Neurulation zur Ergänzung der Darstellung einige Aufnahmen der gleichen Entwicklungsphase der Unke eingeschaltet. Während aber die Gastrulation bei beiden Amphibienarten nahezu völlig gleichartig verläuft, ist das bei der Neurulation nicht mehr der Fall. Der auftretende Unterschied ist — auf einen kurzen Nenner gebracht — das Größenverhältnis Rücken zu Bauch, oder grob ausgedrückt und nur die äußere Form betrachtet: der Molch ist ein Rückentier, die Unke ein Bauchtier.

Beim Molch beherrscht der Rückenwulst der Neuralanlage gewissermaßen die ganze Körperform, er ist langgezogen, legt sich convex über mehr als die Hälfte des kugeligen Keimumfanges und umrahmt so den verhältnismäßig kleinen Dotterbauch. Dagegen bleibt bei der Unke der Dotterbauch als halbkugelige Vorwölbung bestehen und wird der Form nach zum beherrschenden Körperteil: der Rücken tritt nicht wulstförmig hervor, sondern bleibt in seinem Mittelteil ein kurzes konkaves Zwischenstück zwischen einem mächtigen Stirnwulst und einer großentwickelten Schwanzknospe (vgl. die schlanke Molchlarve und die Kaul-

quappe). Die Erklärung für diesen Unterschied ist wohl weniger in einem grobmechanischen Moment zu suchen — der Dottergehalt der Anuroneier ist wesentlich größer als der der meisten Urodelenener — als vielmehr in dem sich schon bei der Neurulation ausdrückenden verschiedenen ontogenetischen Endziel: der Molch wird Schwimmtier, die Unke Springtier. Es ist klar, daß damit die Molchentwicklung als die primitivere angesehen werden muß, während die Entwicklung der Unke schon spezieller angepaßt, abgeleitet und phylogenetisch jünger sein muß. Es ist auch nicht verwunderlich, daß diese Entwicklungsunterschiede schon bei der Neurulation auftreten, denn diese Phase des Werdens gehört zwar noch zur „Urentwicklung“, ihr Ergebnis, die Neurula, ist eine Art „Urkörper“ (R. WETZEL), aber sie stellt eben doch den Abschluß der Primitiventwicklung dar, so daß ein „Vorgriff auf später“ schon möglich erscheint.

Embryobildung

Mit der Auffaltung der Medullaranlage und dem Schluß des Neuralrohrs sind die großen äußerlich sichtbaren Gestaltungsbewegungen abgeschlossen. Das Ergebnis ist die „Neurula“, — beim Molch ein länglicher ovoider Keim mit einem ventralen Dotterbauch, um den sich ähnlich der Raupe eines Raupenhelms die Nervenanlage herumlegt. Diese letztere zeigt eine durch die Form ihrer Entstehung bedingte Gliederung in einen mächtig aufgetriebenen Stirnwulst, der sich nach dorsal in der Schulterknickung in einen relativ schlanken Rückenwulst fortsetzt und mit einer über den geschlossenen Urmund hinausragenden Schwanzknospe kaudal endet (letztere ist nicht mehr Neuralgewebe). Die ventrale Keimhälfte, der Dotterbauch, ist zunächst ungegliedert, wenn man von einer geringen querliegenden Aufbauchung unter dem Stirnwulst der Neuralanlage (dem Kopfdarm) absieht.

Der Abschluß der großen Gestaltungsbewegungen bedeutet, daß alle Grundstoffe für die Organbildung plangerecht angeordnet sind. Die weitere Entwicklung ist nicht mehr ein einzelner Gestaltungsvorgang, der die ganze Entwicklungsphase maßgeblich beherrschen würde, sondern sie beschränkt sich, soweit überhaupt Massenverschiebungen noch stattfinden, auf Teilgebiete des Larvenkörpers. Um die ablaufenden Bewegungsvorgänge der Embryobildung darzustellen, bedarf es von jetzt ab einer Auswahl derjenigen Einzelvorgänge, die den Verhältnissen des Films einigermaßen gerecht werden. Dennoch ist die Anschaulichkeit der ganzen Abläufe wegen ihrer geringeren „umwälzenden“ Bedeutung weniger befriedigend und die Darstellung umso schwieriger, je mehr sich die Prozesse unter der Decke des Haut-Ektoderms abspielen. Es ist auch nicht verwunderlich, wenn der Film in diesen Entwicklungsbereichen manche Wünsche offen läßt, deren Erfüllung bei der Herstellung in den Jahren 1936—1938 noch nicht möglich war.

Die sichtbaren Entwicklungsvorgänge bei der Embryobildung des Molches sollen im folgenden kurz in ontogenetischer Reihenfolge erläutert werden.

a) Entwicklung der Körperform

Da bis zur Neurula jeder einzelne Entwicklungsvorgang den ganzen Keim betrifft, befinden sich naturgemäß alle Teile eines Keims auf der gleichen Entwicklungsstufe. Mit der Embryobildung wird dieses Prinzip aber nun völlig verlassen: die Entwicklungsvorgänge von der Neurula ab laufen am Kopfende rascher als an Rumpf und Schwanz, oder wie ein oft zitierter Satz sagt: der Embryo ist vorne älter als hinten. Diese Tatsache können wir im Film immer wieder beobachten.

Wenn sich bis zur Neurula die Entwicklung unter dem Leitwort „Bewegung“ abspielt, so ist von jetzt an das Hauptthema „Gliederung“. Die Prozesse sind, wie schon erwähnt, Veränderungen an Teilen des Larvenkörpers und verlaufen, auch bei der angewandten starken Zeitraffung (bis auf $\frac{1}{9000}$) nur langsam.

Der Vorgang, der noch am meisten als Ganzheitsgeschehen auffällt, ist die allgemeine Streckung des Keimes, er gibt seine „Eiform“ immer mehr auf und wird länger und schlanker. Es handelt sich dabei aber weniger um richtiges Längenwachstum, sondern im wesentlichen um Modellierung: die „Achsenorgane“ werden aus ihrer Krümmung um den Dotterbauch geradegestreckt. Letzterer wird auch in dieser Zeit absolut kleiner, so daß er immer weniger für die Keimform bedeutet.

Eingeleitet wird der neue Entwicklungsabschnitt durch einen eigenartigen Vorgang, der bisher völlig unbekannt war und erst durch das Studium des vorliegenden Filmes aufgedeckt worden ist: der aus der Neurulation her noch wulstig erweiterte Kopfdarm zieht sich zusammen, und zwar so schnell, daß die Zeitraffung daraus ein plötzliches ruckartiges Zusammenzucken macht. Infolge Fehlens irgendwelcher anderer Erklärungsmöglichkeiten müssen wir annehmen, daß die Kontraktion des Kopfdarmes auf einer Flüssigkeitsabgabe aus dem bisher gefüllten Innenraum besteht. Der Sinn dieser plötzlichen Raumverkleinerung dürfte in einer Anpassung des Kopfgebietes an die Vorbedingungen für die Bildung der Mundbucht und der Kiemenregion zu suchen sein, nachdem der bisherige Zweck der Kopfdarmblase mit der endgültigen Verdrängung der Furchungshöhle erfüllt ist.

b) Die Gliederung im Kopf-Halsgebiet

Während der Kopf schon bei der Neurula an der mächtigen Hirnanlage erkennbar ist, wird das Halsgebiet mit Kiemenregion, Herzwulst und Vornierenanlage erst einige Zeit nach der Neurulation langsam aus dem Vorderkörper herausgeformt. Die Hals-Rumpfgrenze als Einschnürung zwischen Kiemenfeld und Dotterbauch ist auffallend weit hinten, nur wenig von der Körpermitte entfernt, d.h. das Vorderteil eilt in Größe (und Ausbildungsstand) dem Caudalteil voraus. Im einzelnen sind am Halsgebiet folgende Neubildungen zu beobachten:

a) Mundbucht

Kontraktion der Kopfdarmblase und weiteres Wachstum der mächtigen Hirnanlage lassen den vordersten Darmteil immer mehr an Be-

deutung verlieren, so daß aus der Vorwölbung eine Einsenkung wird, die Mundbucht. Ihre Vorderwand besteht nur aus zwei Wandschichten (Ekto- und Entoderm), da sich das Mesoderm überhaupt nicht bis zum vordersten Ende vorschiebt. Den eigentlichen Formwandel der Mundbucht, der später erfolgt, sehen wir in einer besonderen Aufnahme von unten¹⁾. Das zunächst rundliche weiße Feld der Rachenmembran, wie die vorderste Wand des Darmes genannt wird, wird durch die vordringenden (dunkleren) Vorderenden der Kiemenbögen eingeengt und vor allem durch die vorwachsenden Unterkiefer *T*-förmig gestaltet. Nach Verwachsen der letzteren bleibt nur der Querbalken des *T* als Mundspalt übrig, hier erfolgt später der Durchbruch der Mundöffnung.

b) Herzwulst

Der Herzwulst entsteht in unmittelbarem Anschluß an die Mundbucht als Vorwölbung der ventralen Darmwand. Seine Abgrenzung gegen den in dieser Zeit schon wurstförmigen Dotterbauch bildet eine flache Schnürfurche, die ventrale Hals-Rumpfgrenze. Pulsationen des Herzens sind im Film wegen der angewendeten Zeitraffung nicht sichtbar.

c) Vornierenanlage

Die Vornierenanlage entwickelt sich unmittelbar hinter der Hals-Rumpfgrenze als flacher Wulst der Vorderwand des Dotterbauches (ist also eigentlich schon ein „Rumpfforgan“).

d) Kiemenregion

Die Kiemenregion umfaßt das seitliche Kopfdarmgebiet, abgeteilt vom dicken einheitlichen Gebiet des Dotterbauches durch die Hals-Rumpffurche. Äußerlich sieht man die „Kiemenfurchen“ (die den inneren Schlundtaschen entsprechen) zwischen drei sich langsam ausprägenden Kiemenwülsten, die vom Nacken gegen die Mundbucht verlaufen.

e) Einzelorgane

Augenblase, Linse, Hörblase und Nasengrübchen sind plötzlich aufgetaucht, ohne daß besondere Bildungsvorgänge in Erscheinung getreten wären. Die zugehörigen Materialbewegungen und Umformungen spielen sich unter der Decke der Epidermis ab und sind — wenigstens bisher — nicht faßbar.

f) Ursegmente

Die Ursegmente sind deutlich erkennbar an der vom Kopf gegen den Rumpf und Schwanz fortschreitenden Segmentierung des axialen Mesoderms: man sieht eine gewisse Zusammenziehung von Material unter der Oberfläche und das von vorn nach hinten fortschreitende Auftauchen der Grenzfurchen zwischen den Segmenten. Die fertige Ursegmentreihe zieht am Rückenwulst entlang von der Ohrblase bis zur

¹⁾ Nach dem Zwischentitel: *Rippenmolch auf Samtlager (Bauchansicht)*.

Schwanzknospe. Das zweite Ursegment liegt über dem hinteren Kiemenwulst, das dritte und vierte über der Vorniere.

g) Ganglienleiste

Die Ganglienleiste, die beim Neuralrohrschluß beiderseits der Medullar-
naht unter der Oberhaut ausgeschieden wird, liefert bekanntlich das
ektodermale Bildungsmaterial für zwei Organgruppen:

1. Die extrazerebralen Ganglien, die peripheren Nervenzellen sowie
die zelligen Scheiden aller Nervenfasern. Im Kopfbereich tritt sie be-
sonders massig auf und läßt hier als „Kopf-Ganglienleiste“ in Zusammen-
arbeit mit der „Sinnesschicht“ der Oberhaut die Ganglien der Hirn-
nerven entstehen, besonders die großen Ganglien der Gesichtsnerven
(*Trigeminus*), des Hörnerven (*Acusticus-facialis*), und des Nerven der
Seitenlinie und der Eingeweide (*Vagus*). Von diesen Bildungen sieht
man in unserem Film (letzte Bildfolge) vor allem besonders gut das
Auftauchen des dreißtigen *Trigeminus* als dunkelpigmentierte Streifen
zwischen Auge und Kiemengegend.

2. Das Mes-Ektoderm der Kiemenbögen: aus diesem Material ent-
steht der Inhalt der Kiemenwülste, vor allem das Kiemenbogenskelett.
Der Film beseitigt in überzeugender Weise den letzten Zweifel an der
Herkunft des Materials für diese Bildungen aus der ektodermalen
Ganglienleiste, indem er eine sehr eindrucksvolle Materialbewegung
sichtbar macht: von oben nach unten schieben sich dunkle, finger-
förmige Fortsätze aus dem braunpigmentierten Bereich der Ganglien-
leiste in die hellen Wülste des Kiemenfeldes vor; drei Fortsätze sind
erkennbar; sie fließen als Zellströme in die drei Kiemenwülste ein und
füllen sie vom dorsalen bis zum ventralen Ende mit dunklem Mes-
Ektoderm¹⁾. Die Darstellung beruht auf einem kleinen Kunstgriff: es
wurden für diese Bildfolge solche Keime ausgewählt, deren Medullar-
anlage gegenüber dem Hautektoderm besonders dunkel pigmentiert
war. Unter diesen Umständen ist dann nach dem Schluß der Medullar-
anlage auch das Ganglienmaterial dunkelbraun pigmentiert, so daß es
sich beim Einströmen in die Kiemenwülste deutlich von der Umgebung
unterscheidet und sich durch die darüberliegende Schicht der Oberhaut
hindurch verfolgen läßt.

Wir sehen in diesen Vorgängen eine letzte Gestaltungsbewegung,
welche Bildungsmaterial an seinen Platz bringt. Der Vorgang ist auch
deswegen von großem Anschauungswert, weil er ein sichtbares Beispiel
für das Zellströmen in einem schon weiterentwickelten „Gewebe“ liefert.
Wir dürfen annehmen, daß die Entstehung der peripheren Zellen des
Nervensystems (SCHWANNsche Scheiden) in ganz ähnlicher Weise erfolgt;
dort wird freilich das Zellströmen nicht sichtbar, weil die bewegten
Massen zu klein sind und sich ihr Vordringen zu tief im Innern abspielt.

¹⁾ Am besten sichtbar bei wiederholtem Vor- und Rücklauf der be-
treffenden Stelle im Film (nur mit bestimmten Vorführgeräten, vorwiegend
älterer Bauart, möglich).

Es ist hier nicht der Ort, um noch ausführlichere Angaben über die inneren Bildungsvorgänge der Spätentwicklung zu machen. Wenn auch die Darstellung der äußeren Formbildung in Zeitraffung manchen unmittelbaren Aufschluß über das Werden des Embryo und seiner Organe gibt, so kann sie naturgemäß nur die Oberfläche veranschaulichen, das Relief, die Fassade, hinter der die Vorgänge der Sonderung und die Gestaltung der Organe verborgen bleiben. Vom Schluß der Medullaranlage ab ist die Oberfläche im Gegensatz zur Furchung nur deckende und somit vieles verdeckende Oberhaut.

Nebenerscheinungen

a) Flimmern der Epidermis

Schon früher¹⁾ trat gelegentlich eine gleitende oder rotierende Bewegung des ganzen Keimes auf. Sie wird hervorgerufen durch einen sich an der Epidermis allmählich immer mehr entwickelnden Flimmerhaarbesatz. Die Flimmerung ist biologisch das Mittel des Keimes, die umgebende Flüssigkeit zu wechseln, um damit den Gasstoffwechsel zu fördern und vielleicht auch Schädlinge fortzustrudeln.

Für die Filmaufnahme stören die an sich sehr langsamen Änderungen der Ruhelage des Keimes sehr, so unterhaltend auch ihre Auswirkung durch die Zeitraffung ist. Je älter der Keim wird, um so intensiver werden die „Roll- und Trudelbewegungen“, und wir mußten als ultima ratio die Keime schließlich völlig enthüllen (wobei geringe Beschädigungen meist unvermeidbar waren) und in die Rillen eines Cordsamtstoffes legen. Die spitzen Härchen dieser Unterlage haken sich ein wenig in der Epidermis fest, ohne die Entwicklungsvorgänge sonderlich zu stören.

b) Muskuläre Eigenbewegungen der Keime

Eine zweite physiologische Bewegungsform tritt uns in den Körperbewegungen der älteren Keime entgegen. Es handelt sich um die ersten seitlichen Rumpfbeugungen als Folge der fortgeschrittenen Ausdifferenzierung der Ursegmente. Sie stören zunächst die Filmbeobachtung des Keimes nur wenig, weil es sich um gelegentliche Zuckungen handelt. Die Möglichkeit der Filmbeobachtung ist jedoch endgültig vorüber, wenn das Objekt seine so gewonnene Bewegungsfreiheit benützt und fortschwimmt.

c) Absterbeerscheinungen

Runzel- oder Höckerbildung, Quellung unter ungeheuerlichen Formveränderungen, Zerfall oft mit explosionsartigem Bersten sind zwar eindrucksvolle Phänomene, ergeben aber keine exakten Deutungsmöglichkeiten. Wir haben sie am Ende einiger Bildfolgen belassen, um dem Betrachter einen kleinen Eindruck von den mannigfachen Schwierigkeiten zu geben, die bei der Herstellung des Filmes auftraten.

¹⁾ Vgl. „Entwicklung des Molches II“.

II. Erläuterungen zum Film

*Axolotl (Aufsicht)*¹⁾

Bildung der Medullarfalten

Zunächst wird die Bildung der Medullarfalten beim Axolotl dargestellt. Beim späteren Trudeln zeigt sich an der fertigen Neurula der dickere Hirnwulst in schon beginnender Gliederung. Die Vorwölbung des Kopfdarmes bezeichnet die Stelle der späteren Mundbucht. Die Schwanzknospe geht unmittelbar aus dem Schluß des hinteren (vorletzten) Abschnittes der Medullaranlage hervor. (Aufnahmefrequenz 1 B/Min., d. h. Zeitraffung auf $1/1440^2$.)

Axolotl

Neurulation

Die Bildfolge beginnt bei eben spaltförmigem Urmund, die Rückenrinne ist deutlich. Mitten auf der Rückenfläche kann man dunklere Zellen als Merkpunkte verfolgen, die sehr klar den „Vorstoß der Mitte“ zeigen: er beginnt schon vor der sichtbaren Auffaltung und bringt die als Rückenmitte erscheinende Partie bis in den Boden der Hirnanlage. Man sieht ferner, wie die ursprünglich fast kreisförmige Medullarplatte Sohlenform bekommt und sich streckt.

Axolotl (Ansicht von vorn)

Kopfbende

Die Neurulation eines Axolotlkeimes ist von vorn zu sehen. Der Kopfwulst erscheint zunächst im Bild oben und senkt sich im Laufe der Neurulation beträchtlich. Das entspricht der Streckung der Gesamtanlage. (Zeitraffung auf $1/2880$.)

Rippenmolch

Gastrulation und Neurulation

Bei einem Rippenmolch werden Gastrulation und Neurulation im Zusammenhang gezeigt. Der Keim war durch Kühllhaltung etwas beschädigt, was sich in einem unregelmäßigen und etwas gehemmten Nahtschluß ausspricht. Die weiße Färbung der Rückenregion vor der Bildung der Medullaranlage ist charakteristisch für die meisten Rippenmolchkeime. Dieses weiße Rückenfeld läßt bei der Neurulation besonders gut den Streckungsvorgang verfolgen. (Die Beobachtungsdauer beträgt etwa 48 Stunden, Zeitraffung auf $1/1440 - 1/2880$.)

¹⁾ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

²⁾ Bezogen auf die normale Vorführgeschwindigkeit von 24 B/s (die Zeitraffungsangaben im Film beziehen sich auf die früher übliche Vorführgeschwindigkeit von 16 B/s).

Urmundschluß und Neurulation in Aufsicht

Am Rippenmolchkeim sieht man den Urmundschluß und die Neurulation in Aufsicht. Nachdem die „Medullarzeichnung“ sichtbar geworden ist, werden Bilder der Vorderansicht des Keimes eingeschaltet, um Lage und Form der Gehirnanlage zu veranschaulichen. Die Trudelbewegungen im Dotterhäutchen sind durch das Flimmern der Keimoberfläche bedingt, sie setzen schon vor Schluß der Medullaranlage ein. (Zeitraffung auf $\frac{1}{1440}$.)

Axolotl

Bildung der Medullarnaht

Die Bildung der Medullarnaht beim Axolotl ist besonders gut zu sehen, wenn die beiden Keimhälften ungleich stark pigmentiert sind.

Zum Vergleich Entwicklung der Unke

Zum Vergleich mit der Form des Molches wird in drei Bildfolgen die Neurulation bei der Unke gezeigt, und zwar zuerst bis zur Bildung der Medullarplatte, weiterhin bis zum Schluß des Medullarrohrs. Die Keime sind in ihrer Gallerthülle aufgenommen (weshalb das Bild die volle Klarheit vermissen läßt). Die fertige Neurula zeigt den kurzen durchgebogenen Rücken, der gegenüber dem mächtigen Vorderteil und der Schwanzknospe schwächlich erscheint.

Embryobildung beim Schwanzlurch

Auf die Neurulation folgt die Embryobildung. Beim Schwanzlurch (hier Axolotl) wird im Gegensatz zur Unke der Rücken mächtig und lang entwickelt und ist anfänglich konvex gebogen. Im weiteren Verlauf dieser Aufnahme setzen sich Kopfbereich, Kiemenregion und Schwanzknospe vom Rumpf ab.

An einem zweiten Keim sieht man ähnlich wie beim vorigen mit der Kopfbildung auch die Hals-Rumpfgrenze auftauchen. Die Grenze erscheint auffallend weit hinten, die Kopf-Kiemenregion dementsprechend verhältnismäßig groß. Der Vorgang wird an einem ähnlichen Keim noch einmal wiederholt.

Rippenmolch

Kopf- und Halsbildung im Profil

Beim Rippenmolch sieht man die Kopf- und Halsbildung im Profil. Ein merkwürdiges, aber nur ganz flüchtiges Phänomen ist, ganz am Anfang dieser Bildfolge, das rasche Einsinken des Kopfdarmes durch Flüssigkeitsverlust.

Axolotl

Linke seitliche Halsregion

Bei stärkerer Vergrößerung und geringerer Zeitraffung sieht man die Bildung der Kiemenwülste und der ersten Ursegmente, und zwar an einem Axolotl von links seitlich. Die Kiemenwülste sondern sich in einem ausgeprägten Oberflächenrelief, die Ursegmente dagegen unter der Oberfläche. Nur in der ersten Hälfte der Bildfolge verläuft die Entwicklung normal, nachher kommt es zum Stillstand, blasiger Abhebung der Epidermis, von vorn nach hinten fortschreitend, und schließlich zum Zerfall. (Zeitraffung auf $\frac{1}{1080}$.)

Rippenmolch auf Samtlager

(Bauchansicht)

Die Embryobildung beim Rippenmolch zeigt in der Bauchansicht Einzelheiten besonders der Kopf- und Halsbildung. Der Keim liegt auf Samt in einer eingedrückten Rinne. Man sieht die Mundbucht, das Auftreten der Nasengruben und kann die Streckung des Körpers mit der Bildung der Schwanzknospe erkennen. Besonders gut sind im Bereich der Mundbucht die Formveränderungen durch das Vordringen der Unterkieferanlagen zu beobachten.

Rippenmolch

Embryobildung

Die Embryobildung in Seitenansicht, ebenfalls beim Rippenmolch, läßt erkennen: den fortgesetzten Vorgang der Streckung, Geradrichtung des Rückenwulstes (Achsenorgane), wurstförmige Verlängerung des Dotterbauches, ferner die Ursegmente, die Kiemenwülste, die Vorniere, Nasengrübchen, Augenbecher und Hörbläschen.

Rippenmolch

Spätentwicklung

Die abschließenden Aufnahmen zeigen wiederum einen Rippenmolchkeim, der eine ununterbrochene Beobachtungsdauer von vier Tagen ausgehalten hat. Außer den schon genannten Erscheinungen der Körpergliederung und der Sonderung von Organanlagen wie Ursegmente, Vorniere und Kopforgane (Hörbläschen zeitweise besonders deutlich als dunkler runder Fleck über dem dritten Kiemenwulst) wird die besondere Beteiligung der Ganglienleiste an der Bildung der Kiemenbögen sichtbar; in die Kiemenwülste strömt von oben dunkles Zellmaterial ein, das der Ganglienleiste und somit dem Ektoderm entstammt und das Mesoderm (Skelettmaterial) für die Kiemenbögen liefert¹⁾. Zuletzt zeigen Muskel-

¹⁾ Dies wird besonders deutlich bei mehrfachem Vor- und Rücklauf des betreffenden Filmteiles; vgl. Fußnote S. 11.

zuckungen die erwachenden Eigenbewegungen der jungen Larve an.
(Zeitraffung auf $\frac{1}{9000}$.)

Literatur

1. SPEMANN, H., Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. J. Springer, Berlin 1936.
2. VOGT, W., Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. II. Roux-Archiv f. Entw. Mech. **120** (1929).

(Neubearbeitung eingegangen am 6. 12. 1954)