DAS VOLUMENWACHSTUM DES KÖRPERS, SEINER BLASTEME UND ORGANE WÄHREND DER EMBRYONAL- UND FRÜHEN LARVAL- ENTWICKLUNG VON RANA TEMPORARIA L.

H.	Heinrich	Claes
----	----------	-------

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn Direktor: Prof. Dr. R. Danneel
Entwicklungsgeschichtliche Abteilung Leiter: Prof. Dr. H. Wurbach

Adresse des Autors: Dr. H. Claes, Zoologisches Institut der Universität, Entwicklungsgeschichtliche Abteilung, Bonn (Deutschland)

Inhalt

A.	Einleitung	230
B.	Material und Methode	232
C.	Das Verhalten der Gesamtvolumina	235
I.	1. Das Körper-Gesamtvolumen von Embryo und Larve. Embryo mit offener Medullarrinne (Norm. Stad. 8, 51 Std. nach der 1. Furchung) bis zur Larve mit Rückbildung der äußeren Kiemen (Norm. Stad. 17, 177 Std. nach der 1. Furchung)	235
	2. Physiologische Bedingungen während der verschiedenen Phasen des Körper-Gesamtvolumenwachstums von Embryo und Larve (Norm. Stad. 8, 51 Std. nach der 1. Furchung bis Norm. Stad. 17, 177 Std. nach der 1. Furchung)	240
	Die Differenzierung und der Funktionsbeginn des Pronephros	241
	Die Volumenwachstumsperioden und die osmotischen Verhältnisse während der Primitiventwicklung, der Embryonal- und Larval-periode	242
II.	1. Das Chorda-Gesamtvolumen	244
	2. Die Bedeutung von Membranbildungen für das Wachstum . . .	246
III.	1. Das Neuralrohr-Gesamtvolumen und das Volumen der Neuralrohr-Wandung und des Canalis centralis	249
	Die dem Neuralrohr-Wachstum zugrunde liegenden morpho-logisch-physiologischen Vorgänge	252
	Der Anteil des Neuralrohr-Lumens am intraembryonalen Gesamtlumen	255
	Das Primitivdarm-Gesamtvolumen und sein Zustandekommen aus Primitivdarm-Wandung, Primitivdarm-Lumen und Leber-Lumen	255
	Der relative Anteil der intraembryonalen Einzellumina am intraembryonalen Gesamtlumen von Embryo und Larve	260
	230 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und	
	Der relative Anteil der Organ-Volumina am Gesamtvolumen von Embryo und Larve	262
	1. Vergleich von Intensität und Charakter des Organwachstums im	

Verlauf der Entwicklung 266

2. Die physiologischen Ursachen der Wechselbeziehungen zwischen dem Volumenverhalten der einzelnen Körperteile 273

Zusammenfassung 274

Literatur 279

A. Einleitung

Eine der Aufgaben der entwicklungsgeschichtlichen Morphologie ist es, die Gestaltung der Körperform aus der häufig isodiametrischen Form des Eies zu be-schreiben.

Im allgemeinen ist die «organische Form im wesentlichen Ausmaß nichts anderes als ein Ausdruck von Wachstumsprozessen» (v. Bertalanffy [1951] S. 270). Jeder Vorgang einer Formbildung während der Ontogenese muß dementsprechend speziell als die Resultante von in verschiedene Raumrichtungen weisenden linearen bzw. eindimensionalen Wachstumsvorgängen betrachtet werden.

Hinsichtlich der Hauptkomponente einer Formbildung kann z.B. bei der Ausbildung einer gestreckten Körperform das zugrunde liegende Streckungswachstum durch eine Dominanz linearer Wachstumsprozesse charakterisiert werden, welche entlang einer gemeinsamen Hauptachse entsprechend der größten Dimension der Ausgangsform ausgerichtet sind. Diese Dominanz erstreckt sich über alle anders ausgerichteten, untergeordneten, positiven oder negativen Wachstumsvorgänge.

Wird ein Dickenwachstum zur Hauptkomponente der Formbildung, so kann dieses auf ein Überwiegen linearer Wachstumsprozesse in Richtung der geringsten Dimension der jeweiligen Ausgangsform zurückgeführt werden. Hierbei sind wie-derum gleichzeitig alle übrigen Wachstumsvorgänge untergeordnet.

Die Abstrahierung von den zahlreichen linearen untergeordneten Prozessen zugunsten des dominierenden Prozesses bietet dementsprechend die Möglichkeit zur Erfassung des betreffenden Formbildungsvorganges mit Hilfe eindimensionaler linearer z.B. Längen-, Breiten- bzw. Höhenmessung. Dies gilt unabhängig davon, ob ihnen beispielsweise auf zellulärer Ebene eine Veränderung der Zellvolumina oder eine Vermehrung der Zellen bzw. von Interzellulärsubstanzen (Differenzierungsprodukten) zugrunde liegt.

Während damit die aus eindimensionalen Messungen gewonnenen Informationen in engem Zusammenhang mit dem Charakter der jeweiligen Formbildung stehen und somit ein Bild dieses Vorganges zu geben vermögen, kann dies für Informationen aus Messungen, die den gesamten Umfang aller linearen Wachstumsprozesse, gleich welcher Richtung, in ihrem zeitlichen Neben- und Nacheinander um-fassen, nicht gelten.

Die mehrdimensionale Messung des Körpervolumens als einem Bilanzmaß entsprechend der Summe aller Wachstumsvorgänge erlaubt keine Rückschlüsse auf das Vorhandensein oder den Charakter gleichzeitiger Formbildungsvorgänge. Eben-

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 231

so lassen umgekehrt Formbildungsvorgänge nicht auf eine gleichzeitige Änderung dieses Bilanzmaßes schließen.

Formbildung (jeglicher Art) kann theoretisch mit positiver oder auch negativer Änderung des Körpervolumens oder mit dem Fehlen einer Volumenänderung zeitlich gekoppelt sein.

Eine Volumenänderung kann umgekehrt mit Formbildungsvorgängen verbunden sein. Sie kann aber auch ohne diese vor sich gehen. Letzteres ist z.B. der Fall bei der Volumenänderung des isodiametrischen Eies vor Einsetzen der Gestaltungsvorgänge oder auch beim Wachstum nach Abschluß der wesentlichen Formbildung und Ausbildung der endgültigen Körperform. Hierbei

erfolgt eine Volumenänderung eines in geometrischem Sinne mehr oder minder ähnlichen Körpers.

Über das mittels eindimensionaler Messungen erfaßbare Streckungswachstum in kranio-kaudaler Richtung als einem Hauptfaktor der Formbildung zur Zeit der Embryonal- und Larvalentwicklung der Amphibien und auch über die meisten anderen eindimensional erfaßbaren Wachstumsprozesse liegen zahlreiche Angaben – vielfach im Zusammenhang mit anderen Fragestellungen – vor (u.a. *Wurmhach* [1950], *Wurmbach* und *Hardick* [1952 a, b], *Schneider* [1957]). Für die dreidimensionale Erfassung des Volumenverhaltens kann dies nicht gelten. Über die Veränderung des Gesamtvolumens während der Entwicklung der Embryonen liegen lediglich einige Angaben vor, die wegen besonderer technischer Schwierigkeiten mit nicht einheitlichen Methoden gewonnen wurden (*Bialaszewicz* [1908]). Da diese außerdem insofern unvollständig sind, als sie gerade den Zeitabschnitt etwa vom Einsetzen intensiver Formbildungsprozesse bis etwa zum Abschluß der Embryonalentwicklung mit dem Ausschlüpfen nicht berücksichtigen, muß ihr Informationswert hinsichtlich des Verhaltens von Formbildung und Volumenwachstum stark eingeschränkt erscheinen.

Mit Hilfe einer für den gesamten untersuchten Entwicklungsabschnitt einheitlichen und von den bisher angewandten Verfahren unabhängigen Methode soll hier nicht nur eine Kontrolle des wenigen Bekannten gegeben werden, sondern insbesondere eine Klärung des Gesamtvolumenverhaltens während der bisher nicht untersuchten Entwicklungsabschnitte starker Formbildung durchgeführt werden.

Entsprechend dem anatomischen Aufbau des Körpers zunächst aus Blastemen und später aus Organanlagen und Organen, muß das Gesamtvolumen des Körpers zu jedem Zeitpunkt seiner Entwicklung als Summe der Volumina aller seiner Blasteme, Organanlagen bzw. Organe gelten. Dabei wird hier abgesehen von denjenigen Prozessen, die auf histologisch-cytologischer und noch untergeordneterer, etwa der molekularen Ebene, zugrunde liegen.

Die hier erstmalig im Zusammenhang mit Untersuchungen über das Gesamtvolumen durchgeführte volumetrische Erfassung dieser Teilvolumina soll einen Einblick in die das Gesamtvolumenverhalten bedingenden zwischengeordneten Teilprozesse vermitteln. Darüber hinaus soll die Voraussetzung für weitere Untersuchungen auf histologisch-cytologischer Ebene geschaffen werden.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. II. *Wurmbach*, danke ich für die Anregung zu diesem Thema, besonders aber für die Betreuung und die mir gewährte Unterstützung, die die Durchführung dieser Arbeit ermöglichte. Nicht zuletzt gilt mein besonderer Dank dem Herrn Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Bonn, Herrn Prof. Dr. *R. Danneel* für die zur Verfügungstellung eines Arbeitsplatzes, sowie für sein stetes förderndes Interesse.

232 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und
B. Material und Methode

Als Grundvoraussetzung für die durchgeführten Untersuchungen mußte die äußerst gleichmäßige Aufzucht einer größeren Anzahl von Embryonen unter konstanten Milieufaktoren gelten und des weiteren die Möglichkeit gleichzeitiger Gewinnung von mehreren in ihrem Alter genau bestimmbaren Embryonen gegeben sein.

Für die Untersuchungen wurden Embryonen nur eines Laichballens von *Rana temporaria* L. (= *R. fusca* Roesel [1758], *Thomas* [1855], *Kopsch* [1952]) verwandt, der kurze Zeit nach der Ablage und Besamung am natürlichen Laichplatz entnommen und im Institut zur weiteren Entwicklung gebracht wurde.

In unzerlegten Ballen aufgezogene Embryonen entwickelten sich ungleichmäßig. Ein Teil der Embryonen, besonders der zum Zentrum des Ballens gelegene, wies Abnormitäten bis Stagnation der Entwicklung in verschiedenen Stadien, besonders solchen starker Topogenese auf. Da die Temperatur für alle Embryonen unabhängig von ihrer Lage im Ballen gleich war, dürften die erwähnten Erscheinungen durch ein unterschiedliches O_2 -Angebot verursacht worden sein. Nicht nur die Temperatur, sondern auch das effektive O_2 -Angebot müssen daher mit der Entwicklungszeit und dem Alter bei der Amphibienentwicklung angegeben werden. Die alleinige Angabe der Tagesgrade ist in diesem Falle nicht ausreichend.

Aus den angeführten Gründen erfolgte die Aufzucht der Versuchstiere innerhalb kleinerer, durch vorsichtiges Zerschneiden des Ballens gewonnener Verbände, die jeweils etwa 10 Embryonen enthielten, in Bonner Leitungswasser unter O_2 -Kontrolle sowie bei konstanter Temperatur von $18^\circ C \pm 0,5^\circ$. Die O_2 -Bestimmung wurde nach der Methode von Winkler (s. Haase [1954]) durchgeführt und zeigte, daß der relative O_2 -Gehalt infolge der Belüftung der $30 \times 20 \times 15$ cm großen Zuchtbecken während der gesamten Entwicklungsdauer durchschnittlich etwa 93,5 % $\pm 5\%$ O_2 bei $18^\circ C$ betrug.

Da der Zeitpunkt der Befruchtung der Eier nicht genau feststellbar war, bestimmte ich als Ausgangspunkt für alle Angaben über Alter und Entwicklungszeit der Embryonen das Einschneiden der ersten Furchungsebene. Entsprechend dem oben Ausgeführten beziehen sich alle diese Angaben auf eine Aufzucht bei $18^\circ C \pm 0,5^\circ C$ und $93,5\% \pm 5\%$ O_2 .

Um das Volumenverhalten in seinem Charakter möglichst genau erfassen zu können und gleichzeitig eine zusätzliche Sicherung der Ergebnisse zu schaffen, wurde in Abständen bis zu 2 Stunden herab fixiert.

Eine genaue Kennzeichnung der untersuchten Stadien, wie sie mit Hinblick auf die Vergleichsmöglichkeit mit anderen Untersuchungen zu fordern war, konnte nur auf der Grundlage des Zeitfaktors unter der Voraussetzung gleichmäßiger Entwicklung aller Embryonen, ergänzt durch Angaben des entsprechenden Normstadiums (Norm. Stad.), erfolgen. Die Kennzeichnung allein anhand der Normstadien der Normentabelle von Kopsch [1952] ist wegen der während der fortschreitenden Entwicklung stark zunehmenden Klassenbreite der einzelnen Stadien nicht ausreichend genau.

Für die notwendige Kontrolle auf Gleichmäßigkeit der Entwicklung der Embryonen untereinander zeigten sich nicht alle Stadien der Embryonalentwicklung gleichermaßen geeignet. Neben den Morulastadien niedriger Blastomerenzahl bieten besonders die Stadien der Gastrulation eine zu jedem Zeitpunkt sehr genaue Bestimmungsmöglichkeit. Hierzu wird der Vorgang der Dotterpfropfbildung, ange-

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 233

sehen als die Ausbildung eines Vollkreises, zwischen den Normstadien 4 und 5 entsprechend den Stellungen des Uhrzeigers in vier zusätzliche Zwischenstadien (1 = junge Gastrula = Norm. Stad. 4, Gastrula 2, 3, 4, 5; 6 = gr. Dotterpfropf = Norm. Stad. 5) unterteilt. Auch zu späteren Zeitpunkten konnte beim Erreichen markanter Entwicklungszustände eine große Gleichmäßigkeit des Untersuchungsmaterials festgestellt werden.

Die bisher angewandten Methoden der Volumenbestimmung waren für meine Arbeit nicht ausreichend anwendbar. Die genaue Ermittlung des Volumens aus den Durchmessermaßen (Davenport [1897], Schaper [1902], Rhumbler [1902], Morgan [1906 a, b], Bialasiewicz [1908], Backmann und Runnström [1912], Krogh, K. Schmidt-Nielsen und E. Zeuthen [1939]) ist lediglich für den Entwicklungsabschnitt mit kugelförmiger Form der Primitivstadien bis zur späten Gastrula möglich. Innerhalb des folgenden Entwicklungsabschnittes ist diese Methode wegen der

einsetzenden starken Formbildung nicht mehr anwendbar. Andererseits ist eine Volumenbestimmung auf Grund der Wasserverdrängung (Schaper [1902] u.a.) sowie eine Ermittlung des Volumens aus dem Verhältnis von absolutem zu spezifischem Gewicht der Embryonen, wie sie von Tuft [1961] bei *Xenopus laevis* angewandt wurde, bei *Rana temporaria* erst zum Zeitpunkt kurz vor dem Schlüpfen durchführbar (Bialasiewicz [1908]), weil die Embryonen zunächst nicht aus den Hüllen befreit werden können und auch dann noch die Gefahr einer Beschädigung besteht. Die zeitweilige Un-durchführbarkeit der direkten Volumenbestimmung und der bisher unvermeidbare Wechsel der Methoden machte eine sichere Ermittlung des Volumenverhaltens während der Embryonal- und Larvalentwicklung von *Rana temporaria* unmöglich.

Meine Untersuchungen sollten mit Hilfe einer auch den Abschnitt starker Formbildung erfassenden, sowie einheitlichen Methode nicht nur Aufschluß geben über das Verhalten des Gesamtvolumens, sondern darüber hinaus auch insbesondere über das des Volumens der Teile der Embryonen, sowie über die Volumenverteilung. Daher wurde für den gesamten untersuchten Entwicklungsabschnitt einheitlich zur Volumenbestimmung die Methode der Planimetrierung vollständiger Paraffin-Schnittserien gewählt. Eine Herstellung von Gefrierschnitten erwies sich infolge des nicht genügend festen Verbandes der embryonalen Gewebe als nicht durchführbar. Die Fixierung der Embryonen erfolgte bis zum Alter von 69 Std. nach der ersten Furchung (= Norm. Stad. 10–11) innerhalb der Eihüllen 8 Std. lang mittels des Zenkerschen Gemisches. Von diesem Stadium ab fixierte ich die Embryonen nur 4 Std. lang nach vorsichtiger Befreiung aus den Hüllen bzw. nach dem Schlüpfen entsprechend dem Fehlen der Eihüllen und dem vermindert anhaftenden Wasser.

Nach 6stündiger Wässerung der Embryonen wurden diese zur Entwässerung durch die Alkoholreihe mit 2 Std. Aufenthalt in jeweils um 10 % erhöhten Stufen geführt. Nach ½stündigem Aufenthalt in Alkohol abs. erfolgte Übertragung in niederviscoses Cedernholzöl¹ (Fa. Merck Nr. 6964, s. Romeis [1948]) für die Dauer von 10 Tagen. Entsprechend IVessing und Claes [1958] verwandte ich für die nach-

1 Zahlreiche Vorversuche hatten ergeben, daß Cedernholzöl der angegebenen Konsistenz sowohl den üblichen Intermedien Methylbenzoat-Benzol, Benzylben-zoat-Benzol als auch u.a. Kreosot, Chloroform, Bergamottöl, Terpentinöl, Tetra-chlorkohlenstoff und Alkohol-Paraffingemischen (Isopropylalkohol- bzw. tert. Butyl-alkohol-Paraffin 3:1, 1:3, Doxtader [1948] s. Hauser [1952]) überlegen war.

Acta anat., Vol. 59, No. 3 (1964)

L9

234 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und folgende Paraffindurchtränkung und -einbettung das von Mc. Clung [1937] (s. Romeis [1948]) empfohlene Paraffin-Kautschuk-Asphaltgemisch auf der Basis von Paraffin des Schmelzpunktes 60°–66° C Type S (Chroma-&es. Stuttgart), in dem die Embryonen für 1 × ⅛ Std. und 2×2 Std. verblieben.

Die Einbettung und genaue Orientierung im Paraffin sowie die Anfertigung von entsprechend genau orientierten Querschnittserien erfolgte nach der a.a.O. ausführlich beschriebenen Methode von Wessing und Claes [1958]. Die einmalige Einstellung des Jureg-Schlittenmikrotomes auf 10 µ Schnittdicke wurde für alle Schnitte beibehalten.

Nach dem gleichmäßigen Strecken der Schnitte bei einer zum Paraffinschmelzpunkt relativen, konstanten Temperatur und anschließender völliger Trocknung im Thermostaten während 48

Std. bei 45° C erhielten diese in einem Celloidin-Äther-Alkohol-Gemisch (Rugh [1952]) einen Celloidin-Schutzüberzug.

Als beste Färbung für das wenig differenzierte embryonale Gewebe erwies sich die mit Blauschwarz B-Pikrinsäuregemisch ca. 3 Min. unter Kontrolle und anschließend nochmals 3 Min. in wäßriger konzentrierter Pikrinsäure. Gegenüber einer Reihe von Kernfarbstoffen (Azokarmin, Kernechtrot, Carmalaun usw.), welche die in alien embryonalen Zellen vorhandenen Dotterschollen außerordentlich intensiv anfärbten, konnte mit Boraxkarmin nach 4tägiger Dauer eine differenzierte Kern-färbung in den Schnitten erreicht werden.

Die Ermittlung der Volumina erfolgte auf dem Wege der mikroprojektions-planimetrischen Messung der Embryo- bzw. Organquerschnittsflächen und anschließender Multiplikation mit der einheitlichen Schnittdicke von 0,01 mm. Hierzu montierte ich ein mit seiner optischen Achse vertikal nach unten ausgerichtetes Projektionsmikroskop der Fa. Seibert, Berlin (Obj. PB 7-11, PC 15-26, PD 30-46, Ok. 10×, 15X, 20 ×) an ein Stativ, festverbunden mit einem verwerfungsfreien Zeichenbrett so, daß das mikroskopische Bild unverzerrt auf ein aufgespanntes Papier projiziert wurde. Auf dem gleichen Papier (Schöller-Hammer doppel matt 80-85 g) liefen auch die Meßräder des Planimeters. In einem verdunkelten Raum wurde nunmehr mit einem Präzisionsplanimeter Aristo Nr. 1137 L der Fa. Dennert & Pape, Hamburg, dessen Fahrarm mit einer Meßlupe ausgestattet war, das jeweilige Objekt ausplanimetriert. Hierbei erscheint der Bereich unter der Fahrlupe so-wohl 2,5 X vergrößert als auch heller gegenüber dem übrigen Bild. Auf der Projektionsfläche fest markierte Nullpunkte ermöglichten es, das mikroskopische Bild zur Messung mit Hilfe einer abgeänderten Objektführung so einzufahren, daß der feste Markierungspunkt am Rande der zu planimetrierenden Fläche Anfangs- und Endpunkt der Umfahrung darstellte. Normalerweise erfolgte die Ablesung jeweils nach Planimetrierung von 5 Anschnitten in 5 aufeinanderfolgenden 10-µ-Schnitten der vollständigen Querschnittserie. Unter Berücksichtigung der Schnittdicke ergab sich somit das jeweils im Bereich eines 50-µ-Abschnittes der Körperlängsachse gelegene Teilvolumen des Embryos bzw. Organes als sog. *Abschnittsvolumen* AV. Durch Addition aller Abschnittsvolumina wurde das jeweilige *Gesamtvolumen* GV berechnet.

Wegen der außerordentlichen Unterschiede in der Größe der Anschnitte war eine Messung bei verschiedenen quadratischen Vergrößerungen zwischen 1:2809 und 1:469 225, hauptsächlich aber bei solchen von 1:10 000, 1: 55 225 und 1:198 025, unvermeidbar. Dementsprechend wurden alle Meßwerte auf die tatsächliche Größe im Objekt umgerechnet.

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 235

Das beschriebene Verfahren der Mikroprojektionsplanimetrie erlaubte es, die Anfertigung von Zeichnungen bzw. Mikrophotogrammen und Plattenrekonstruktionen zu umgehen und ermöglichte damit der vorliegenden Arbeit, einschließlich notwendiger Kontrollmessungen rund 20000 Messungen an Querschnittserien von Embryonen der Norm. Stadien 8 bis 17 entsprechend einem Entwicklungszeitraum von 126 Std. bei 18° C und 93,5 % O₂-Sättigung zugrunde zu legen.

Die Angaben pch. mm, bzw. ch. mm, geben den jeweiligen Abstand in mm von der Chordaspitze nach vorne (« = pch. mm») bzw. nach hinten (= «ch. mm») an.

C. Das Verhalten der Gesamtvolumina I.

1. Das Körper-Gesamtvolumen von Embryo und Larve. (Darst.I) Embryo mit offener Medullarrinne (Norm. Stad.8, 51 Std. nach der 1. Fur-chung) bis zur Larve mit Rückbildung der äußeren Kiemen (Norm. Stad.17, 177 Std. nach der 1.Furchung).

Im Verlauf der Entwicklung der Eier von *Rana temporaria* L. setzt bereits unmittelbar nach der Ablage – bei 18°C innerhalb der ersten Stunde nach der Besamung – eine erste Änderung des Eivolumens im Sinne einer Zunahme ein. Bei befruchteten Eiern wird diese nach Verlauf von 1 Std. 20 Min. bis 2 Std. durch eine plötzliche Reduktion des Volumens unterbrochen (Białasiewicz [1908]). Im Anschluß an diese kurzfristige, in engem Zusammenhang mit dem Vorgang der Befruchtung stehende Reduktion erfolgt von der 2. Std. nach der Besamung an eine weitere Zunahme des Eivolumens unter Rekompensation des Verlustes bis zum Einschneiden der ersten Furchungsebene und Ausbildung des 2-Blastomerenstadiums. Auch im Verlauf der anschließenden Furchung (Rhumbler [1902], Morgan [1906 a, b], Backmann und Runnström [1912]) sowie des Gastrulationsprozesses nimmt das Gesamtvolumen bis zur Ausbildung der späten Gastrula mit kleinem Dotterpfropf weiterhin beständig zu (Krogh, Schmidt-Nielsen und Zeuthen [1939], Białasiewicz [1908], Kopsch [1952]). Hierbei ist die Geschwindigkeit der absoluten Volumenzunahme während der Gastrulation gegenüber der während des Furchungsvorganges – wohl wesentlich bedingt durch die Bildung der Urdarmhöhle – gesteigert.

Bis zum Stadium der Gastrula mit kleinem Dotterpfropf und erster Anlage der Medullarplatte verlaufen alle geschilderten Volumenwachstumsvorgänge trotz der Gestaltungsvorgänge der Gastrulation unter Wahrung der isodiametrischen Kugelform und somit als Vorgänge proportionierten Wachstums ohne äußere Formbildung.

236 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und
Nunmehr setzt ein Abschnitt disproportionierten Wachstums ein. Insbesondere die zunehmende Dominanz des Streckungswachstums entlang der kranio-kaudalen Körperachse führt, verbunden mit Proportionsänderungen einer weiteren Anzahl von verschiedenen gerichteten Wachstumsprozessen zu ausgesprochener Formbildung in Richtung auf die typische Larvenform. Eine Ermittlung des Gesamtvolumens durch Berechnung aus Durchmessermaßen, wie sie u.a. Białasiewicz [1908] bis zum Stadium der Gastrula durchführte (vgl. S.233), ist dementsprechend nicht mehr möglich. Dies bedingt, daß bisher für den folgenden Entwicklungsabschnitt, in dem die Embryonen nicht aus den Hüllen befreit werden konnten, jegliche Angaben über das weitere Volumenverhalten für *Rana temporaria* L. fehlen.

Die letzte von Białasiewicz [1908] durchgeführte Messung ergibt einen höchsten Durchschnittswert für das Lebend-Volumen der späten Gastrula von 3,12 mm³. Die erste der anschließenden, von nun ab von mir auf mikroprojektionsplanimetrischem Wege erfolgten Messungen zeigt, daß hiermit ein Maximalwert noch nicht erreicht ist. Bei der Messung von fixierten Embryonen fallen die Meßwerte infolge der Schrumpfung niedriger aus. Trotzdem liegt der Volumenwert für das folgende Stadium des Embryos mit offener Medullarrinne (Norm. Stad.8) (Abb.1) nach 51 Std. (nach der 1. Furchung bei 18°C) mit 3,25 mm³ noch über dem vorhergehenden für das in vivo-Volumen der späten Gastrula. Der weitere Verlauf der Gesamtvolumenkurve (Darst.1) veranschaulicht, daß der stetige Anstieg des Volumens, der bei 18°C spätestens mit Ablauf der 2. Stunde nach der Besamung einsetzte, in diesem Entwicklungsstadium einen vorübergehenden Maximalwert und damit seinen vorläufigen Abschluß erreicht. Während der weiteren Entwicklung kommt es von diesem Zeitpunkt an zu einer über mehrere aufeinanderfolgende Phasen erfaßten Abnahme des Volumens. Sie findet erst 30 Std. später bei 81 Std. nach der 1. Furchung bzw. etwa 9 Std. vor dem Schlüpfen der Embryonen mit einem Volumen von 2,65 mm³ ihren Abschluß (Darst.1). Diese Volumenverminderung erfolgt, abgesehen von einem vorübergehenden kurzfristigen Anstieg während der 4 Stunden, die auf den Verschuß der Neuralfalten zum Neuralrohr folgen, bis zur

71. Std. mit annähernd gleicher und von der 71. bis 81. Std. mit leicht gedämpfter absoluter Geschwindigkeit. Dieser letztere Zeitraum entspricht dem Abschnitt zwischen dem Embryonalstadium mit dorso-kaudal gerichteter Schwanzknospe und leicht Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 237

Abb. 1. *Rana temporaria* L. Embryo mit offener Medullarrinne, Norm. Stad. 8, 51 Std. nach der 1. Furchung. 18° C, 93,5 % O₂ Sättig., lebend. Gleiche Tiere wie Abb. 2.

dorsalkonkaver Rückenlinie, 3 Kiemenwülsten und 9 Somiten (Abb. 2) entsprechend Norm. Stad. 11 und dem Stadium, in dem die dorsale Rückenlinie nahezu gestreckt ist, an dem 3. und 4. Kiemenbogen die ersten Kiemenknospen erscheinen und ca. 20 Somiten ausgebildet sind. In diesem Stadium der Entwicklung erreicht das Volumen der Embryonen mehrere Stunden vor dem Ausschlüpfen aus den Hüllen ein vorübergehendes Minimum (Darst. I).

Zu diesem Zeitpunkt, mit 81 Std., setzt wiederum eine zunächst langsame, später von der 105. Std. ab allmählich stärkere Volumenzunahme ein. Dieser Volumenanstieg umfaßt im Anfang den gesamten Abschnitt von der Entwicklung der äußeren Kiemen bis zu deren nahezu vollständiger Rückbildung unter Einschluß in den Peribranchialraum durch Überwachsen der Opercularfalte und fast vollständiger Ausbildung des Spiraculums. In diesem dem Norm. Stad. 17 entsprechenden Stadium wird 177 Std. nach der 1. Furchung bei 18° C die typische Larvenform erreicht.

Auch über dieses Entwicklungsstadium, in dem die letzte der dieser Arbeit zugrunde liegenden Messungen durchgeführt wurde,

238 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und hinaus wird diese Zunahme beibehalten (*Schaper* [1902]). Sie findet erst kurz vor der Metamorphose mit beginnender Ausbildung des Froschtypus endgültig ihren Abschluß.

mi $\frac{1}{8} \text{nmr} \frac{1}{8} \text{m} \frac{1}{8} \frac{3}{8} \frac{1}{8} \frac{9}{8} \frac{0}{8}$
 $\frac{5}{8} \frac{5}{8}$ IMP $\frac{1}{8} \text{m}$

Abb. 2. *Rana temporaria* L. Embryo. Norm. Stad. 11, 71 Std. nach der 1. Furchung. 18° C, 93,5 % O₂ Sättig., lebend. Gleiche Tiere wie Abb. 1.

Die Entwicklung von Embryo und Larve von *Rana temporaria* L. zeigt dementsprechend mit Hinblick auf die Art des hiermit verbundenen Wachstums wie auch hinsichtlich ihres Charakters und ihrer Kombination mit Differenzierungsprozessen der äußeren Form eine Gliederung in drei charakteristische Abschnitte:

1. Periode der Primitiventwicklung von der Befruchtung bis zur späten Gastrula: Proportioniertes lineares Wachstum unter Wahrung der Isodimetrie ohne Formbildung mit resultierendem, ausgesprochen positivem Volumenwachstum.

2. Embryonalperiode (Periode der Formbildung) von der späten Gastrula bis zum Abschluß der Embryonalperiode und dem Schlupf:

Disproportioniertes lineares Wachstum, geprägt durch einsetzen des positiven Streckungswachstums in der Längsrichtung als dominierenden Formbildungsfaktor. Ausgesprochene Formbildung, positives Längenwachstum, aber deutlich negatives Volumenwachstum.

Rana temporaria L.

Gesamtvoolumen

5

8

Ci

3

P-
p:
3,00
t'*/\^.
t-
e
<

50i | 60 | 70! 80, 90 | 100 , 110 120 ,130 140 150 |
160 170 180

51 57 61 65 69 71 61 93 105 129 153 177

Stunden nach 1. Furchung

Darst. 1. R. temporaria L. Gesamtvolumenverhalten während der Embryonal- und Larvalperiode von der 51. Std. bis zur 177. Std. nach der 1. Furchung. Norm. Stad. 8 bis Norm. Stad. 17.

Schlupf der Larven bei 90 Std. -f- = Zwischenstadien. N 8 = Embryo mit offener Medullarrinne.

N 9 = Neurula. N 9+ = späte Neurula. N 10 = frühe Schwanzknospe. N 10+ = mittlere Schwanzknospe. N 11 = Embryo mit dorsokaudal gerichteter Schwanzknospe. N 12 = Embryo mit nahezu ge-streckter Rückenlinie, 20 Somiten, Kiemenknospe am 3. und 4. Wulst. (18° C, 93,5% O₂ Sättigung.)

tsS

w

240 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und

3. Larvalperiode vom Schlupf bis zum Einsetzen der Metamorphose:

Abklingende Formbildung des Körpers, anhaltend positiv > es Längenwachstum bei ebenfalls anhaltend positivem Volumenwachstum. Überlagerung des eigentlichen formbildenden Wachstums durch reines Volumenwachstum, welches als Dickenwachstum die embryo-nale Form im Kopf-Rumpfbereich nach dem Verschwinden der äußern Kiemen verwischt.

Der vorübergehenden Verminderung des Volumens der Embryonen von *Rana temporaria* L. entspricht offensichtlich die Volumenverminderung während der Embryonalentwicklung von *Xenopus laevis* D., die jedoch in einem etwas späteren Entwicklungsstadium (Norm. Stad. 20, *Neuwkoop* und *Faber* [1956]) einsetzt (*Tuft* [1961]). Der Vorgang der Reduzierung des Volumens der Embryonen von *Rana temporaria* L. nach Ausbildung der Körpergrundgestalt und damit dem Abschluß der Primitiventwicklung würde, zumindest hinsichtlich des Vorganges als solchem, eine auffällige Parallele zur Embryonalentwicklung der Insekten darstellen, wenn für diese ebenfalls eine Volumenverminderung im Zusammenhang mit der regelmäßig eintretenden Kontraktur des Keimes (*Weber* [1954]) nach Abschluß der Primitiventwicklung vor der Herstellung des Rückenschlusses nachgewiesen würde. Gleiches gilt gegenüber der Kontraktion, die bei der Embryogenese von *Agelena labyrinthica* in Verbindung mit der Reversion dieses Araneidenkeimes (*Homann* [1955]) auftritt.

2. Physiologische Bedingungen während der verschiedenen Phasen des Körper-Gesamtvolumenwachstums von Embryo und Larve (Norm. Stad. 8, 51 Std. bis Norm. Stad. 17, 177 Std.)

Die qualitative Betrachtung der im vorhergehenden aus quantitativer Sicht beleuchteten Wachstumsvorgänge muß unter Berücksichtigung der Tatsache erfolgen, daß während des Entwicklungsabschnittes bis zu der im Norm. Stad. 17 nach etwa 177 Std. erfolgenden Eröffnung der Darmpassage keine perorale Nahrungsaufnahme erfolgt. Eine assimilative

Vermehrung der organischen Körpersubstanz ist ausgeschlossen und eine Volumenzunahme kann demnach im wesentlichen nur auf der Aufnahme von Wasser beruhen. Demgegenüber muß für eine Volumenminderung eine Ausscheidung sowohl von Wasser als auch von organischer Substanz in den peri-vitellinen Raum verantwortlich gemacht werden (Schaper [1902], Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 241 Bialaszewicz [1912]). Die Ausscheidung dieser organischen Substanz wird unter Berücksichtigung der Ultrafiltertheorie gerade dann besonders erleichtert sein, wenn im Zusammenhang mit gesteigerten Abbauprozessen der Dottersubstanz in zunehmendem Maße nieder-molekulare Substanzen entstehen. Die Aufnahme wie Abgabe von Wasser wird bei Fehlen adäquater Organe auf nicht an spezifische Organe gebundene osmotische Prozesse zurückzuführen sein. Es stellt sich in diesem Zusammenhang die Frage, wie lange letzteres allein der Fall ist, bzw. von welchem Entwicklungszeitpunkt ab eine Ausscheidung durch die Vornieren möglich ist.

3. Die Differenzierung und der Funktionsbeginn des Pronephros.

Die Nephrotome und das Blastem des Vornierenganges der Embryonen mit früher Schwanzknospe (Norm. Stad. 10, 65 Std.) sind noch kompakt. Nur innerhalb der Nephrotome ist stellenweise eine konzentrische Anordnung der Zellen um den Bereich der prä-sumptiven Lumina der Tubuli erkennbar.

Im Stadium der Embryonen mit dorso-kaudal gerichteter Schwanzknospe (Norm. Stad. 11, 71 Std.) zeigen die Nephrotome eine noch dichte Lagerung der sich ausbildenden Tubuli. Sie sind in Form konzentrischer Anordnung von Zellen um ein stellenweise verstärkt ausgebildetes Lumen erkennbar. Die 1. und 2. Nephrostome bilden sich unter Aussackung des dorsalen Bereiches des Coeloms in Verbindung mit der fortgeschrittenen Differenzierung der Tubuli. Der Vornierengang besitzt bei konzentrischer Anordnung der Zellen nur im vorderen Rumpfbereich stellenweise erstmalig ein Lumen.

Nach Abschluß der Embryonalperiode, unmittelbar nach dem Schlupf im Stadium der Larven mit nahezu gestreckter Rückenlinie (Norm. Stad. 12+, 93 Std.) sind alle Nephrostome der Vorniere eröffnet. Die Tubuli weisen ein weites Lumen auf. Ihre Zellen, deren Kerne zum Lumen hin liegen, sind noch stark mit Dotter erfüllt. Die Glomeruli befinden sich in Ausbildung. Der Vornierengang weist ein erstmalig durchgehendes Lumen regional unterschiedlicher Ausdehnung auf und mündet 2,55 mm hinter der Chordaspitze erstmalig offen in den Darm. In den Schnitten sind innerhalb der Nephrostome und stellenweise in den Vornierengängen, sowie an der Darmwandung besonders im Bereich der Mündung des Vornierenganges tröpfchenförmige Fällungen einer mit Blauschwarz B färbbaren Substanz erkennbar.

242 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und

Im Norm. Stad. 13 (105 Std.) sind die Tubuli weiter aufgeknäuelte. Die zum Lumen hin gelegenen Bereiche der Zellen der kranial gelegenen Tubuli, in denen die Kerne liegen, weisen einen verminderten Dottergehalt auf. Die Glomeruli sind dicht mit dotterhaltigen Blutzellen angefüllt. Zu diesem Zeitpunkt treten die bereits erwähnten mit Blauschwarz B färbbaren Niederschläge diffus und in Tröpfchenform in den Nephrostomen, stellenweise in den Tubuli und innerhalb des Enddarmes im Bereich der Einmündung der Vornierengänge besonders stark auf. Es erscheint naheliegend, daß diese Fällungen in Verbindung stehen mit einer ersten exkretorischen Funktion der Vornieren.

Hieraus und aus dem beschriebenen Differenzierungsablauf des Vornierensystems, wie besonders daraus, daß der Vornierengang erstmalig im Norm. Stad. 12+ (93 Std.) eröffnet ist, ergibt sich, wie oben bereits angeführt, daß der Funktionsbeginn der Vorniere bei *Rana*

temporaria L. ebenso wie bei *Rana sylvatica* (Huettnner [1953]) mit dem Schlupf zusammenfällt und demnach eine organgebundene Exkretion erst vom Beginn der Larvalperiode an möglich ist.

4. Die Volumen- Wachstumsperioden und die osmotischen Verhältnisse während der Primitiventwicklung, der Embryonal- und Larvalperiode- (Darst.2)

In diesem Zusammenhang kommt der Gegenüberstellung der vorliegenden Ergebnisse mit den Untersuchungen von Krogh, Schmidt-Nielsen und Zeuthen [1939] an *R. temporaria* L. (Darst.2) besondere Bedeutung zu. Sie zeigt, daß der Volumenzunahme während der 1.Periode (s. S.238) eine Abnahme sowohl der Chlorid-Konzentration als auch der gesamtosmotischen Konzentration («total osmotic concentration»)) entspricht. In der darauffolgenden 2.Periode der Gesamtvolumenverminderung bleibt die Chlorid-Konzentration im Embryo annähernd gleich, während die gesamt-osmotische Konzentration einen deutlichen Anstieg zeigt. In der 3.Periode entspricht einem Anstieg der hier lediglich ermittelten Chlorid-Konzentration die Volumenzunahme der Larvalperiode. Die Extrapolation aus dem von den angeführten Autoren angegebenen Kurvenverlauf der gesamtosmotischen Konzentration bis zum Beginn der Gastrulation und aus dem späteren Kurvenverlauf nach dem Neurulastadium ergibt ein Minimum der gesamtosmotischen Konzentration, welches dem vorübergehenden Volumenmaximum zwischen 1. und 2.Periode zeitlich entspricht.

mm

7,00

: /»«

2 Blastomeren

Morula Befruchtung I.Furchung Blastula

0" SB p o

% is:

pT n = P-

Primitiventwicklung

$\frac{3}{8}$

18 C

93,5 ‰ Stg.

2,50 mm

J

i

Std. nach I.Furchung Schlupf

μ Mol

Darst.2. *R. temporaria* L. Verhalten des Gesamtvolumens während der Primitiv-, Embryonal- und Larvalentwicklung vom 2-Blastomerenstadium (I.Furchung) an bis zur Larve im Norm. Stad. 17 (177.Std.). Veränderung der osmotischen Gesamtkonzentration und Chlorid-Konzentration je Volumen-Einheit Körpersubstanz sowie des Chlorid-Gehaltes je Embryo bzw. Larve von der Befruchtung an (nach Angaben von Krogh, Schmidt-Nielsen und Zeuthen [1939]). Übertragen auf eine einheitliche Zeit-Abszisse. Das Gesamtvolumen von der I.Furchung an bis N 8 nach Lebendmessungen von Bialaszewicz [1908] ergänzt (gestrichelt). Ordinate links außen: Gesamtvolumen in mm^3 . Ordinate links innen: osmotische Gesamtkonzentration und Cl-Konzentration je Volumen Einheit Cl.

in μ Mol Cl. Ordinate rechts innen: Cl-Konzentration je Primitivstadium, Embryo und Larve in –
INS

244

Claes

Rückschlüsse aus dieser Phasengleichheit zwischen Gesamtvolumenverhalten und dem Verhalten der osmotischen Konzentration erscheinen allerdings nicht ohne weiteres möglich, da einerseits das Verhalten des Gesamtvolumens aus einem ungleichen Verhalten der Organvolumina resultieren kann, andererseits aber die Angaben obiger Autoren ebenfalls Bilanzwerte darstellen.

II.

1. Das Chorda-Gesamtvolumen (Darst.3).

Im Anschluß an die Invagination des Entomesoderms und die weitgehende Delamination des Chordamesoderms vom dorsalen Urdarmdach ist die Chorda nach ihrer seitlichen Trennung vom übrigen Mesoderm mit 51 Std. erstmalig volumenmäßig erfaßbar. Lediglich im mittleren Rumpfbereich sitzt sie dem dorsalen Urdarmdach noch breitbasig auf. Die regelmäßige Anordnung der ventralen Chordazellen wie auch der unterlagernden Zellen des Urdarmdaches ermöglicht jedoch auch hier eine klare Trennung vom Urdarmdach entlang der so vorgezeichneten Delaminationsebene.

Unter Ausschluß des rostral vor der präsumptiven Chordaspitze gelegenen medianen bzw. präsumptiv prächordalen Zellmaterials, welches zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgegliedert ist, sowie unter Einbeziehung von Zellmaterial des Schwanzknospenblastems, so weit dieses auf Grund seiner Anordnung als Chordamaterial erkennbar ist, besitzt die Chorda im Stadium der Medullarplatte (Norm. Stad.8) nach 51 Std. (s. Abb.1) ein Gesamtvolumen von $0,032 \text{ mm}^3$. Obwohl weiterhin Material des Schwanzknospenblastems in den Chordaverband einbezogen wird, nimmt das Gesamtvolumen der Chorda im Laufe der weiteren Entwicklung, während der sich der Embryo und auch die Chorda selbst streckt, über mehrere Phasen deutlich ab (Darst.3). Diese mit der Verminderung des Embryo-Gesamtvolumens gleichlaufende Abnahme führt um die 65. Std. im Stadium der frühen Schwanzknospe zu einem Volumenminimum von $0,0213 \text{ mm}^3$. Zu diesem Zeitpunkt, 16 Stunden früher als das Gesamtvolumen, beginnt bereits wieder eine deutliche, anhaltende Volumenzunahme der Chorda.

Die abnehmende bzw. zunehmende Phase des Chordawachstums ist in ihrer gesamten Ausdehnung mit der jeweils entsprechenden Wachstumsphase des Körper-Gesamtvolumens zeitlich nicht deckungsgleich. Die Chorda nimmt damit ein von dem Verhalten des Körper-Gesamtvolumens abweichendes organspezifisches Wachstumsverhalten an.

50 60

51, 57 61 65 69 71 Stunden nach I. Furchung

Stunden nach I. Furchung

60 62 64 66

70 72 74

Darst. 3. *R. temporaria* L. Verhalten des Chorda-Gesamtvolumens vom Medullar-rinnenstadium bis zur Larve mit Rückbildung der äußeren Kiemen. 51. Std. bis 177. Std. nach der I. Furchung. Norm. Stad.8 bis Norm. Stad. 17. Schlupf der Larven bei 90 Std. + = Zwischenstadien. (18°C , 93,5 % O_2 Sättigung.) Rechts unten: Anfangsteil der Kurve stärker vergrößert.

246 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und

2. Die Bedeutung von Membranbildungen für das Wachstum.

Innerhalb eines Verbandes morphologisch-physiologisch in vieler Hinsicht gleichartiger Zellen wie im vorliegenden Fall, etwa einem embryonalen Blastem, wird eine Volumenzunahme einzelner Zellen durch osmotisch bedingte Wasseraufnahme besonders dann auftreten, wenn bei gleichbleibender strukturell oder physiologisch bedingter Permeabilität der Zellmembran verstärkte chemische Umformungsprozesse, z. B. von hochkondensierter Dottersubstanz, einen vermehrten Anfall von niedermolekularen osmotisch wirksamen, unter Umständen nur intermediären Substanzen ergeben. Der gleiche Vorgang tritt ein, wenn andererseits Differenzierungsprozesse zu unterschiedlicher Membranpermeabilität der einzelnen Zellen führen und damit den Austausch osmotisch wirksamer Substanzen bei gleichmäßigem oder ungleichmäßigem Anfall derselben erschweren. Zellgruppen (bzw. Komplexe) innerhalb eines Blastems oder Blasteme selbst innerhalb embryonaler Gewebe erlangen in ihrer Gesamtheit dann eine in Beziehung zu den Vorgängen in den Einzelzellen stehende *osmotische Eigenständigkeit*, wenn sie von einer als selektive Diffusionsschranke wirkenden Membranstruktur, etwa im Zuge von Abtrennungsvorgängen, eingeschlossen werden. Wird diese relative Eigenständigkeit wachstumswirksam und folgert ein *organspezifisches Wachstumsverhalten*, so ergibt sich eine kausale Abhängigkeit einer wachstumsphysiologischen Differenzierung von einer morphologischen Differenzierung.

Im vorliegenden Fall der Chorda, die bereits vor dem Gesamtvolumen (vgl. Darst. 1 und 3) schon um die 65. Std. eine Zunahme des Volumens aufweist, zeigt die histologische Untersuchung, daß tatsächlich zu diesem Zeitpunkt erstmalig eine *Chordascheide* auftritt. Während noch im Stadium mit offener Medullarrinne (Norm. Stad. 8, 51 Std.) die Begrenzung der Chorda gegen den perichordalen Spaltraum im Bereich ch. 0,55 mm auf Querschnitten lediglich durch das in den peripheren Zellen wandständig gelagerte Pigment deutlich wird, wird im Verlauf der Differenzierung mit zunehmender Verlagerung des Pigments gegen die Kerne eine konturierte Begrenzung erkennbar. Diese verdickt sich weiterhin (Abb. 3) und ist erst im Stadium der frühen Schwanzknospe (Norm. Stad. 10, 65 Std.), zu dem Zeitpunkt, in dem das Gesamtvolumenminimum erreicht wird, erstmalig als dünne «primäre Chordascheide» (Klaatsch [1895] u.a.) = «Cuticula chordae» (Ebner [1896]) anzusprechen (Abb. 4). Eine Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 247

Abb. 3. Chorda, Querschnitt im Bereich ch. 0,525 mm (Rumpfabschnitt), Norm. Stad. 9–10, 61 Std. nach der 1. Furchung. (Zenker, Pikrinsäure-Blauschwarz B, 10/, Vergr. 360 ×.)

klare Konturierung derselben ist nur nach innen gegen die Chordazellen hin vorhanden, während nach außen von der Scheide durch den perichordalen Spaltraum zum Mesoderm hin feine netzartige Fasern (Abb. 3, 4, 5) verlaufen und so nach außen hin noch keine Ausläufer der umliegenden Mesenchymzellen handelt. Möglicherweise handelt es sich um infolge der Fixierung retikulär ausgefällte Baustoffe der Scheide oder um Lymphsubstanzen, welche ursprünglich in der Lymphe des Spaltraumes gelöst waren. Dies würde dann in gewisser Übereinstimmung stehen mit der Ansicht mehrerer Autoren (Studnicka [1912], Held [1921], Holtfreter [1939], Mookerjee [1952, 1953]), daß die primäre Chordascheide aus dem die Chorda umgebenden Mesenchym stammt. Obwohl die Herkunft von Grenzscheiden meist kaum mit Sicherheit bestimmbar ist (Zona pellucida, Basalmembran), da es sich um Faltungen an Grenzen, an denen verschiedene Gewebe unterschiedlicher chemischer Natur zusammentreffen, handelt, kann aus der zunächst nur nach innen gegebenen klaren Konturierung, bzw. aus dem

Untersuchungen aus-reichenden Genauigkeit auf Grund der Anordnung der Zellen im Blastem und dessen topographischer Lage sowohl im Bereich der vorderen neuralen Querfalte als auch in dem der Kopf-Neuralfalte möglich. Auch im Bereich der Rumpfneuralfalte konnte das hier quantitativ wesentlich weniger ins Gewicht fallende Neuralleisten-Zellmaterial vom eigentlichen Neuralmaterial, mit dem es auch hier in engstem Kontakt steht, getrennt werden.

Abb. 5. Chorda, Querschnitt im Bereich ch. 0,725 mm (Rumpfabschnitt), Norm. Stad. 10–11, 69 Std. nach der I.Furchung. (Zenker, Pikrinsäure-Blauschwarz B, J. ou, Vergr. 360 X.)

Acta anat., Vol. 59, No. 3 (1964)

20

250 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und

Das Zellmaterial der präsumptiven Neuralrohrwandung besitzt zu diesem Zeitpunkt (51.Std.) ein Gesamtvolumen von 0,122 mm³ (Darst.4).

Im Verlauf des in den folgenden 6 Stunden fortlaufenden Neurolationsprozesses wird unter Verschluß der Neuralfalten über die gesamte Länge des Embryos ein Teil des perivitellinen Raumes in den Körper eingeschlossen. Das größere Volumen des geschlossenen Neuralrohres im Neurolastadium (Norm. Stad.9, 57 Std.) von 0,133 mm³ resultiert jedoch nicht allein aus dieser Ausbildung des Canalis centralis mit einem Anfangsvolumen von 0,008 mm³, sondern auf einer gleichzeitig erfolgenden Volumenzunahme des Zellmaterials der Neuralrohrwandung auf 0,125 mm³ während dieses Gestaltungsvorganges. Die weitere Zunahme des Neuralrohr-Volumens bis zur 61. Std. ist im wesentlichen auf einen Anstieg des Lumens des Canalis centralis auf 0,019 mm³ unter entsprechender Vermehrung des Liquor medullaris zurückzuführen. Gleichzeitig hält jedoch die Volumenzunahme der Neuralrohrwandung weiter an. Um die 61. Std., entsprechend einem Entwicklungszustand zwischen der Neurula (Norm. Stad.9) und dem frühen Schwanzknospenstadium (Norm. Stad. 10), erreicht das Volumen des Medullarrohres ein vorübergehendes Maximum von 0,149 mm³. Damit schließt das positive Organwachstum, welches resultiert aus der Zunahme der Wandung und des Liquors, vorläufig ab.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung über das Schwanzknospenstadium hinaus (Norm. Stad. 10, 65 Std.) bis zum Stadium mit erster Anlage der Kiemen (Norm. Stad. 12, 81 Std.) kommt es nun zu einer durch zwischenzeitliche Messungen in der 65. Std. (Norm. Stad. 10), 69. Std. (Norm. Stad. 10+) und 71. Std. (Norm. Stad. 11) erfaßten deutlichen Verminderung des Gesamtvolumens auf 0,097 mm³. Diese Gesamtvolumenabnahme auf einen Wert, welcher geringer ist als der für das Neuralmaterial im Neuralplattenstadium, ist zurückzuführen auf eine Verminderung des Volumens des Zellmaterials der Neuralrohrwandung. Im gleichen Zeitraum bleibt das Volumen des Canalis centralis mit geringer Tendenz zur Abnahme annähernd unverändert (Darst.4).

Nachdem dieser negative Wachstumsvorgang um die 81.Stunde seinen Abschluß findet, setzt in diesem Zeitpunkt, zu dem die ersten Spuren der Substantia alba im rhombencephalen Bereich auftreten, in zeitlicher Übereinstimmung mit dem Verhalten des Embryo-Gesamtvolumens eine deutliche Zunahme des Neuralrohr-Gesamtvolumens bis zum Endstadium (Norm. Stad. 17)

Neuralrohr Gesamtvolumen

Neuralrohr – Wandung Gesamtvolumen Neuralrohr – Lumen Gesamtlumen

18 C 93,5% O₂ Stg.

51 57 61 65 69 71

Stunden nach I.Furchung

.130

Darst. 4. R. temporaria L. Verhalten des Gesamtvolumens von Neurakohr (mittlere Kurve), Neurakohr-Wandung (unterste Kurve) und Neuralrohr-Lumen (oberste Kurve) vom Medullarrinnenstadium bis zur Larve mit Rückbildung der äußeren Kiemen. 51. Std. bis 177. Std. nach der 1. Furchung. Norm. Stad. 8 bis Norm. Stad. 17. Schlupf der Larven bei 90 Std. + = Zwischenstadien. (18°C, 93,5% O₂ Sättigung.)

252 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und des hier untersuchten Entwicklungsabschnittes bei 177 Stunden ein. Die annähernd konstante absolute Zunahme des Neuralrohr-Gesamtvolumens ist über den Zeitpunkt des Schlüpfens der Larven hinaus bis zum Stadium mit unverzweigtem Kiemenfaden am 3. Kiemenwulst (Norm. Stad. 14, 129 Std.) sowohl auf eine erneute Zunahme des Zentralkanalvolumens als auch insbesondere auf eine Zunahme der Neuralrohrwandung zurückzuführen, in der sich in gesteigertem Umfang die Substantia alba differenziert. Von der 129. Std. bis zum Erreichen des Larvenstadiums mit Rückbildung der äußeren Kiemen (Norm. Stad. 17) in der 177. Std. erfolgt keine weitere Zunahme des Volumens des Canalis centralis. Die positive Volumenänderung des Cerebrospinal-Organes auf ein Volumen von 0,227 mm³ ist nunmehr allein auf die Volumenzunahme des Gewebeverbandes der sich weiter in Substantia grisea und Substantia alba differenzierenden Wandung zurückzuführen.

2. Die dem Neuralrohr-Wachstum zugrunde liegenden morphologisch-physiologischen Vorgänge.

Nach Abschluß des Gestaltungsvorganges der Neurulation im Entwicklungszeitraum von der 61. bis zur 81. Std., wird das Wachstumsverhalten des Medullarrohres wesentlich durch das Verhalten der Wandung geprägt. Das Gesamtvolumen desselben paßt sich in Analogie zum Verhalten des Darmgesamtvolumens, und zeitweilig auch zum Verhalten der Chorda zwischen 51. und 65. Std., in die phasenspezifische Volumenabnahme des Gesamtembryos ein. Auch über diesen Zeitraum hinaus entspricht das Wachstum des Medullarrohres in Form einer nunmehr durch Zunahme sowohl der Wandung als auch des Canalis centralis bedingten Volumenvermehrung, dem von nun an phasenspezifisch positiven Wachstumsverhalten des Gesamtembryos. Hierbei erfolgt, wie erwähnt, der Übergang von der negativen zur positiven Phase zeitlich kongruent mit dem Gesamtvolumen um die 81. Std. (Norm. Stad. 12). Demnach liegt für das Medullarrohr nach Abschluß der Gestaltungsvorgänge von der 61. Std. nach der 1. Furchung ab kein abweichendes organspezifisches, sondern ein zunächst negativ, dann positiv phasenspezifisches Wachstumsverhalten vor.

Die vorausgehende Volumenzunahme des Medullarrohres vom Stadium der Medullarrinne (Norm. Stad. 8, 51 Std.) bis zum Stadium der Neurula (Norm. Stad. 9+, 61 Std.) steht offensichtlich in engem Zusammenhang mit dem in diesem Zeitraum ablaufenden, Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 253 zur vollständigen Ausbildung des Medullarrohres führenden Gestaltungsprozeß. Dieser umfaßt normogenetisch die Einschlußbildung und Vermehrung des Organlumens. Die Zunahme des Wandungsvolumens von der 51. Std. bis zur 61. Std. kann wahrscheinlich als der letzte Teil einer Periode der Volumenzunahme des Blastems angesehen werden, welche auf einer Quellung der Zellsubstanz beruht, die als Voraussetzung für den im Zusammenhang mit den Gestaltungsprozessen notwendigen gesteigerten Gestaltwechsel der Zellen angesehen werden

muß. Diese Volumenzunahme ist unabhängig von einer Größenänderung der Einzelzelle, deren Volumen bei der Teilung nicht vergrößert, sondern nur auf 2 Zellen verteilt wird.

Inwieweit in Analogie hierzu auch die Volumenzunahme des Primitivstadiums während des Gastrulationsvorganges, unabhängig von einer Größenänderung der Zellen infolge Teilung, verbunden ist mit einer Quellung der organischen Substanz der Zellen in den Blastodermarealen, die im Rahmen dieses Gestaltungsvorganges unter Gestaltwechsel der Zellen in den Invaginationsvorgang einbezogen werden, wäre in einer späteren Untersuchung zu klären. Obwohl außer Befunden, die die Blastula und Gastrula insgesamt betreffen (Bialaszewicz [1908] u.a.) vorläufig noch keine speziellen Untersuchungen über Volumenänderungen und den Wassergehalt des Plasmas einzelner Blastodermareale vorliegen, kann jedoch eine solche Blastem-Volumenzunahme in Verbindung mit einer Quellung besonders des Plasmas der unter amöboider Bewegung ganzer Zellverbände und Blasteme (Lehmann [1945]) invaginierten Zellen angenommen werden. Die Quellung bildet eine Voraussetzung für die von Fischer und Hartwig [1938] und Piepho [1938] nachgewiesene gesteigerte Stoffwechselaktivität der Zellen, die in den Gestaltungsvorgang der Gastrulation einbezogen werden.

Nach Ausbildung des Canalis medullaris durch Einbeziehung eines Teiles des perivitellinen Raumes bietet sich bis zum vollständigen Verschuß des Canalis neurentericus im Stadium der frühen Schwanzknospe (Norm. Stad. 10, 65 Std., Kopsch [1952]) für die Vermehrung des Liquors sowohl die Möglichkeit der Sekretion des-selben durch Zellen des neuralen Gewebeverbandes in das zentrale Lumen als auch die einer Auffüllung aus der Urdarmhöhle heraus durch den Canalis neurentericus. Nach dem zwischen Norm. Stad. 9 und Norm. Stad. 10 ablaufenden Verschuß des Canalis- zum Tractus neurentericus muß jedoch jede Volumenänderung des Canalis centralis auf Sekretions- bzw. Resorptionsvorgängen beruhen und 254 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und dementsprechend mit einer aktiven physiologischen Leistung des einschließenden neuralen Gewebeverbandes verknüpft sein. Hieraus ergibt sich die Frage nach der Ursache der gesetzmäßigen Abhängigkeit zwischen dem divergierenden Volumenwachstumsverhalten von Zentralkanal und Neuralrohrwandung (Darst.4) innerhalb des in organspezifischem bzw. phasenspezifischem Wachstum befindlichen Gesamtorgans.

Der prozentuale Anteil des Neuralrohrlumens am Volumen des Gesamtneuralrohrs (Gesamtneuralrohrvolumen = 100) (Darst.7) steigt nach Verschuß der Neuralfalten (Norm. Stad.9, 57 Std.) ausgehend von einem Ausgangswert von 6,0% im Laufe der Entwicklung bis zum Stadium der Larven mit kurzem Kiemenfaden am dritten Kiemenwulst (Norm. Stad. 14, 129 Std.) auf einen Wert von 24,5 % an. Die zunächst starke, später zunehmend gedämpfte Vermehrung des prozentualen Anteils geht zu diesem Zeitpunkt, 78 Stunden nach Verschuß der Neuralfalten bzw. 39 Stunden nach dem Schlüpfen, in eine Abnahme über, welche bedingt ist durch Sistierung der absoluten Zunahme des Lumens, während gleichzeitig das absolute Volumen der Wandung unter starker Ausbildung der Substantia alba anwächst (Darst.4, S.251). In bezug auf eine physiologische Kausalität der gesetzmäßigen Abhängigkeit zwischen dem unterschiedlichen Volumenwachstumsverhalten von Zentralkanal und Neuralrohrwandung ergibt sich hiernach folgendes:

Der Verlauf der Zunahme des prozentualen Lumenanteiles während eines Zeitraumes von 72 Stunden von der 57.Stunde nach der I.Furchung ab, nach der ersten Ausbildung des Canalis medullaris und damit dem Abschluß des Organgestaltungsprozesses zeigt, daß sich das relative Verhältnis der Organteile innerhalb des zunächst organspezifisch und später phasenspezifisch

wachsenden Organes gesetzmäßig im Sinne einer linearen Funktion der Entwicklungszeit und damit der für die Sekretionsvorgänge zur Verfügung stehenden Zeit entsprechend der Formel $\log \frac{G}{L} \times 100 = \log \gamma (T - 57)^{0,31} \cdot I^*$ verändert.

* G = Gesamtvolumen des Neuralrohres. L = Gesamtvolumen des Canalis centralis. T = Entwicklungszeit von der 1. Furchung ab.

γ = Ausgangswert für den prozentualen Anteil des Lumens am Gesamtorgan in der 57. Stunde nach der 1. Furchung.

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 255

Der Wert für $\gamma = 6,5$ der sich bei der logarithmischen Darstellung unter Berücksichtigung der Werte der übrigen Stadien für das Anfangsstadium in der 57. Stunde ergibt, entspricht möglicherweise einem artspezifischen durchschnittlichen Ausgangswert für den prozentualen Anteil des Lumens am Gesamtorgan nach Abschluß des Gestaltungsvorganges in Form des Neuralrohrverschlusses bzw. bei Einsetzen der Liquorsekretion.

Eine Aussage über die Allgemeingültigkeit dieser hier ermittelten Gesetzmäßigkeit sowie über die Variationsbreite im Vergleich mit der Neuralrohrentwicklung anderer Objekte muß weiteren speziellen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

3. Der Anteil des Neuralrohr-Lumens am intraembryonalen Gesamtlumen (Darst. 6).

Der prozentuale Anteil des Neuralrohrlumens am Gesamtlumen des Embryos (Neuralrohrlumen + Darm-lumen + Leberlumen = 100), bzw. des Liquors an der gesamten nicht gewebegebundenen Flüssigkeit dieser intraembryonalen Hohlräume (Darst. 6) beträgt zunächst im Stadium der geschlossenen Neuralfalten (Norm. Stad. 9, 57 Std.) 8,5 %. Bei absoluter Zunahme des Neuralrohrlumens (Darst. 4) verringert sich dieser Anteil vorübergehend in der 61. Std. gleichzeitig mit einer starken absoluten (Darst. 5, s. S. 258) wie relativen (Darst. 6) Zunahme des Leber-Lumens auf 6,5%. Während der weiteren Entwicklung steigt dieser relative Anteil weiterhin erst gleichbleibend und später, abgesehen von einer geringfügigen Depression um die 71. Stunde, langsam zunehmend bis auf einen Wert von 36,5 % des gesamten Hohlraumvolumens im Stadium der Embryonen mit je einem Kiemenfaden mit 4–5 Nebenästen an den beiden ersten Kiemenwülsten (Norm. Stad. 13, 105 Std.) (Darst. 6).

IV.

1. Das Primärdarm-Gesamtvolumen (Darst. 5) und sein Zustandekommen aus Primärdarm-Wandung («DW»), Primärdarm-Lumen («DL») und Leber-Lumen («LL»).

Nach der Invagination des Ento-Mesoderms im Verlauf der Gastrulation ist im Stadium der offenen Medullarrinne (Norm. Stad. 8, 51 Std. nach der ersten Furchung) die trennende Differenzierung im Ento-Mesodermbereich soweit fortgeschritten, daß das Volumen des

Urdarmes quantitativ erfaßt werden kann. Bis zum Bereich

256 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und

ch. 0,55 mm ist die Delamination des noch zusammenhängenden dorsalen und lateralen Mesoderms bis zur ventralen Mittellinie fortgeschritten. Im Bereich kaudal von ch. 0,55 mm wird die Begrenzung des Darmes ventral von dem Bereich, in dem die Delamination ventralwärts noch fortschreitet, durch eine deutliche Abgrenzung des kleinzelligen, dicht gelagerten präsumptiven Mesodermmaterials gegenüber dem großzelligen stark dotterhaltigen Entodermmaterial gegeben.

Das Gesamtvolumen des Darmes (Darm-Wandung + Darm-Lumen + Leber-Lumen) beträgt in diesem Stadium $1,659 \text{ mm}^3$ (Darst. 5). Hiervon entfallen $1,44 \text{ mm}^3$ auf die Urdarm-Wandung, $0,19 \text{ mm}^3$ auf das Darm-Lumen (= 11,5%) und $0,025 \text{ mm}^3$ auf das Lumen der Leber-Anlage (=

1,5%). Vom angeführten Ausgangswert steigt das Gesamtvolumen zunächst allmählich, dann stärker bis auf einen Wert von $1,794 \text{ mm}^3$ in der 61. Stunde entsprechend einem Zwischenstadium (Norm. Stad. 9+) zwischen der Neurula mit geschlossenen Neuralfalten (Norm. Stad. 9) und dem Stadium der frühen Schwanzknospe (Norm. Stad. 10). Auf dieses vorübergehende Maximum erfolgt bis zur 69. Stunde (Norm. Stad. 10+) eine analog verlaufende Reduktion des Volumens, welche nun unter individueller Schwankung in eine langsame Verminderung auf $1,220 \text{ mm}^3$ bis zum Stadium der Larven mit je einem Kiemenfaden an den ersten beiden Kiemenwülsten und erstem Auftreten der Gastroduodenalschleife (Norm. Stad. 13, 105 Std.) übergeht. Die Volumenverminderung des Darmes erfolgt demnach von der 61. Stunde (Norm. Stad. 9+) ab bis zur 81. Std. (Norm. Stad. 12) in Übereinstimmung mit dem Verhalten des Embryo-Gesamtvolumens phasenspezifisch, des weiteren jedoch, von letzterem abweichend und im Gegensatz zur Chorda und zum Medullarrohr bis zur 105. Stunde organspezifisch. Die allmähliche Reduktion des Primitivdarm-Gesamtvolumens wird von der 65. Stunde (Norm. Stad. 10) ab – bei geringem Wert für das Lumen der Leberanlage, annähernd gleichbleibendem Wert für das Primitivdarmlumen und damit annähernd konstantem Volumen der enteralen Flüssigkeit – wesentlich bedingt durch eine Verminderung des Volumens der Darmwandung. In Hinblick auf das im Anschluß an den Gestaltungsvorgang der Neurulation unter Aus-bildung der Schwanzknospe (Norm. Stad. 10) gesteigerte disproportionierte lineare Wachstum bzw. das Längswachstum unter verstärkter Formbildung (vgl. S.238) und auf die gesteigert einsetzenden Differenzierungsprozesse im Primitivorgan selbst ist diese Vo-

0,2 0 0.10

Darm

Leber-Lumen

(Le.-Lu.)

N9 N9+ N10 N10+ Nil

Darm-Lumen

P

3 a

3/8

cr n a P

w

c

0

3/8

Darm IGesamtvolumen)

r

iD

Darm-Wandung

<

0 a

51 57

Stunden nach 1.Furchung

-4

Darst.5. R. temporaria L. Verhalten des Gesamtvolumens von Darm, Darm-Wandung sowie von Darm-Lumen und

Leber-Lumen vom Stadium der Embryonen mit noch offener Medullarrinne bis zu dem der Larven mit einem Kiemenfaden

mit je 4–5 Nebenästen an den ersten beiden Kiemenwülsten. 51. Std. bis 105. Std. nach der Furchung. Norm. Stad. 8 bis

Norm. Stad. 13. Schlupf der Larven bei 90 Std. + = Zwischenstadium. (18°C, 93,5 % O₂ Sättigung.)

258 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und Lumenminderung anzusehen als Ausdruck des hiermit verbundenen verstärkten *Abbaues der embryonalen bzw. larvalen Nahrungsreserve*. Diese ist in den Zellen der Wandung des Primitivdarmes gespeichert, die den *Hauptdottervorrat* des Embryos enthalten, welcher mit fortgeschrittener Entwicklung und Vaskularisierung zur Deckung des Energie- und Baustoffbedarfs zunehmend abgebaut und auf humoralen Wege abgeführt wird.

Während des vorhergehenden Entwicklungsabschnittes zwischen der Gastrula (Norm. Stad. 8, 51 Std.) und dem Stadium der Schwanzknospe (Norm. Stad. 10, 65 Std.) wird das zunächst positive, dann von der 61. Stunde an negative Wachstumsverhalten des Primitivdarmes komplex durch ein voneinander abweichendes Verhalten der Teile des Primitivorgans bedingt.

Gleichzeitig mit der in der 51. Stunde einsetzenden Streckung des Embryos erfolgt eine deutliche Volumenzunahme der Primitivdarmwandung vom Anfangswert auf 1,625 mm³ (Darst. 5), welche, abgesehen von einer möglicherweise noch jetzt erfolgenden letzten geringfügigen Einbeziehung von entodermalem Material in das Innere des Embryos, auf einer Quellung des Dottermaterials der Wandungszellen beruht. Die gleichzeitige Abnahme des Primitivdarmlumens steht in Zusammenhang mit der Ausbildung des Neuralrohrs, welches unter Verminderung des «unterlagernden» (des relativ ventral gelegenen) Primitivdarmlumens gleichlaufend mit dem Verschluß der Neuralfalten eingesenkt und damit in den transversal noch mehr oder minder abgerundeten Formverband des Embryos einbezogen wird. Die hiermit verbundene Abnahme des Volumens der enteralen Flüssigkeit, gleichzeitig mit einer Volumenzunahme der Wandung des Primitivdarms und des in ihr gelegenen Lumens der Leberanlage, läßt darauf schließen, daß ein Flüssigkeitsaustausch in die Zellen der Darmwandung stattfindet und hier zur Quellung der stark dotterhaltigen Zellen führt. Diese Quellung schafft die Voraussetzungen sowohl für einen gesteigerten Formwechsel der Zellen als Vorbedingung für die bei der nun einsetzenden Längsstreckung der Embryonen erfolgende Verlagerung des Zellmaterials, als auch durch die Quellung der Dotterschollen für den Abbau der zunächst hochkondensierten Dottersubstanz.

Der folgende Abschnitt von der 57. Stunde (Norm. Stad. 9) bis zur 61. Stunde (Norm. Stad. 9+) wird gekennzeichnet durch eine weiter gesteigerte, zum Maximalwert von 0,159 mm³ führende Zunahme des Lumens der Leberanlage, welches zu diesem Zeitpunkt in Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 259

keiner deutlich erkennbaren Verbindung mit dem Lumen des Primitivdarms steht. Hiermit gleichlaufend findet eine gewisse Zunahme des Primitivdarmlumens statt, entsprechend einer Auffüllung der enteralen Flüssigkeit auf den bis zum Stadium der Larven mit je einem einfachen Kiemenfaden an den ersten beiden Wülsten (Norm. Stad. 13, 105 Std.) annähernd beibehaltenen Endwert von 0,734 mm³ (Darst. 5). Die gesteigerte Zunahme des Leberlumens auf das für das Norm. Stad. 9+ charakteristische maximale Ausmaß erfolgt bei gleichzeitiger vorübergehender bzw. reversibler und deutlicher Volumenreduzierung der Primitivdarmwandung unter Inan-

sprichnahme der nach der vorhergehenden Quellung nunmehr verfügbaren Flüssigkeit aus dem umgebenden Bereich der Primitivdarmwandung. Dieser Vorgang steht in engem Zusammenhang mit der Differenzierung der Leberanlage und besonders der das Lumen in epithelartiger Anordnung glattwandig begrenzenden Wandungs-zellen.

Von der 61. Stunde (Norm. Stad. 9+) bis zur 65. Stunde (Norm. Stad. 10) *vermindert sich unter morphologischer Umgestaltung des Leberhohlraums sein Lumen* bzw. die in ihm enthaltene Flüssigkeit etwa auf den Endwert, wobei das ursprüngliche Wandungsvolumen des Darmes wiedererreicht wird.

Die offensichtlich enge Verbindung zwischen dem Volumen-verhalten von Leberhohlraum und Primitivdarmwandung (Darst. 5) läßt darauf schließen, daß im Zusammenhang mit der Leberdifferenzierung eine enge Wechselbeziehung in Form eines Flüssigkeits-austausches zwischen dem Lumen der Leberanlage und dem umgebenden Bereich der Primitivdarmwandung unter sekretorischer bzw. resorptiver Tätigkeit insbesondere der den Hohlraum begrenzenden Zellen besteht.

Nachdem in der 61. Stunde (Norm. Stad. 9+) sowohl das Primitivdarmlumen als auch in der 65. Stunde (Norm. Stad. 10) das Leberlumen seinen bis zur 105. Stunde (Norm. Stad. 13) angenähert beibehaltenen Endwert erreicht hat, erfolgt das weitere Volumen-verhalten des Primitivdarmes entsprechend dem bereits vorhergehend beschriebenen Verlauf (Darst. 5, S. 256). Der relative Anteil des Primitivdarmlumens am Gesamtvolumen des Primitivdarmes (Gesamt-Primitivdarmvolumen = 100, Darst. 7) sinkt von einem Anfangswert von 11,5% im Norm. Stad. 8 (51 Std.) zunächst auf 2,2% (Norm. Stad. 9) in der 57. Stunde, um dann nach einem vorübergehenden Anstieg auf 6,8% in der 61.

260 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und Stunde (Norm. Stad. 9+) vom Stadium der frühen Schwanzknospe (Norm. Stad. 10, 65 Std.) an unter Schwankung zwischen 5,3 % und 7,3% einen Endwert im Norm. Stad. 13 (105 Std.) von 4,8% zu erreichen.

V.

Der relative Anteil der intraembryonalen Einzellumina am intraembryonalen Gesamtlumen von Embryo und Larve (Darst. 6).

Als Folge des beschriebenen Volumenverhaltens des Hohlraumes der Leberanlage und des Primitivdarmes wie auch des Neuralrohrs ergibt sich für den Zeitraum von 20 Stunden zwischen der 51. Stunde und der 71. Stunde entsprechend dem Entwicklungsabschnitt von der Gastrula mit offener Medullarrinne (Norm. Stad. 8) bis zum Stadium der späten Schwanzknospe mit ca. 9 Ursegmenten (Norm. Stad. 11) eine besonders starke Verschiebung des prozentualen Anteils der Einzellumina am Gesamtlumen des Embryos ($NL + DL + LL = 100$) (Darst. 6), bzw. eine Verschiebung in der relativen Verteilung der nicht gewebegebundenen, in den einzelnen intraembryonalen Hohlräumen enthaltenen Flüssigkeit.

Vor Ausbildung des Canalis medullaris resultiert das intraembryonale Gesamtlumen zu 88,2 % aus dem Lumen des Primitivdarmes und zu 11,8% aus dem Lumen der Leberanlage, zusammen also zu 100%. Bei einem durch Ausbildung des Canalis medullaris bedingten Ausgangsanteil des Liquor medullaris von 8,5 % entsprechend dem S. 249 beschriebenen Verlauf wächst der relative Anteil der Flüssigkeit im Leber-Lumen an der intraembryonalen Hohlraumflüssigkeit auf 46,9 %, bei entsprechend vermindertem Anteil der enteralen Flüssigkeit auf 44,5 %.

Bedingt durch das außerordentliche absolute Ansteigen des Volumenwertes für die Lumenflüssigkeit der Leberanlage zwischen Norm. Stad. 9 (57 Std.) und dem Norm. Stad. 9+ (61 Std.), nimmt deren relativer Anteil weiterhin auf den maximalen Wert von 53,1 % zu.

Gleichzeitig vermindert sich der relative Anteil des Liquor medullaris trotz absoluter Zunahme um 2,6% auf 6,5%, ebenso wie auch der relative Anteil der enteralen Flüssigkeit bei absoluter Zunahme auf einen Wert von 41,0% weiter absinkt und damit um die 61. Stunde (Norm. Stad. 9+) den minimalen relativen Anteil an der Gesamtfüssigkeit des Embryos erreicht.

Von der 61. Stunde (Norm. Stad. 9 +) bis zur 71. Stunde (Norm. Stad. 11) fällt infolge absoluter Abnahme des Lumens der Leberan-

Ranotemp. L. Gesamtlumen

Neuralrohr- Lumen

-1 1

51 67

Stunden nach I.Furchung.

1 69 71

Darst.6. *R. temporaria* L. Prozentualer Anteil des Neuralrohr-Lumens, Darm-Lumens und Leber-Lumens am Gesamtlumen von Embryo und Larve. (Neuralrohr-Lumen -) Darm-Lumen - Leber-Lumen = 100). Ordinate links: Darm-Lumen in %. Ordinate rechts: Neuralrohr-Lumen in %. Zwischen den Kurven: Leber-Lumen in %. 51. Std. bis 105. Std. nach der I.Furchung. Norm. Stad.8 bis Norm. Stad. 13. Schlupf bei 90 Std. + = Zwischenstadien. (18°C, 93,5% O₂ Sättigung.)

262 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und Lage dessen relativer Anteil auf einen Wert von 3,9 %, der mit ge-ringer Schwankung bis zum Norm. Stad. 13 (105 Std.) auf 1,3% ab-sinkt.

Während der relative Anteil des Liquor medullaris entsprechend dem auf S.249 ff. beschriebenen Verhalten bis zur 105.Stunde auf einen Wert von 36,5 % allmählich ansteigt, wächst der relative Anteil der enteralen Flüssigkeit vom Minimalwert der 61.Stunde (Norm. Stad. 9 +) bis zur 71.Stunde (Norm. Stad. 11) auf einen Wert von 79% an.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung von der 71.Stunde bis zur 105.Stunde (Norm. Stad. 13) sinkt dieser relative Anteil allmählich auf einen Wert von 61,7 %, korrespondierend mit der oben er-wähnten allmählichen Zunahme des Liquor medullaris, bei verhält-nismäßig hierzu geringer Schwankung des relativen Anteils des Leber-Lumens.

Nahezu während des gesamten hier erfaßten Entwicklungsab-schnittes besteht weder eine Verbindung der intraembryonalen Teillumina mit dem perivitellinen Raum, noch eine solche hier ins Ge-wicht fallende untereinander. Die vorhergehend beschriebenen auf-fälligen Verschiebungen der relativen Anteile der Teillumina am intraembryonalen Gesamtlumen bzw. der Anteil der in den Teillumina enthaltenen Flüssigkeitsmengen an der nicht gewebegebundenen Gesamthohlraumflüssigkeit deuten demnach darauf hin, daß während der embryonalen Entwicklung nicht nur eine *Flüssigkeits-verschiebung durch die blastematischen Gewebeverbände* erfolgt, son-dern daß eine für die *einzelnen Organanlagen spezifische*, quantitativ und qualitativ unterschiedliche *physiologische Aktivität* der die Lumina begrenzenden Gewebereiche hinsichtlich sekretorischer bzw. resorptiver Tätigkeit der Zellen in offensichtlich enger Be-ziehung zur Organdifferenzierung in den einzelnen Entwicklungsab-schnitten vorliegt.

VI.

Der relative Anteil der Organ-Volumina am Gesamtvolumen von Embryo und Larve (Darst.7)! Resultierend aus dem Verhalten des absoluten Volumens der Organanlagen bzw. Primitivorgane im Zusammenhang mit der Organdifferenzierung bzw. in Abhängigkeit von Abbau- und Umbau-

vorgängen organischer Körpersubstanz ergeben sich innerhalb des in Wachstum und intensiver Formbildung befindlichen Embryos

%

93,5 % O_2 Stg.

Rana temporaria L.

a-J

$\frac{7}{8}$ Ant <

il des Darms am Gesamtvolumen

N.

-

- Neuralrohrs » •»

SL

»

der Chorda « «

L. —.

•

des Gesamtlumens » «

ÜL.

•

Neuralrohr-Lumen am Neuralrohr-Gesamtvolumen

DL.

»

Darm-Lumen » Darm-Gesamtvolumen

to

25 +

^..o-

—o'

A

$\frac{1}{8}$

-L.

JL.

Jj

i h

50,

60,

“I I DU I I 1701

51 57 61 65 69 71

Stunde 0 noch 1-Furchung. —•,

Nß N9 N 9+ N10 N101 N11

105 N13

r¹

129

I 153

J.

177 N17

Darst. 7. *R. temporaria* L. Prozentualer Anteil des Darm-, Neuralrohr- u. Chordavolumens sowie des Gesamtlumens (Neuralrohr-Lumen + Darm-Lumen + Leber-Lumen) am Gesamtvolumen (= 100) von Embryo und Larve. Prozentualer Anteil des Neuralrohr- und Darm-Lumens am Neuralrohr bzw. Darmvolumen. 51. Std. bis 105. Std. bzw. 177. Std. nach der 1. Furchung. Norm. Stad. 8 bis Norm. Stad. 13 bzw. Norm. Stad. 17. Schlupf bei 90 Std. -f = Zwischenstadien (18° C, 93,5 % O₂ Sättigung.)

264 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und Verschiebungen der relativen Anteile der entsprechenden Teilvolumina am Embryo-Gesamtvolumen.

Zu Beginn des hier erfaßten Entwicklungsabschnittes im Stadium der Gastrula mit offener Medullarrinne (Norm. Stad. 8, 51 Std.) beträgt der prozentuale Anteil am Gesamtvolumen (= 100) (Darst. 7) für die Chorda 1 %, für das Material der präsumptiven Neuralrohrwandung 3,9 % und der für den Primitivdarm einschließlich Primitivdarm-Lumen und Lumen der Leberanlage 51,7%. Für die aufgeführten Teile des embryonalen Körpers ergibt sich demnach ein Gesamtanteil von 56,6%, während dementsprechend 43,4% des Gesamtvolumens auf den Anteil von Epidermis, Mesoderm und Zellmaterial der Neuralleiste entfallen. Einem Gesamtgewebevolumen-anteil von 93,5 % steht ein Gesamtvolumenanteil der intraembryonalen Hohlraumflüssigkeit, welche zu diesem Zeitpunkt im Primitivdarmlumen und Lumen der Leberanlage enthalten ist, von 6,5 % gegenüber (Darst. 7).

Im folgenden Entwicklungsabschnitt zwischen der 51. und 57. Stunde sinkt der Anteil des Gesamtlumens infolge der absoluten Verminderung des Darmlumens ab. Er erreicht im Stadium der Neurula (Norm. Stad. 9, 57 Std.) nach Ausbildung des Canalis medullaris einen Wert von 2,9 % (Darst. 7) gegenüber einem Gewebeanteil von 97,1 % am verminderten embryonalen Gesamtvolumen. Im gleichen Zeitraum wächst der Anteil des Neuralrohrgesamtvolumens auf 4,3 % und der des Primitivdarms auf 55,3 %, während der Wert für den Chorda-Anteil mit 1 % unverändert bleibt.

Bei geringer reversibler Zunahme des Gesamtvolumens des Embryos um 0,1 mm³ zwischen der 57. Stunde (Norm. Stad. 9) und der 61. Stunde (Norm. Stad. 9+) (Darst. I) steigt der relative Anteil des embryonalen Gesamtlumens bis zur 61. Stunde bei absoluter Vergrößerung aller Teillumina (DL, LL, NL, Darst. 5, Darst. 4) um 0,21 mm³ auf einen Wert von 9,5% (Darst. 7) entsprechend einem Minimum des Gewebeanteiles von 90,5%. Gegenüber einem geringfügig verminderten prozentualen Anteil der Chorda wird der des Primitivdarms weiter auf 56,8 % und der des Neuralrohrs weiter auf 4,8% vergrößert. Dementsprechend ist der relative Volumenanteil des restlichen embryonalen Gewebes (Epidermis, Mesoderm, Neuralleiste) von 43,4 % im Stadium der Gastrula mit offener Medullarrinne (Norm. Stad. 8, 51 Std.) auf 37,4% gesunken.

Die Bilanzierung der absoluten Teilvolumenwerte mit dem Gesamtvolumen und untereinander ergibt einerseits, daß die abso-

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 265

lute Zunahme des embryonalen Gesamtvolumens quantitativ bei unwesentlicher Abnahme des Chordavolumens im wesentlichen auf die absolute Zunahme des Neuralrohr- und Primitivdarmgesamtolumens bei konstantem absolutem Volumen für das Restgewebe (Epidermis, Mesoderm, Neuralleiste) zurückzuführen ist. Hieraus ergibt sich auch die relative Zunahme dieser Organanlagen zum Gesamtvolumen. Andererseits wird die Verminderung des relativen Anteils des Gewebevolumens am Gesamtembryovolumen bedingt dadurch, daß die absolute Volumenzunahme von Neuralrohr und Primitivdarm auf einer deutlichen Zunahme der

Lumina von Neuralrohr, Primitivdarm und insbesondere der Leberanlage beruht. Dagegen ist der Bilanzwert für die Organwandungen vermindert, resultierend aus geringfügiger Volumenzunahme der Neuralrohrwandung und deutlicher Abnahme des Volumens der Primitivdarmwandung.

Die beschriebenen Verhältnisse finden demnach ihre Begründung in absoluten wie relativen Volumenänderungen verschiedenen Charakters (positiv oder negativ) hauptsächlich innerhalb des Neuralrohres und des Primitivdarmes unter Nichteinbeziehung des «Restgewebes».

Bei der weiteren Abnahme des Gesamtvolumens des Embryos von der 61. Stunde (Norm. Stad. 9+) ab bis zur 81. Stunde und dem folgenden Anstieg bleibt der *relative Anteil der Chorda* bis zur 71. Stunde (Norm. Stad. 11) *konstant*, um von diesem Zeitpunkt an langsam aber stetig von einem Wert von 1 % auf 3,2 % in der 177. Std. (Norm. Stad. 17) *anzusteigen* (Darst. 7).

Der *prozentuale Anteil des Neuralrohres sinkt* unter absoluter Volumenabnahme der Wandung und annähernd gleichbleibendem Lumen (Darst. 4) bis zur 81. Stunde geringfügig auf einen vorübergehenden Anteil von 3,5 %. Er erreicht aber im folgenden Entwicklungsabschnitt, während dessen auch das Embryo-Gesamtvolumen anwächst, bei *absoluter Zunahme des Wandungsvolumens* wie zunächst auch des Lumens bis zur 177. Stunde (Norm. Stad. 17) einen prozentualen Anteil zwischen 4,5% in der 105. Stunde (Norm. Stad. 13) und 3% in der 177. Stunde (Norm. Stad. 17).

Gegenüber dieser verhältnismäßig geringfügigen Änderung des relativen Anteils der beiden embryonalen Achsenorgane nimmt das *Primitivdarmvolumen* von 56,8% in der 61. Stunde deutlich ausgeprägt im prozentualen Anteil am Gesamtvolumen (Darst. 7) um 15,5% ab auf 41,3% im Stadium der Larven mit verzweigten Kiemenfäden an den ersten beiden Kiemenwülsten (Norm. Stad. 13) in

Acta anat., Vol. 59, No. 3 (1964) 21

266 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und der 105. Stunde (ca. 15 Stunden nach dem Schlupf und beim ersten Auftreten der Gastroduodenalschleife).

Für den ersten Teilabschnitt zwischen dem Stadium der späten Neurula (Norm. Stad. 9 +, 61 Std.) und dem des Embryos mit erster Anlage der Kiemenknospen (Norm. Stad. 12, 81 Std.) bzw. 9 Stunden vor dem Schlüpfen resultiert die relative Volumenabnahme des *Primitivdarms* aus einer *absoluten Volumenverminderung* desselben, die sich annähernd quantitativ mit der *Volumenreduktion des Gesamtembryos* in diesem Zeitraum deckt, woraus sich ergibt, daß für diesen Abschnitt vor dem Schlupf der *Anteil des Restgewebes absolut angenähert konstant bleibt, relativ jedoch steigt*.

Im zweiten Teilabschnitt zwischen dem Norm. Stad. 12 (81 Std.) vor dem Schlupf und dem Stadium der Larven mit je einem verzweigten Kiemenfaden an den ersten beiden Kiemenwülsten (Norm. Stad. 13, 105 Std.), ca. 15 Stunden nach dem Schlüpfen, wird die relative Abnahme des Primitivdarmanteils demgegenüber bedingt einerseits durch eine weitere absolute Verminderung des Primitivdarmvolumens, während andererseits nunmehr das Gesamtvolumen des Embryos bzw. der Larve nicht nur infolge der verhältnismäßig geringfügigen absoluten Zunahme von Chorda- und Neuralrohr-Gesamtvolumen, sondern insbesondere *wesentlich durch Zunahme des «Restgewebes» ansteigt*. Diese *relative und nun auch absolute Zunahme des Volumens des «Restgewebes»* muß im Zusammenhang mit der Ausbildung derjenigen Embryoteile gesehen werden, die für die in diesem Zeitpunkt sich verstärkt entwickelnde Bewegungsaktivität der Embryonen verantwortlich sind.

Neben der fortschreitenden Differenzierung der Muskulatur erfolgt in zunehmendem Maße die Ausbildung des mesenchymalen Gallertgewebes, welches für den Aufbau der Larven von besonderer Bedeutung und charakteristisch ist. Während die mit Hilfe von Wimpern beweglichen jüngeren Stadien mit Hinblick auf die Bedeutung epithelschichtartiger Blasteme beim Aufbau ihres Körpers als « Epitheltiere » bezeichnet werden können, erfolgt mit der zunächst nur relativen, dann relativen und auch absoluten Zunahme der « Restgewebe » der Übergang zum « Mesenchymtier ».

VII.

1. Vergleich von Intensität und Charakter des Organwachstums im Verlauf der Entwicklung. Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 267

Unabhängig davon, ob die Volumenänderung eines Gewebes intra- oder extrazellulär auf einer Einlagerung bzw. einem Abbau organischer Substanz oder auf einer Aufnahme oder Abgabe von Wasser beruht, muß das quantitative Ausmaß dieser Änderung in enge Beziehung zum Ausgangsvolumen des betreffenden Gewebekomplexes gesetzt werden, wenn Rückschlüsse auf die Intensität der ablaufenden Wachstumsprozesse gewonnen werden sollen. Das Ausmaß des absoluten Zuwachses ergibt besonders dann kein befriedigendes Bild der wachstumsphysiologischen Aktivität, wenn Organe verschiedener Größenordnung verglichen werden. Demzufolge habe ich in Anbetracht der stark unterschiedlichen Dimensionen z.B. von Chorda und Darm für den Vergleich der Wachstumsintensität sowie des Wachstumscharakters der Organe im zeitlichen Verlauf der Entwicklung die Darstellung anhand der gegenüber der Formel von Minot

$$v_x - v = I \quad (\text{zit. nach v. Bertalanffy [1951]}),$$

$v /$

durch Berücksichtigung eines kontinuierlichen Zuwachses und des Zeitfaktors verbesserten Formel von Schmalhausen für das prozentuale Wachstum

$$\log v_t - \log v = \frac{c}{100} (t - t_0) \quad (\text{Schmalhausen [1927-1931]})$$

$$\log e^{(3/4-t)}$$

gewählt¹. Für die zwischen zwei aufeinanderfolgenden Messungen gelegenen Entwicklungsabschnitte wurde die absolute Volumenänderung als konstant angenommen und hiervon ausgehend die

Das Anfangsvolumen v zur Zeit t wächst in der Zeiteinheit $(3/4-t) = 2$ Std. bei einem stetigen Zuwachs von c % auf die Endgröße v_x zur Zeit t_x entsprechend

$$c \cdot \frac{v_x - v}{v} = \frac{100}{t_x - t} (t_x - t)$$

$$100 \cdot \frac{v_x - v}{v} = v \cdot e^{c \cdot (t_x - t)} \quad \text{an.}$$

Hieraus ergibt sich die obige Formel für c :

$$c = \frac{100}{t_x - t} \log \frac{v_x}{v}$$

$$V_i = \frac{100}{c} \log \frac{v_i}{v} = e^{c \cdot (t_i - t)}$$

v

$$c \log \frac{v_x}{v} = \log e^{c \cdot (t_x - t)}$$

$$\log v_t - \log v$$

$$\frac{v_t - v}{v} \cdot 100 = c$$

$$\log e^{(1/8-t)}$$

e = Grenzwert der Fakultätenreihe = 2,71828...; log e = 0,4343

+ c

+ 20

C =

$\log v_t - \log v$ toge(t,t)

(t_s-t) = 2Std

x 100

tss

CO

K

I\

I\

i\

i\

i\

o

3

a

a

0:

G. $\wedge \wedge \wedge$ — Gesamtvolumen

Ch. — Chorda

N. — Neuralrohr

D. — Darm

ψ

93,5 % 0₂ Stg.

U—i—i i i—Li i i i

51 57 61 65 69 71

Stunden nach l.Furchung.

N8 N9 N9₊ N10 N10* Nil

100 110

105

129

NU

I

177

Darst.8. *R. temporaria* L. Intensität u. Charakter des Wachstums von Körper, Neuralrohr,

Chorda und Darm von Norm. Stad.8 bis Norm. Stad. 13 bzw. Norm. Stad. 17. 51. Std. bis

105. Std. bzw. 177. Std. nach der l.Furchung (c = prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit für (t_s-t) = 2 Std.) Schlupf bei 90 Std. N = Norm. Stadium. N -f- = Zwischenstadien.

(18°C, 93,5 % 0₂ Sättigung.)

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 269

prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit jeweils für einen Zeitraum von $(\frac{3}{4}t) = 2$ Stunden berechnet (Darst. 8 und 9).

Die prozentuale *Wachstumsgeschwindigkeit des Gesamtvolumens* des Embryos (Darst. 8) ist zwischen der 51. Stunde und 81. Stunde *negativ* mit Werten zwischen -1% bis -2% , abgesehen von einer kurzfristigen positiven Wachstumsgeschwindigkeit von $+1,6\%$ im Zeitraum zwischen der 57. und 61. Stunde. Dagegen steigt von der 51. Stunde an bis zur 57. Stunde die *positive prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit* von $+0,9\%$ des *Primitivdarmes* und von $+2,8\%$ für das *Neuralrohr* zwischen der 57. und 61. Stunde auf einen Wert von $+2,7\%$ für den Primitivdarm und $+5,9\%$ für das Neuralrohr. Die prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit des *Chordavolumens* beträgt von der 51. bis 61. Stunde ca. -3% .

Von der 61. Stunde ab *nehmen das Volumen* sowohl des *Gesamt-embryos* als auch das des *Gesamt-Primitivdarmes* und des *Gesamt-neuralrohres* übereinstimmend bis zur 81. Stunde ab mit $c\%$ von -3% bis -1% für das Gesamtvolumen des Embryos, von -9% bis -2% für das Neuralrohrvolumen und $-7,7$ bis $-1,9\%$ für das Primitivdarmvolumen. Die stärksten negativen prozentualen Geschwindigkeiten je angeführter Zeiteinheit $(t_j - t) = 2$ liegen vor für das Gesamtvolumen und den Darm zwischen der 65. und 69. Stunde und für das Neuralrohr zwischen der 61. und 65. Stunde sowie der 69. und 71. Stunde.

Von der 81. Stunde ab werden die prozentualen Wachstumsgeschwindigkeiten sowohl des *Gesamt-* als auch des *Neuralrohrvolumens* bis zur 177. Stunde *positiv* mit Werten von ansteigend $+0,8\%$ bis $+1,8\%$ für das Gesamtvolumen und abnehmender positiver Geschwindigkeit für das Neuralrohrvolumen von $+2,7\%$ bis $+1,1\%$ in der 177. Stunde. Die prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit des Volumens des Primitivdarmes wird in der 81. Stunde, offensichtlich infolge individueller Abweichung, vorübergehend geringgradig positiv und von der 93. Stunde an bis zur 105. Stunde negativ zwischen $-1,8\%$ und $-2,0\%$.

Überwiegend *abweichend von diesem Verhalten* der prozentualen Geschwindigkeiten der angeführten Organe ist die *prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit des Volumens der Chorda* von der 51. Stunde bis zur 65. Stunde *negativ* mit Werten von ca. -3% zwischen der 51. und 61. Stunde und von $-10,7$ bis $-11,8\%$ zwischen der 61. und 65. Stunde. Um die 65. Stunde wird die Wachstumsgeschwindigkeit der Chorda gegenüber dem Gesamtvolumen und den übrigen 270 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und angeführten Organen bis zur 177. Stunde deutlich *positiv*. Sie beträgt im einzelnen zwischen der 65. bis 69. Stunde ca. $+6,4\%$, zwischen der 69. bis 71. Stunde $+9\%$, der 71. bis 81. Stunde abnehmend $+17,5$ bis $+10,5\%$ sowie von der 81. bis zur 177. Stunde weiterhin abnehmend, positiv zwischen $+7,0\%$ und $+1,3\%$. Demnach erfolgt die Volumenänderung der Chorda in ihrer *abnehmenden Phase am stärksten bei der bereits erfolgenden Längsstreckung der Embryonen* zwischen der 61. und 65. Stunde bzw. zwischen den Stadien der späten Neurula (Norm. Stad. 9+) und der frühen Schwanzknospe (Norm. Stad. 10), sowie in ihrer *positiven Phase mit der größten prozentualen Geschwindigkeit* zwischen der 69. und 81. Stunde, entsprechend dem

Entwicklungsabschnitt, der mit der *angelegten Schwanzknospe* beginnt und unter fortschreitender *Streckung der dorsalen Achsenorgane* zum Stadium der Embryonen mit nahezu vollständig gestreckter Rückenlinie und kaudal gerichtetem Schwanzstummel führt.

Abgesehen von dem erwähnten, in auffälliger Weise *abweichenden Verhalten der Chorda* ergibt sich demnach für den Gesamt-embryo und die hier aufgeführten Organe eine weitgehende *qualitative Übereinstimmung* hinsichtlich des positiven bzw. negativen Charakters der prozentualen Wachstumsgeschwindigkeit zwischen der 57. und der 81. Stunde entsprechend dem Entwicklungsabschnitt von der Neurula bis zum Stadium der Embryonen mit gestreckter

Rückenlinie, ca. 9 Stunden vor dem Schlupf. Von diesem Zeitpunkt ab bis zur 177. Std., bzw. dem Stadium der Larven mit Rückbildung der äußeren Kiemen (Norm. Stad. 17) stimmen sowohl der Gesamtembryo als auch Neuralrohr und Chorda qualitativ bezüglich der prozentualen Wachstumsgeschwindigkeit der Volumina überein.

Sowohl die größten quantitativen Schwankungen der prozentualen Wachstumsgeschwindigkeit des Volumens für den Gesamtembryo und die Organe selbst, als auch die stärksten Abweichungen untereinander, sowie durchweg die höchsten Werte für c% ergeben sich in dem Entwicklungsabschnitt zwischen der 57. Std. und 81. Std. bzw. Norm. Stad. 9 und Norm. Stad. 12. Dies ist der *Entwicklungsabschnitt*, der kurz nach Einsetzen der Längsstreckung durch *ausgeprägt disproportioniertes lineares Wachstum* und damit durch *ausgesprochene Formbildung* gekennzeichnet ist. Nach dem Erreichen des «Stadiums der embryonalen Organisation» (Lehmann [1945]), unmittelbar vor dem Schlüpfen, und damit dem Übergang in das Larvenstadium, erfolgt das Wachstum des Embryos bzw. der Larve und der angeführten Organe hinsichtlich ihrer prozentualen

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 271

Geschwindigkeiten in einer anscheinend für das Larvenstadium bis zur Rückbildung der äußeren Kiemen (Norm. Stad. 17, 177 Std.) charakteristischen weitgehend harmonischen Form.

Für die Organteile von Primitivdarm und Neuralrohr (Darst.9), ergeben sich entsprechend der Volumenzunahme (Darst.4, 5) durch Quellung der Wandung von Primitivdarm (DW) und Neuralrohr (NW) (vgl. S.258, S.253) zwischen der 51. und 57. Std. entsprechend Norm. Stad. 8 bzw. Norm. Stad. 9 positive prozentuale Wachstumsgeschwindigkeiten von ca. +4,0% für die Primitivdarm-Wandung und von ca. +0,8% für die Neuralrohr-Wandung. Im Zusammenhang mit den erwähnten topogenetischen Vorgängen (vgl. S.258) beträgt die prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit für das Lumen des Primitivdarmes -34,0% bis -80,0% zwischen der 51. Std. und 57. Std.

Von der 57. Std. bzw. dem Stadium der Neurula (Norm. Stad. 9) ab lassen die Kurven für die relative Wachstumsgeschwindigkeit ein auffälliges Verhältnis zueinander erkennen. Die Kurven für die Neuralrohrwandung und die Darmwandung sind über einen Zeitraum von 14 Stunden zwischen der 57. und 71. Std. gegenläufig. So steht zwischen der 57 und 61. Stunde einer Volumenzunahme der Neuralrohrwandung eine Volumenabnahme der Darmwandung, zwischen der 61. und 65. Std. einer Zunahme von DW eine Abnahme von NW, der 65. und 69. Std. einer verstärkten Abnahme von DW eine verminderte von NW und schließlich von der 69. Std. bis zur 71. Stunde einer Zunahme von DW eine Abnahme von NW gegenüber.

Ein gleicher Antagonismus der Kurven besteht zwischen der Kurve für die prozentualen Wachstumsgeschwindigkeiten der Primitivdarmwandung und der für die des Primitivdarmlumens. Einer Abnahme bzw. Zunahme der Werte für die Wandung stehen Zunahme bzw. Abnahme der Werte für das Lumen gegenüber oder es liegt, wie zwischen der 65. und 69. Std. bei gleichem Charakter der Volumenänderung eine quantitativ abgestufte gegenläufige Entsprechung vor (Darst.9).

Im Gegensatz hierzu verlaufen die Kurven für die prozentualen Wachstumsgeschwindigkeiten der Neuralrohrwandung und des Neuralrohrlumens gleichsinnig. Dies gilt auch für die Kurven für die prozentualen Wachstumsgeschwindigkeiten des Neuralrohr- und des Primitivdarmlumens zwischen der 57. und 81. Stunde weitgehend sowohl hinsichtlich des Charakters als auch hinsichtlich des quanti-

to
 o
 ö
 S3 en
 <
 O
 SΓ B
 a
 0
 O:

50, 60, 70,
 51 57 61 65 69 71 Stunden nach l. Furchung.
 N8 N9 N9+ N10 N10+ N11
 93 N12
 100 110
 105
 1130 129
 177 N17

Darst. 9. R. temporaria L. Intensität u. Charakter des Wachstums der Darm-Wandung und Neuralrohr-Wandung sowie der Veränderung des Darm- und Neuralrohr-Lumens vom Norm. Stad. 8 bis Norm. Stad. 13 bzw. Norm. Stad. 17. 51. Std. bis 105. Std. bzw. 177. Std. nach der 1. Furchung. (c = prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit für $O\frac{1}{2}$ -t) = 2 Std.) N = Norm. Stadium. N+ = Zwischenstadien. (18°C, 93,5% O_2 Sättigung.)

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 273
tativen Verhaltens (Darst. 9). Von der 71. bis zur 129. Std. beträgt der Wert für die prozentuale Geschwindigkeit der Zunahme des Neuralrohrlumens bzw. des Liquorvolumens zwischen +5,0 % und -2,8% und sinkt in der 129. Std. auf null bis zur 177. Stunde.

Der Wert für die prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit der Neuralrohrwandung (Darst. 9) beträgt von der 81. bis zur 177. Std. zwischen +2,6% und +1,7%, während diese für die Darmwandung von der 81. Std. an geringfügig negativ ist. Die Werte für die prozentuale Geschwindigkeit der Abnahme des Primitivdarmlumens steigen vom gleichen Zeitpunkt ab von -0,8 % auf -7,2 % an (Darst. 9).

Die angeführten Verhältnisse deuten darauf hin, daß enge Wechselbeziehungen einerseits zwischen dem Wachstumsverhalten der Primitivdarmwandung und der Neuralrohrwandung sowie andererseits zwischen dem Verhalten der Lumina der Organe und der diese umgebenden Wandung bestehen. So geht z.B. einer Volumenabnahme überhaupt oder einer nur verstärkten Abnahme der Primitivdarmwandung eine Volumenzunahme bzw. eine deutlich verminderte Abnahme des Volumens der Neuralrohrwandung parallel bei gleichzeitiger Volumenzunahme bzw. verminderter Abnahme des Primitivdarmlumens bzw. entsprechender Änderung des Volumens der enteralen Flüssigkeit. In Verbindung mit der Zunahme bzw. verminderten Abnahme des Volumens der Neuralrohrwandung erfolgt gleichzeitig parallel eine entsprechende Vermehrung des Liquorvolumens. Andererseits entspricht zeitweilig einer Zunahme des Wandungsvolumens des Primitivdarmes eine Volumenabnahme der Neuralrohrwandung sowie eine Abnahme des Primitivdarmlumens und auch des Liquorvolumens.

2, Die physiologischen Ursachen der Wechselbeziehungen zwischen dem Volumenverhalten der einzelnen Körperteile.

Die auffällige Korrespondenz der Kurven in den Darstellungen 8 und 9 kann, wie erwähnt, erklärt werden durch eine von der Volumenänderung des Gesamtembryos zeitweise mehr oder minder stark überlagerte und in diese bilanzmäßig eingehende unterlagerte Wechselbeziehung zwischen Teilen des embryonalen Körpers. Sie wird hier erkennbar in Form einer gewissen antagonistischen Änderung der Volumina der Organteile unter Beeinflussung der Volumina der in ihren Hohlräumen enthaltenen Flüssigkeit.

Diese Wechselbeziehungen beruhen wahrscheinlich auf einem Stoffaustausch zwischen den Organen bzw. Organteilen. Die hohe

274 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und Frequenz der in gegenseitiger Beeinflussung erfolgenden Wachstumsänderungen im Entwicklungsabschnitt zwischen der Neurula (Norm. Stad. 9) und dem Stadium der Embryonen mit nahezu gestreckter Rückenlinie (Norm. Stad. 12, ca. 9 Stunden vor dem Schlupf) deutet darauf hin, daß es sich bei diesem Stoffaustausch im wesentlichen um den Austausch von verhältnismäßig leicht verfügbarem Wasser handelt. Insbesondere dieser erscheint in Betracht dessen, daß innerhalb der entsprechenden Embryonen zwischen den beteiligten Organen noch keine wesentlich ins Gewicht fallenden Diffusionsschranken bestehen, besonders schnell und verhältnismäßig leicht möglich.

Eine Klärung dieses Sachverhaltes erfordert eine genaue Analyse der stofflichen Zusammensetzung und der entwicklungsphysiologischen Vorgänge bzw. eine genaue Bestimmung des Wassergehaltes der Gewebeverbände in den einzelnen Organen und Organteilen während dieses Entwicklungsabschnittes.

Zusammenfassung

An Embryonen und Junglarven von *Rana temporaria* L. wurden mit Hilfe mikroplanimetrischer Messungen das Wachstum und die Volumenänderung des Gesamt-Körpers, der Chorda, des Neuralrohrs und des Darms, sowie des Gesamtlumens und der «Restgewebe» untersucht.

Die an nach einer besonderen Methodik hergestellten vollständigen Querschnittserien durchgeführten Untersuchungen umfassen den durch starke Formbildung gekennzeichneten embryonalen Entwicklungsabschnitt vom Stadium der offenen Medullarrinne bis zum Schlupf der Larven, sowie die Zeitspanne vom Schlupf bis zur vollständigen Rückbildung der äußeren Kiemen. Sie erstrecken sich also auf einen Entwicklungszeitraum von 121 Stunden bei 18°C und durchschnittlich 93,5 % Cysättigung.

Für die Entwicklung von Embryo und Larve ergeben sich drei charakteristische Abschnitte, die sich hinsichtlich des Volumenwachstums deutlich verschieden verhalten:

Primitiventwicklung: ausgesprochen positives Volumenwachstum
Embryonalperiode: deutlich negatives Volumenwachstum
Larvalperiode: anhaltend positives Volumenwachstum.

Das Volumenwachstum beruht auf der osmotischen Wasseraufnahme, auf dem Wasseraustausch, auf Umbauprozessen und auf der Ausscheidung organischer Substanz. Die Volumenwachstumsphasen stehen daher in Korrelation zu der je-weiligen intraembryonalen osmotischen Konzentration.

Das Volumenwachstum der Chorda erfolgt organspezifisch, weicht also vom Verhalten des Embryo-Gesamtvolumens ab. Auf eine anfängliche Volumenabnahme folgt hier eine Volumenzunahme. Dieses organspezifische Wachstum der Chorda steht im Zusammenhang mit der morphologischen Differenzierung, insbesondere der Ausbildung der Chordascheide.

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 275

Das Volumenwachstum des Medullarrohrs resultiert aus dem Verhalten seiner Bestandteile, nämlich der Medullarrohr-Wandung und des Liquors. Es ist zunächst positiv und führt dann zwischen dem Neurula-Stadium und dem Stadium der frühen Schwanzknospe zu einem Volumenmaximum. Diese Volumenzunahme steht offenbar im Zusammenhang mit der Neurulation und kann als der letzte Teil einer Periode der Zunahme des Volumens angesehen werden, welche unabhängig von einer Größenänderung der Einzelzelle auf einer Quellung der Zellsubstanz beruht. Die bis zu der beginnenden Kiemenbildung folgende Abnahme des Medullarrohrvolumens resultiert vorwiegend aus einer Volumenverminderung des Zellmaterials der Medullarrohrwandung. Von der 61. Stunde der Entwicklung an nimmt das Neuralrohrgesamt-volumen annähernd konstant zu. Diese Zunahme beruht zunächst auf einer Volumenzunahme der Wandung und des Liquors, später jedoch allein auf einer solchen des Gewebeverbandes der sich fortschreitend in Subst. alba und Subst. grisea differenzierenden Wandung. Die Volumenverminderung und die spätere Volumenzunahme des Neuralrohrs nach Abschluß der Neurulation erfolgt von der 61. Stunde an in phasenspezifischer Übereinstimmung mit dem Verhalten des Körper-Gesamtvolumens. Die Zunahme des prozentualen Anteils des Medullarrohrlumens am gesamten Medullarrohr erfolgt gesetzmäßig und läßt sich durch eine mathematische Formel ausdrücken.

Das Gesamtvolumen des Darmes nimmt zunächst bis zur 61. Stunde zu. Von diesem Zeitpunkt ab erfolgt eine Abnahme bis zur 61. Stunde, die der Verminderung des Embryo-Gesamtvolumens

parallel geht. Von der 81. Stunde bis zum Auftreten der Gastroduodenalschleife wächst der Darm autonom, d.h. unabhängig vom Gesamtvolumen. Das Wachstum des Darmes ergibt sich als Summe des von einander abweichenden Wachstums der einzelnen Organteile. Hierbei spielt der wechselseitige Flüssigkeitsaustausch zwischen der enteralen Flüssigkeit und der Darmwandung bzw. dem Leberlumen eine Rolle, der mit Differenzierungs- und Quellungsprozessen sowie mit dem Abbau der embryonalen Nahrungsreserve in Verbindung steht.

Im Entwicklungsabschnitt zwischen der Gastrula mit offener Medullarrinne und dem Embryo mit später Schwanzknospe erfolgt eine starke Änderung in der relativen Verteilung der nicht gewebegebundenen intraembryonalen Hohlraumflüssigkeit. Diese beruht nicht nur auf einer Flüssigkeitsverschiebung, sondern steht in enger Beziehung zu den Organdifferenzierungen, die sich in den einzelnen Entwicklungsabschnitten abspielen.

Die absoluten Volumina der Organanlagen und Primärvorgane verändern sich nicht immer parallel zum Gesamtvolumen des Embryos. Der Anteil der Restgewebe sinkt vielmehr zwischen der 51. Std. und der 61. Std. relativ ab, steigt dann jedoch in der Folge bis zur 81. Std. (ca. 9 Std. vor dem Schlupf) bei gleichbleibendem absolutem Anteil relativ an. Zwischen dem Norm. Stad. 12 vor dem Schlupf und dem Stadium der geschlüpften Larven im Norm. Stad. 13 steigt der Anteil des Restgewebes weiter relativ und nun auch absolut an und entspricht dem Übergang zur Larve mit ihrem zunehmenden Gehalt an Gallertgewebe.

10. Der Vergleich des Gesamtwachstums mit demjenigen der Organe aufgrund der prozentualen Wachstumsgeschwindigkeit ergibt für den Gesamtembryo, den Primärdarm und das Neuralrohr eine weitgehende Übereinstimmung, ab Norm. Stad. 12 auch für die Chorda, aber nicht mehr für den Darm. Die Chorda zeigt dagegen zwischen Norm. Stad. 8 und Norm. Stad. 12 ein abweichendes Ver-

halten. Für das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und für das Volumenwachstum des Körpers und der Organe ergeben sich zwischen Norm. Stad. 9 und Norm. Stad. 12 die größten Schwankungen und Abweichungen, aber auch die höchsten Geschwindigkeiten. Dieser Abschnitt entspricht dem Zeitraum nach dem Einsetzen der Längsstreckung und der ausgesprochenen Formbildung. Nach Ausbildung der embryonalen Organisation, d.h. unmittelbar vor dem Schlupf verläuft dagegen das Körper- und Organwachstum in der für die Larven typischen harmonischen Form.

Summary

A study was undertaken of growth and volume changes of *Rana temporaria* L. embryos and larvae. By micromanipulative means measurements were taken of the total body volume, the notochord, the neural tube and the gut as well as the total lumen and the residual tissue.

By a special procedure a series of transverse sections were sliced. The investigations deal with developmental period of intense morphogenetic activity from the embryonic stage with patent neural groove up to the casting off of the oval membrane and from this stage up to the complete involution of the gills. They encompass therefore a 121 hour period of development at a temperature of 18°C and approximately at a 93.5 % oxygen saturation.

Three characteristic stages in volume growth can be readily distinguished:

During primitive development the volume growth is markedly positive.

In the embryonic period it is definitely negative and

during the larval period the positive volume increase is protracted.

The volume increase is due to osmosis, to water exchange, to transformative processes and to the excretion of organic substance. The phases of growth are thus correlated with the momentary osmotic pressure of the embryonic tissue.

The volume increase of the *notochord* is specific, i.e. it deviates from the growth pattern of the total body volume. In an initial stage the volume decreases to be followed by an increase. A connection exists between the growth mechanism and the morphological differentiation, in particular that of the chorda sheath.

The volume growth of the *neural tube* is dependant upon the growth of its component parts; the walls and the liquor. At first it is positive reaching a maximum after passing through the neurula stage and a stage with primitive tail bud. This volume increase is clearly associated with neurulation and can be considered as an end stage of volume increase. It is brought about by a swelling of the cell substance and is independant of alterations of the single cells. The subsequent decrease in volume up to the sprouting of the gills is the result of volume decrease of the cellular matter in the walls of the neural tube. Then from the 81st hour on the increase in volume is practically constant, at first resulting from concomitant increase in liquor and cellular matter, then only in the parietes as they differentiate into white and grey matter. After neurulation the increase and decrease in volume from the 61st hour on occurs in specific phases at the same tempo as the total volume changes. The increase of the procentual part of the medullary lumen in the total neural tube volume can be expressed mathematically.

The total *gut* volume is on the increase up to the 61st hour and from then on diminishes until the 81st hour is reached as does the total embryo volume. It then grows autonomously until the gastro-duodenal loop is formed.

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 277

The total growth of the gut is the result of different growth processes of its organic parts. The mutual exchange of fluid between the liquid content and the gut wall or the lumen of the liver is essential, and could be attributed to differentiation, inhibition processes and resorption of the embryonic nutritive reserves.

In the developmental period, from the gastrula with patent neural groove to the embryo with tail bud, there is a marked alteration in the *distribution of the free intra-embryonic space water*. This cannot be accounted for by a mere shift of fluid but is rather a consequence of organ differentiation occurring periodically during ontogeny.

The absolute *volume of the organ primordia* and of the primitive organs does not always alter concurrently with that of the total embryonic volume. On the contrary, the fraction of residual tissue relatively declines between the 51st and the 61st hour then augments up to the 81st hours (about 9 hours before the casting off of the egg-membranes) while the absolute volume remains stationary. Between normal stage 13 of the free larvae the portion of residual tissue increases relatively and absolutely since the transition to larvae with their greater content of gelatinous tissue is taking place.

10. A comparison of the procentual growth speed of the total volume increase and that of the organs show that the total embryo, the primitive gut, the neural tube and from stage 17 onwards the notochord (but no longer the gut) grow harmoniously. Between normal stage 8 and normal stage 12 the notochord increases atypically. Between normal stage 9 and normal stage 12 the volume increase of both body and organs is devious and variable but it is also speediest. This period corresponds to the longitudinal stretching and to marked morphogenesis. After the embryonic organisation has been attained i.e. immediately before the larva casts off its membranes the body and organ growth is harmonious as it is wont to be in larvae.

Resume

L'accroissement et les modifications de volume du corps, de la notocorde, du canal neural et de l'intestin, ainsi que de la lumière totale du corps et des «tissus restants», ont été étudiés sur des larves de *Rana temporaria* L.

Ces études ont été faites sur des coupes en séries complètes pratiquées sur des stades larvaires caractérisés par des transformations marquées de la forme du corps: stade de la gouttière neurale ouverte jusqu'à l'éclosion, ainsi que la période allant de l'éclosion jusqu'à la régression totale des branchies externes. Ces stades larvaires comprennent ainsi une période s'étendant sur 121 heures, incubation à 18° C, saturation d'O₂ de 93,5 % en moyenne.

Au cours du développement de l'embryon et de la larve, on peut distinguer 3 périodes caractéristiques au cours desquelles l'accroissement en volume se comporte de façon différente: développement primitif: accroissement du volume nettement positif période embryonnaire: accroissement du volume nettement négatif période larvaire: accroissement du volume continuellement positif

4. L'accroissement de volume est dû à la résorption d'eau par osmose, aux échanges aqueux, aux processus de remaniement et à l'élimination de substance organique. Les phases de l'accroissement présentent en conséquence des corrélations avec la concentration osmotique intraembryonnaire correspondante.

278 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und

L'accroissement de la notocorde est organospécifique; il diffère donc nettement du comportement du volume total de l'embryon. Après un accroissement initial s'opère une diminution du volume. Ce comportement est en relation avec la différenciation morphologique de la notocorde, plus particulièrement avec le développement de la gaine de cette structure.

L'accroissement de volume du tube neural résulte du comportement particulier de ses constituants, c'est-à-dire des parois du tube et du liquide céphalo-rachidien. Il est tout d'abord positif et présente un maximum entre le stade neurula et le stade correspondant au début du bourgeon caudal. Cette augmentation du volume est probablement à mettre en rapport avec la neurulation et on peut la considérer comme la dernière phase d'une période d'augmentation de volume déterminée par un gonflement de la substance cellulaire, indépendante d'une modification de volume de la cellule. La diminution de volume du tube neural qui fait suite à cette période, et qui s'observe jusqu'au moment où les branchies apparaissent, résulte surtout d'une diminution de volume du matériel cellulaire des parois du tube. Dès la 81^e heure, le volume du tube augmente de façon constante; cette augmentation relève tout d'abord d'une augmentation de volume des parois et du liquide, plus tard elle est le résultat d'une augmentation de volume tissulaire des parois, où se différencient progressivement substance blanche et substance grise. La diminution de volume du tube neural et l'augmentation qui lui fait suite une fois la neurulation terminée se produisent dès la 61^e heure et correspondent de façon spécifique aux phases que présente le volume total du corps. L'accroissement relatif (en %) du volume du tube neural par rapport à la totalité du tube est régulier; on peut l'exprimer par une formule mathématique.

Le volume de l'intestin augmente tout d'abord jusqu'à la 61^e heure. A partir de ce moment il diminue jusqu'à la 81^e heure, ce qui correspond à la diminution simultanée du volume total de l'embryon. Dès la 81^e heure jusqu'au moment où se forme l'anse gastroduodénale, l'intestin présente une croissance autonome, c'est-à-dire indépendante du volume total. Cet accroissement de l'intestin résulte de la somme de l'accroissement de ses constituants. Les échanges de liquides entre le liquide entéral et la paroi intestinale, resp. la lumière hépatique, jouent ici un rôle lié aux

processus de différenciation, de gonflement et de résorption des réserves nutritionnelles embryonnaires.

Au cours de la période s'étendant du stade gastrula, avec gouttière neurale ouverte, à l'embryon pourvu d'un bourgeon caudal, s'effectue une modification profonde de la répartition relative du liquide intraembryonnaire non lié aux tissus. La cause n'en est pas un déplacement de liquides mais bien plutôt la différenciation des organes qui s'effectue au cours de chaque étape du développement.

Les volumes absolus des ébauches d'organes et des organes primitifs ne se modifient pas toujours parallèlement au volume total de l'embryon. La part des tissus restants diminue relativement entre la 51^e et la 61^e heure, pour augmenter par la suite jusqu'à la 81^e heure (env. 9 heures avant l'éclosion). Entre le stade 12, avant l'éclosion, et le stade 13, après l'éclosion, la proportion relative de tissus restants augmente encore; cette augmentation est également absolue. Elle correspond au passage à la larve pourvue d'un tissu fondamental muqueux en voie d'augmentation.

10. La comparaison de l'accroissement total avec celui des organes, comparaison basée sur la rapidité relative de la croissance, permet de reconnaître une

Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 279

concordance nette en ce qui concerne l'embryon en entier, l'intestin primitif et le tube neural. Il en est de même pour la notocorde au stade 12, mais plus à ce moment pour l'intestin. La notocorde présente par contre un comportement différent entre le stade 8 et le stade 12. Entre les stades 9 et 12 l'accroissement du volume du corps et des organes permet de reconnaître les plus grandes variations, mais aussi la plus grande rapidité d'accroissement. Cette période correspond au moment qui fait suite à l'allongement de l'embryon et à l'apparition nette de ses formes. Une fois l'organisation embryonnaire terminée, c'est-à-dire immédiatement avant l'éclosion, la croissance du corps et des organes s'effectue par contre selon le mode harmonieux caractéristique pour le stade larvaire.

LITTÉRATURE

Backmann, E. L. und Runnström, J.: Der osmotische Druck während der Embryonalentwicklung von Rana temp. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 744: 287–345 (1912). Bertalanffy, L. v.: Theoretische Biologie; II. Bd.: Stoffwechsel, Wachstum (Verlag A. Francke, Bern 1951). Bialaszewicz, K.: Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibien-

embryonen. *Bull. int. Acad. Sci., Cracovie* p. 782–835 (1908). – Über das Ver-

halten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltierem-

bryonen. Teil I u. II. Versuche an Hühner- u. Froschembryonen. *Roux' Arch.*

EntwMech. 34: 489–540 (1912). Bracket, A.: Recherches sur l'ontogénèse de la tête chez les Amphibiens. *Arch. Biol.*

23: 165–257 (1908). Davenport, C.B.: The role of water in growth. *Proc. Boston, Soc. natur. Hist.* 28:

73–84 (1897). Ebner, V. v.: Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische

und Amphibien. *S. B. Akad. Wiss. Wien.* 111 105: 123–161 (1896). Fischer, F.G. und Hartwig, H.: Die Vitalfärbung von Amphibienkeimen, zur Unter-

suchung ihrer Oxydations-Reduktions-Vorgänge. *Z. vergl. Physiol.* 24: 1–13

(1936). – Vergleichende Messungen der Atmung des Amphibienkeimes und seiner

Teile während der Entwicklung. Biol. Zbl. 58: 567–589 (1938). Hauser, E.: Ausschaltung des Xylols in der mikroskopischen Technik. Mikroskopie 7: 208–211 (1952). Held, H.: Über die Entwicklung des Axenskeletts der Wirbeltiere. I. Die Bildung der Chordascheiden. Abh. sächs. Akad. Wiss., math.-phys. Kl. 38: 1–29 (1921). Hörstadius, S.: The Neural Crest (Oxford Univ. Press, London 1950). Holtfreter, G.: Studien zur Ermittlung der Gestaltungsfaktoren in der Organentwicklung der Amphibien. II. Dynamische Vorgänge an einigen mesodermalen Organanlagen. Roux' Arch., EntwMech. 139: 227–273 (1939). Homann, H.: Agelena labyrinthica (Araneae) Embryonalentwicklung. Encyclopaedia Cinematographica, ed. G. Wolf (Institut f. wissenschaft. Film, Göttingen 1959). Huetter, A.F.: Fundamentals of the comparative embryology of the vertebrates (Macmillan, New York 1953). Klaatsch, H.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. III. Zur Phylognese der Chordascheiden und zur Geschichte der Umwandlung der Chordastruktur. Morph. J.b 22: 514–560 (1895). 280 Claes, Das Volumenwachstum des Körpers, seiner Blasteme und Kopsch, Fr.: Die Entwicklung des braunen Grasfrosches Rana fusca Roesel (Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1952). Krogh, A.; Schmidt-Nielsen, K. und Zeuthen, E.: The osmotic behaviour of frogs eggs and young tadpoles. Z. vergl. Physiol. 26: 230–238 (1939). Lehmann, F.E.: Einführung in die physiologische Embryologie (Birkhäuser, Basel 1945). Mookerjee, S.: An analysis of embryonic factors associated with removal of noto-chord cells. Proc. zool. Soc. Bengal 5: 149–161 (1952). – An experimental study of the development of the notochord sheath. J. Embryol. exp. Morph. 1: 411–416 (1953). Mookerjee, S.; Deuchar, E.M. and Waddington, C.H.: The morphogenesis of the notochord in Amphibia. J. Embryol. exp. Morph. 1: 399–409 (1953). Morgan, T.H.: Experiments with frog eggs. Biol. Bull. 11: 71–92 (1906a). – The origin of the organ forming materials in the frogs embryo. Biol. Bull. 11: 124–136 (1906b). Nieuwkoop, P.D. and Faber, J.: Normal table of Xenopus laevis D. (North-Holland Publishing Company, Amsterdam 1956). Piepho, H.: Über Oxydations-Reduktionsvorgänge im Amphibienkeim. Biol. Zbl. 58: 90–117 (1938). Rhumbler, L.: Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges insbesondere der Imagination. Roux' Arch., EntwMech. 14: 401–476 (1902). Romels, B.: Mikroskopische Technik; 15. Aufl. (Leibniz, München 1948). Rugh, R.: Experimental embryology (Burgess, Minneapolis 1952). Schaper, A.: Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. Roux' Arch. EntwMech. 14: 307–400 (1902). Schmalhausen, J.: Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. I. Über die Gesetzmäßigkeiten des embryonalen Wachstums. Roux' Arch. EntwMech. 109: 455–512 (1927). – Das Wachstumsgesetz und die Methode der Bestimmung der Wachstumskonstante. Roux' Arch. EntwMech. 113: 462–519 (1928). – Zur Wachstumstheorie. Roux' Arch. EntwMech. 116: 567–603 (1929). – Das Wachstumsgesetz als Gesetz der progressiven Differenzierung. Roux' Arch. EntwMech. 123: 153–178 (1930).

Schneider, L.: Beeinflussung des Wachstums durch im Thymus enthaltene Stoffe. I. Herstellung fraktionierter Thymusextrakte und ihre Prüfung im Kaulquappen-testversuch. Roux' Arch. EntwMech. 149: 644–683 (1956/57).

Studnicka, F.K.: Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. H. 21: 279–525 (1903).

Tuft, P. H.: The uptake and distribution of water in the embryo of *Xenopus laevis* D. J. exp. Biol. 39: 1–19 (1962).

Weber, H.: Grundriß der Insektenkunde (Gustav Fischer, Stuttgart 1954).

Wessing, A. und Claes, H.: Die Herstellung von orientierten Schnittpräparaten dotterreicher Objekte. Die Verarbeitung von Amphibieneiern. Z. wiss. Mikr. 63: 477–483 (1958).

Winkler, L.: cit. L. W. Haase: Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung (Verlag Chemie, Weinheim 1954).

Wurmbach, E.: Untersuchungen über die Rolle des Wassers beim Wachstum und der Metamorphose der Amphibienlarven. Verh. dtsch. Zool. Marburg p. 59–91 (1950). – Untersuchungen zur Dynamik des Extremitätenwachstums. V. Mitt. Organe während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung von... 281 z. Steuerung von Wachstum u. Formbildung durch Wirkstoffe. Zool. Jb. 73: 519–614 (1954).

Wurmbach, H. und Haardick, H.: Steuerung von Wachstum und Formbildung durch Wirkstoffe. II. Mitt.: Die Wirkung von Vitamin E (dl- α -Tokopherol) im Kaulquappenversuch (Reihe A. Morphogenetische Untersuchungen an Kaulquappen). Roux' Arch. EntwMech. 146: 68–95 (1952/54). – Steuerung von Wachstum und Formbildung durch Wirkstoffe. III. Mitt.: Die Wirkung von Cortiron (Desoxy-Corticosteronacetat) im Kaulquappenversuch (Reihe A. Morphogenetische Untersuchungen an Kaulquappen). Roux' Arch. EntwMech. 146: 96–114 (1952/54).