Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo.

Von

Heinrich Ernst Ziegler, Dr. ph., Prof.
und

Friedrich Ziegler
in Freiburg i. B.

Hierzu Tafel III—IV und 10 Figuren.

Die hier mitgetheilten Beobachtungen wurden an Embryonen von *Torpedo ocellata* Rud. gemacht, welche in der zoologischen Station zu Neapel conservirt worden waren und welche Herr Geheimrath Weismann im Jahre 1888 für das zoologische Institut der Universität Freiburg bezogen hat. Für die freundliche Ueberlassung derselben sagen wir Herrn Geheimrath Weismann herzlichen Dank. Herrn Dr. Keibel, Privatdocenten und Prosector dahier, sind wir auch zu freundlichem Dank verpflichtet, da wir seine zahlreichen Schnittserien von *Torpedo*-Embryonen zum Vergleiche benutzen durften.

Die Embryonen wurden von uns vor dem Schneiden in verschiedenen Ansichten und bei verschiedener Beleuchtung photographirt. Nach den photographischen Bildern und nach der Natur wurden von einigen Stadien Modelle hergestellt¹⁾. Die Oberflächenbilder Fig. 3, 4, 7, 8 und 9 sind Reproductionen von Photographien der Modelle. Die Embryonen wurden mit Picrocarmin gefärbt und in der üblichen Weise in Schnittserien zerlegt.

Es wird hier eine Uebersicht des Gastrulationsvorganges und eine Beschreibung einiger ausgewählter Embryonen gegeben, welche im Anschluss an die Stadienbenennung von Balfour mit den Buchstaben B, C, D, F, G und I—K bezeichnet werden. Bei den meisten dieser Stadien wird jeweils eine Reihe von Schnitten abgebildet und ist die Lage der Schnitte in ein Oberflächenbild oder in einen Grundriss eingezeichnet. In vieler Hinsicht hat unsere Arbeit nur zur Bestätigung der Angaben früherer

1) Diese Modelle werden in Dr. A. Ziegler's Atelier für wissenschaftliche Plastik (Friedrich Ziegler), Freiburg i. B. vervielfältigt.

Autoren (namentlich Balfour, Rückert, Swaen, Rabl) geführt; jedoch wird die Stadienunterscheidung für Torpedo sicherer festgestellt, und manche Vorgänge werden genauer beschrieben und anschaulich gemacht, insbesondere die Bildung des Dotterentoderms, die allmähliche Ausdehnung der Gastralhöhle und die Rückbildung ihrer lateralen Theile, die Entstehung des Mesoderms, die Ausbildung und die Zusammenlegung der Schwanzlappen. Von der Darstellung Rückert's weichen wir darin ab, dass wir den im Dotter liegenden Kernen („Merocyten“, Periblastkernen) vom Zeitpunkt des Beginns der Gastrulation an keinerlei morphologische Betheiligung am Aufbau des Embryo zuschreiben.

Die Gastrulation.

Entstehung der epithelialen Schichte, Bildung des gastral-
Entoderms und des Dotterentoderms.

Wir gehen aus von einer Entwicklungsstufe, welche aus dem Blastulastadium in das Gastrulastadium hinüberführt. Fig. 1 zeigt einen Medianschnitt durch eine auf dieser Stufe stehende Blastodermseiche, welche einen rundlichen, genauer gesagt ellipsenähnlichen Umriss hatte und im längeren Durchmesser 1,3 mm maass. Man sieht die Furchungshöhle, über derselben das Blastoderm, unter derselben den obersten Theil der Dotterkugel. Am Boden der Furchungshöhle bemerkt man eine Schichte sehr feinkörnigen Dotters, in welcher Kerne eingestreut sind; dieselbe ist dem Periblast der Knochenfische homolog und kann bei den Selachiern ebenso bezeichnet werden; die Kerne mögen Dotterkerne genannt werden. Das Blastoderm ist nicht durchweg von gleichmässiger Dicke; an dem vorderen Theile ist dasselbe dicker¹⁾, am hinteren Theile beträchtlich verdünnt. An dem dünneren Theile bemerkt man eine epitheliale Anordnung der Zellen, aber an dem dickeren Theile scheint eine solche sich erst jetzt ausbilden zu wollen. Eine kleine Einkerbung bezeichnet die Stelle, an welcher die Gastrulation beginnt.

1) Wir bestätigen die Ansicht von Rückert (Nr. 22), dass der dünnere Theil der Keimscheibe dieses Stadiums der hintere ist und stehen daher mit der Auffassung von Balfour in Widerspruch.

Vergleicht man ein etwas älteres Stadium (Fig. 2), so findet man am Hinterrande des Blastoderms schon eine kleine Gastrulahöhle vor. Bei der Bildung derselben hat sich die epitheliale Schichte umgeschlagen, und der eingestülpte Theil stellt die obere Wand der Höhle dar. Soweit die epitheliale Schichte sich umschlägt, bildet sie das gastrale Entoderm; der übrige Theil derselben ist das Ectoderm.

Die epitheliale Schichte ist jetzt in ziemlich gleichmässiger Weise an der ganzen Oberfläche des Blastoderms zur Ausbildung gekommen (Fig. 2). Offenbar sind also die Zellen, welche in dem früheren Stadium (Fig. 1) den dickeren Theil des Blastoderms bildeten, in dieses epitheliale Blatt eingetreten, indem die tieferen Zellen sich aufwärts nach der Peripherie bewegten und sich dem Epithel einordneten¹⁾; daher nahm die epitheliale Schicht beträchtlich an Ausdehnung zu und in Folge dessen hat das Blastoderm jetzt eine grössere Länge und Breite und ist ein Umstülpungsvorgang am Hinterrande des Blastoderms eingeleitet worden. Jedoch sind nicht alle Zellen des Blastoderms dem epithelialen Blatte eingeordnet. Zunächst ist zu beachten, dass vereinzelte Zellen an der unteren Fläche desselben liegen, die vermuthlich sich ebenfalls demselben einfügen werden. Am Vorderrande des Blastoderms sieht man das epitheliale Blatt in einen Haufen von Zellen übergehen, welcher am Boden der Furchungshöhle sich hinzieht (Fig. 2); dieselbe Erscheinung besteht nicht allein am Vorderrande, sondern an der ganzen Peripherie des Blastoderms. Diese Zellen bilden die Anlage einer Zellenschichte, welche allmählich den Boden der Furchungshöhle bedeckt und welche wir als Dotterentoderm bezeichnen. Am mächtigsten ist diese Anlage am Hinterrand des Blastoderms entwickelt, da wo die Gastrula-Einstülpung aufgetreten ist; hier sah man schon in dem vorigen Stadium einen Haufen von Zellen, welche alle viel Dotter enthielten (Fig. 1); es sind offenbar Furchungszellen, welche bei der Bildung der epithelialen Schichte unbetheiligt liegen blieben. Wie es scheint, wird die erste Anlage des Dotterentoderms an

1) In diesem Sinne schrieb Rückert (Nr. 20 S. 27): „Die oberste Lage des Blastoderms besteht aus einer einfachen Reihe cubischer oder cylindrischer Zellen, zwischen die sich von unten neue, noch nicht differenzirte Rundzellen eindrängen.“ Man vergleiche ebenda seine Figuren 4 und 5.

Fig. 1.

Medianer Längsschnitt eines Blastoderms von *Torpedo ocellata* Rnd. beim Uebergang vom Blastula-Stadium zum Gastrula-Stadium. Fh Furchungshöhle. G die Stelle, an welcher die Gastrulation beginnt. * Vorderrand des Blastoderms. Pb Periblast mit Dotterkernen (dk). Do Dotter.

Fig. 2.

Medianer Längsschnitt eines Blastoderms von *Torpedo ocellata* Rnd. in dem Stadium der Gastrulation. G Gastrulenhöhle. Fh Furchungshöhle. * Vorderrand des Blastoderms. Pb Periblast mit Dotterkernen (dk). Do Dotter. (Nach einem Präparat von Keibel.)

der ganzen Peripherie der Keimscheibe von solchen Zellen gebildet, welche schon zur Zeit der Bildung der Furchungshöhle vorhanden sind, aber nicht in die epitheliale Schichte zu liegen kommen, sondern am Boden der Höhle zurückbleiben¹⁾. Da

1) Nach Rückert stammt das Dotterentoderm („Dotterentoblast“) nur zum kleineren Theile aus solchen Zellen, welche schon zur Zeit des Auftretens der Furchungshöhle abgefurcht waren und wird grösstentheils von den „Merocyten“, also von den Kernen des Periblastes aus gebildet. Nach den Angaben von Rückert findet auch noch in solchen Stadien, wie sie Fig. 3 zeigt, eine Abfurchung von Zellen statt, indem (in gleicher Weise, wie während der Furchung) bei Theilungen von Kernen des Periblastes rings um den oberen der beiden Kerne ein dotterhaltiger Protoplasmakörper sich abgrenzt und die neuentstandene Zelle aus dem Periblast heraustritt. Rückert schreibt in der neuesten seiner diesbezüglichen Schriften (Nr. 22): „Da, wo die epitheliale Zellschicht (am Rande des Blastoderms und am

diese Zellen hauptsächlich am Rande der Höhle liegen, da wo die epitheliale Schichte an den Dotter anstösst, geht die Bildung des Dotterentoderms hauptsächlich vom Rande aus und steht das Dotterentoderm am Rande mit der epithelialen Schichte im Zusammenhang. Soweit die Gastrulahöhle gebildet ist und die epitheliale Schichte zur Bildung des gastralen Entoderms sich umgestülpt hat, ist natürlich dieser Zusammenhang an der inneren Grenze des gastralen Entoderms zu suchen; soweit am Rande der Blastodermis die Gastrulahöhle nicht in Betracht kommt, befindet sich derselbe Zusammenhang an der Stelle, wo das Ectoderm am Rande an den Dotter sich ansetzt.

Das Dotterentoderm schiebt sich von allen Seiten her, insbesondere aber von der hinteren Seite her immer mehr in die Keimhöhle hinein, bis es schliesslich den ganzen Boden der Keimhöhle bedeckt. Zu der Zeit, wenn dies erfolgt ist, sind in den meisten Zellen desselben die Dotterkörnchen verschwunden und die Schichte hat ein mesenchymähnliches Aussehen, da die Zellen durch Ausläufer zusammenhängen¹⁾.

Rande der Gastrulahöhle) mit dem Dotter zusammenhängt, bleiben die Merocyten stets in grösserer Zahl erhalten und liefern, indem sie an Zahl und Umfang zunehmen, ununterbrochen dem Embryonalrand weiteres Zellenmaterial.“ Wir können diese Behauptungen nicht bestätigen, und da Rückert von dem Vorgang nur eine einzige Abbildung publicirt hat (in seiner ersten bezüglichen Publication Nr. 20, S. 20), deren Deutung zu manchen Zweifeln Veranlassung giebt, muss man die in Aussicht gestellte ausführlichere Publication abwarten, ehe man ein sicheres Urtheil über seine Ansicht gewinnen kann.

1) Man sehe die Figuren auf Tafel III. In dem Stadium der Fig. 2 beobachtet man hinsichtlich des Dottergehaltes der Zellen Folgendes. In den Zellen der epithelialen Schichte sind die Dotterkörnchen grösstentheils schon verschwunden. Von den unter der epithelialen Schichte gelegenen Zellen sind die meisten noch mehr oder weniger stark mit Dotterkörnchen beladen. Dabei befinden sich einige ganz ausserordentlich grosse und sehr viel Dotter enthaltende Zellen, welche man (nach Rückert) als Megasphären bezeichnet; sie sind schon in früheren Stadien zu sehen und in viel älteren Stadien noch erhalten. Während den meisten Zellen bei der Furchung nur eine mässige Menge von Dotter beigegeben wird, umfassen einzelne Zellen einen grossen Klumpen von Dottersubstanz und bilden so die Megasphären. Wenn der in den Megasphären enthaltene Kern sich theilt, so folgt häufig die Zelltheilung nicht nach, und so kommt es, dass man Megasphären mit zwei oder mehr Kernen antrifft (Fig. 14 auf

Bei den Amphibien muss das Homologon des Dotterentoderms der Selachier in denjenigen Dotterzellen gesucht werden, welche den Boden der Furchungshöhle bilden. Wenn auch im Allgemeinen die ungefurchte Dottermasse der Selachier der Masse der grossen und viel Dotter enthaltenden Zellen der Amphibien entspricht, so fallen doch die Grenzen nicht genau zusammen und man braucht kein Bedenken zu haben, das Dotterentoderm der Selachier den obersten Dotterzellen der Amphibien homolog zu setzen. Es ist aus dieser Homologie auch begreiflich, dass die Furchungszellen, aus welchen das Dotterentoderm entsteht, vorzugsweise am Rande der Furchungshöhle liegen; denn bei den Amphibien findet man im Blastulastadium die kleineren Dotterzellen ringsum an der Grenze des animalen (kleinzelligen) und des vegetativen (grosszelligen) Theils; dieser Uebergangszone entspricht der Rand der Blastodermscheibe; den grösseren Dotterzellen entspricht die Dotterkugel mit den Kernen des Periblastes, den kleineren Dotterzellen entsprechen die Furchungszellen, aus denen das Dotterentoderm entsteht.

In den folgenden Stadien erfährt das Dotterentoderm von der epithelialen Schichte her einen Zuwachs. Es kam dies aus der Form und dem Habitus der Zellen und aus der Lage der nicht eben seltenen Kerntheilungsfiguren mit Sicherheit geschlossen werden. In Fig. 13 ist ein Theil des Keimscheibenrandes abgebildet, an welchem eine Kerntheilungsfigur zu sehen ist, deren Axe in der Richtung vom Ectoderm zum Dotterentoderm liegt. Sowohl da wo das Ectoderm an den Dotter sich ansetzt, als auch da, wo das gastrale Entoderm den Dotter berührt, kommen an der epithelialen Schichte solche Zelltheilungen vor, bei welchen die eine der Theilzellen dem Dotterentoderm zugehört¹⁾.

Tafel III). Es ist zur Zeit noch unentschieden, ob die Megaspähren durch Theilung in eine Anzahl gewöhnlicher Zellen zerfallen, oder ob sie unter Schwund der Kerne zu Grunde gehen und resorbirt werden.

1) Es ist sehr wahrscheinlich, dass das Dotterentoderm schon im Stadium der Figur 2 am Vorderende der Gastralhöhle auf diese Weise einen Zuwachs vom gastralen Entoderm her empfängt. Es liegt die Vermuthung nahe, dass der innige Zusammenhang des gastralen Entoderms und des Dotterentoderms für die mechanische Erklärung des Umstülpungsvorganges von Bedeutung ist, da dadurch das vordere Ende des ersteren gewissermaassen festgehalten wird und in Folge

Daher bleibt der innige Zusammenhang des Dotterentoderms mit der epithelialen Schichte (dem Ectoderm und dem gastral Entoderm) auch in den folgenden Stadien bestehen.

Während der Bildung des Dotterentoderms wird die Furchungshöhle niedriger, doch behält sie an einer Stelle, welche nahe an dem vorderen Rand der Keimscheibe liegt, eine relativ beträchtliche Höhe und wölbt hier das Ectoderm blasenartig auf; diesen Rest der Furchungshöhle, welcher sehr lange fortbesteht, werden wir weiterhin als Blastocoelblase bezeichnen. Man trifft in demselben einige grosse und viel Dotter enthaltende Zellen. Die Blastocoelblase wurde schon von Al. Schultz (No. 26) beschrieben.

Die Gastrulahöhle, welche am Hinterrande des Blastoderms entstanden ist, wird oben und vorn von dem eingestülpten Theile der epithelialen Schichte begrenzt. Im Gegensatz zu dem Dotterentoderm bezeichnet man (wie schon oben gesagt wurde) den epithelialen Theil des Entoderms, welcher die Wand der Gastralhöhle bildet, als das gastrale Entoderm. Die Gastrulation findet nicht allein in der Mitte des Hinterrandes der Blastodermscheibe, sondern an dem ganzen Hinterrande statt. In der Mitte geht die Gastrulation am raschesten vor sich und die Gastrulahöhle schiebt sich in der Richtung der Medianebene des entstehenden Embryonalleibes am weitesten nach vorn vor (axialer Theil der Gastralhöhle); da aber der Gastrulationsvorgang an dem ganzen Hinterrande stattfindet, setzt sich die Gastrulahöhle unter dem Hinterrande bis zum seitlichen Rande hin fort; der Vorgang schreitet allmählich auch am seitlichen Rande in der Art weiter, dass der seitliche Rand durch eine Rinne unterhöhlt wird (peripherer Theil der Gastralhöhle). Indem der axiale Theil der Gastrulahöhle sich erweitert, erscheint am Oberflächenbild der Keimscheibe eine entsprechende Erhebung, welche als Embryonalschild (Embryo-swelling von Balfour) bezeichnet wird. Die lateralen Theile der Gastralhöhle unterhöhlen den Hinterrand und auch den Seitenrand der Keimscheibe und betheiligen sich so an der Bildung des Randwulstes, welcher zuerst am Hinterrande auftritt und sich dann immer weiter auf die Seitenränder fort-

dessen die Umstülpung immer grösser werden muss, wenn die Blastodermscheibe sich ausdehnt.

setzt. An Fig. 10 auf Tafel III sieht man im Grundriss die Ausdehnung der Gastrulahöhle, welche durch gelbe Farbe gekennzeichnet ist; das Oberflächenbild desselben Stadiums ist in Fig. 3 dargestellt. Es gehört dem Stadium B an, zu dessen genauerer Beschreibung wir jetzt übergehen.

Stadium B.

Embryonalschild; erste Entstehung des Mesoderms.

Zu demjenigen Stadium, welches man nach Balfour mit dem Buchstaben B bezeichnet, gehört die nebenstehende Abbildung Fig. 3 und auf Tafel III die Figuren 10, 11, 12 I—IX, 15 und 16.

Auf dem Oberflächenbilde bemerkt man Folgendes. Am hinteren Rand der Blastoderm-scheibe befindet sich eine Erhebung, welche den Embryonalschild, die erste Anlage des Embryo-Leibes darstellt; seine Länge beträgt 0,8 mm. Nach den Seiten hin schliesst sich an denselben der Randwulst an, welcher deutlich bis über die Mitte der Länge der Keimscheibe verfolgt werden kann und dann allmählich sich verflacht. Der hintere Rand der Keimscheibe ist ein wenig eingebuchtet und es zeigt sich so die erste Andeutung der medianen Einkerbung, welche von Rabl als Randkerbe, von His als Incisur bezeichnet wird. Auf dem Embryonalschild bemerkt man eine vom Hinterrand der Keimscheibe beginnende und allmählich auslaufende flache Einsenkung, welche der erste Anfang der Medullarrinne ist (Rückenrinne nach Rabl). Man sieht, dass die Medullarrinne schon bei ihrer ersten Anlage sich am Hinterrande der Blastoderm-scheibe deltaartig verbreitert, in derselben Weise, wie man es in den nächsten Stadien beobachtet. Nahe dem vorderen Ende der Blastoderm-scheibe befindet sich eine flache, blasenförmige Erhebung; es ist die obengenannte Blastocoelblase.

Fig. 3.

Embryo im Stadium B.
(Vergrößerung 18.)

Die Organisation dieses Stadiums wird durch die Querschnittsbilder Fig. 12 I—IX und durch die Längsschnitte Fig. 15

und 16 erläutert. Das Ectoderm ist in der vorderen Hälfte der Keimscheibe eine dünne einschichtige Lamelle, stellt aber im Bereich des Embryonalschildes ein mehrschichtiges Cylinderepithel dar. Der Zwischenraum zwischen dem Ectoderm und dem Dotter-Entoderm ist im Allgemeinen niedrig; aber er zeigt sich beträchtlich erweitert auf dem Schnitte Fig. 12 I, welcher die Blastocoelblase getroffen hat; man sieht in der letzteren einige grosse, mit Dotter gefüllte Zellen.

Das Dotterentoderm hat einen mesenchym-ähnlichen Habitus, da die Zellen nicht epithelial geordnet sind und in verschiedenen Richtungen durch Ausläufer zusammenhängen. In dem Dotterentoderm werden vereinzelte Megasphären getroffen (Fig. 12 II). An den Grenzen der Gastralhöhle geht das Dotterentoderm in das gastrale Entoderm über, welches einen epithelialen Charakter hat; man sieht den Uebergang auf den Längsschnitten (Fig. 15 u. 16) am vorderen Ende der Gastralhöhle, auf den Querschnitten (Fig. 12 IV—VI) sowohl am seitlichen Rande des axialen Theiles der Gastralhöhle, wie auch am inneren Rande des peripheren Theiles der Gastralhöhle. Soweit das Entoderm mit dem Dotter in Verbindung steht, d. h. soweit das Dotterentoderm geht, findet man unter demselben im Dotter die grossen Dotterkerne. Dieselben sind morphologisch dem Entoderm zuzurechnen; sie entsprechen den Periblastkernen der Teleostier und sind wie diese durch auffallende Grösse und das Vorkommen amitotischer Theilungen ausgezeichnet. Sie dienen der Assimilation des Dotters (vergl. No. 32, S. 379 Anm. und No. 35, S. 373); in ihrer Umgebung sieht man keine Dotterblättchen, sondern nur ganz feine Dotterkörnchen; einzelne Kerne, welche tiefer als die anderen in den Dotter eingedrungen sind, werden von einem inselartigen Bezirk feinkörnigen Dotters umgeben (s. Tafel III, Fig. 15).

Am Rande der Keimscheibe geht das Ectoderm in das Entoderm über; im vorderen Theile der Keimscheibe setzt sich dasselbe in das Dotterentoderm fort (Fig. 12 I und II), am übrigen Theil der Keimscheibe, soweit die Gastralhöhle am Rande sich ausdehnt, schlägt sich das Ectoderm in das gastrale Entoderm um (Fig. 12 III—IX).

Die Ausdehnung der Gastralhöhle kann aus den Querschnitten Fig. 12 I—IX und aus dem Grundriss Fig. 10 ersehen werden. Am Hinterrande der Keimscheibe hat die Gastralhöhle

eine grosse Breite, und steht daher der hintere Theil der Keimscheibe mit dem Dotter gar nicht in Berührung (Fig. 12 VII—IX). An dem Schnitt Fig. 12 VI ist der Anschluss an den Dotter eingetreten und man unterscheidet den mittleren axialen Theil der Gastralhöhle und die beiden peripheren Theile; der erstere verschmälert sich nach vorn hin und verschwindet am Vorderende des Embryonalschildes zwischen dem Schnitt Fig. 12 IV und dem Schnitt Fig. 12 III. Der periphere Theil der Gastralhöhle, welcher den Rand der Keimscheibe unterhöhlt, nimmt nach vorn hin rasch an Breite ab (Fig. VI u. V), aber die schmale Fortsetzung desselben lässt sich bis etwa zur Mitte des Keimscheibenrandes verfolgen; auf den Schnitten Fig. 12 III u. IV zeigt sich dieselbe als eine unter dem Rand der Keimscheibe befindliche nischenartige Einbuchtung.

Wie das Entoderm des axialen Theiles der Gastralhöhle nach den Seiten hin in das Dotterentoderm übergeht, so setzt sich das Entoderm des peripheren Theiles nach innen hin in das Dotterentoderm fort; auf den Schnitten Fig. 12 III—V ist dies sofort zu sehen, während bei den Schnitten Fig. 12 VI—VIII das Auftreten des peripheren Mesoderms das Bild complicirter macht.

Die Entstehung des Mesoderms ist von besonderem Interesse. Dieselbe ist eine bilaterale und geht vom gastraln Entoderm aus; das Mesoderm wuchert aus dem Entoderm hervor und schiebt sich zwischen die beiden primären Keimblätter ein. Der Vorgang beginnt jederseits längs einer Linie, welche im Randwulst verläuft und dem Hinterrande der Keimscheibe annähernd parallel geht. Die Lage dieser Linie, welche man Mesodermbildungslineie nennen mag, ist aus dem Grundriss Fig. 10 zu ersehen. Der äussere Theil der Linie liegt in dem peripheren Theil der Gastralhöhle; das innere medianwärts gelegene Ende macht eine Wendung nach vorn hin und setzt sich annähernd parallel der Medianebene in den Embryonalschild hinein fort. In Folge der eigenthümlichen Biegung kann die Linie von den Querschnitten zweimal getroffen werden, erstens in der Nähe des Keimscheibenrandes und zweitens in der Nähe der Medianebene; auf den Schnitten Fig. 12 VI, VII, VIII ist die äussere Mesodermbildungsstelle mit **, die innere mit * bezeichnet. Dasjenige Mesoderm, welches am Rande der Keimscheibe seinen Ursprung hat, wird von Rückert als peripheres, von Rabl als peristomiales, das-

jenige, welches im Innern des Embryonalschildes entsteht, wird von Rückert als axiales, von Rabl als gastrales Mesoderm bezeichnet. Die Abbildung bei Balfour, No. 1, Taf. IV, Fig. 8a, die Bilder von Rabl, No. 18, Taf. VII, Fig. 1, 2, 3, und von Kollmann, No. 10b, Taf. V, Fig. 18 u. 19, sind sehr wohl geeignet, die beiden Verbindungsstellen des Mesoderms zu zeigen. Von mehreren Autoren wird hervorgehoben, dass sich im Entoderm an den Stellen der Mesodermbildung, also an der ganzen Mesodermbildungslineie häufig Mitosen vorfinden, in welchen die Ursache der Proliferation des Mesoderms zu suchen ist.

Die Fig. 12 VI—IX stellen die Vorgänge in einer Reihe von Schnitten dar. Wie Fig. 12 IX zeigt, findet man am Hinterrande des Blastoderms nur zwei aus mehrschichtigem Cylinder-epithel bestehende Keimblätter, das Ectoderm und das Entoderm¹⁾. Fig. 12 VIII trifft schon das Mesoderm und sieht man bei * die axiale, bei ** die periphere Bildungsstelle des Mesoderms. Den medianen Theil des Entoderms, welcher zwischen den axialen Ursprungsstellen liegt, kann man mit Rücksicht auf seine weitere Verwendung als Chorda-Entoderm bezeichnen. Auf dem Schnitt Fig. 12 VII hängt das periphere Mesoderm nicht mehr mit dem axialen zusammen. Das periphere Mesoderm setzt sich noch durch mehrere Schnitte hindurch fort und nimmt dabei an Breite ab (Fig. 12 VI); die Bildung desselben reicht aber in diesem Stadium noch nicht so weit nach vorn als die Fortsetzung des seitlichen Theiles der Gastralhöhle, welche an den Schnitten als eine Nische unter dem Keimscheiberrande sich zeigt (Fig. 12 III—V); in den nächsten Stadien schreitet die Bildung des peripheren Mesoblastes rings um das ganze Blastoderm herum fort. An der Stelle, wo das periphere Mesoderm aus dem Entoderm herauswächst, sieht man auf den Schnitten eine kleine Einkerbung, welche der Querschnitt einer Rinne ist (Fig. 12 VI—VIII); diese in der Mesodermbildungslineie liegende Rinne kann man die Mesodermbildungsrinne nennen²⁾; es wird sich zeigen,

1) Auf dem Schnitt Fig. 12 IX erscheint das Entoderm auffallend verdickt; dies erklärt sich daraus, dass dasselbe schief getroffen wurde, weil der äusserste Hinterrand der Keimscheibe abwärts umgebogen ist.

2) Wir ziehen diesen indifferenten Ausdruck der von Rückert gebrauchten Bezeichnung „Coelombucht“ vor, obgleich wir gegen die letztere theoretisch nichts einwenden wollen (vgl. S. 76).

dass sie in den nächsten Stadien an dem hinteren Theil der Mesodermbildungslineie noch deutlicher zur Ausbildung kommt.

Die Weiterbildung des axialen Mesoderms sieht man auf den Schnitten Fig. 12 VII u. VI, da auf dem ersteren die Mesodermzellen neben dem Chorda-Entoderm aus dem Verbande des Entoderms herausrücken und auf dem letzteren das Entoderm an der betreffenden Stelle bereits verdickt ist (vergl. Balfour No. 1 Taf. IV Fig. 8 b bei m). Es schreitet jetzt während der nächsten Stadien die Bildung des axialen Mesoderms bis zum Vorderende des axialen Entoderms fort, indem nach und nach immer weiter vorn jederseits vom Chordaentoderm zuerst die Verdickung auftritt und dann die Zellen sich lockern und so das Mesoderm herauszuwuchern beginnt.

Schliesslich sind noch die beiden Längsschnitte Fig. 15 u. 16 zu beachten. Der eine ist ein Medianschnitt, er trifft also im Entoderm durchweg das Chordaentoderm. Der andere geht an der seitlichen Grenze des Embryonalschildes; es wird daher das Ectoderm schief getroffen und erscheint sehr dick. Am Entoderm sieht man die Mesodermbildungsrinne (bei *) und das nach vorn sich weiterschiebende Mesoderm. Die Schnitte, welche lateralwärts von diesem Schnitt folgen, zeigen ein ähnliches Bild, wie man es an den Schnitten Fig. 12 VII u. VI am Rande beobachtet, auf denjenigen Schnitten aber, welche medianwärts folgen, zeigt sich (durch mehrere Schnitte) die Anlage des Mesoderms als eine Verdickung des Entoderms, und diese liegt successive auf jedem Schnitte etwas weiter vorn, was ja in Anbetracht der Biegung des innern (axialen) Theiles der Mesodermbildungslineie wohl zu begreifen ist¹⁾.

Stadium C.

Anlage der Medullarplatte und der Schwanzlappen; Entstehung der Chorda, Ausbildung des Mesoderms.

Ein etwas älteres Stadium zeigen die Bilder Fig. 4, 5 u. 6. Dasselbe kann nach der Balfour'schen Benennung als Stadium C bezeichnet werden. An dem Oberflächenbilde Fig. 4 sieht man,

1) Der von Rückert (Nr. 21, S. 100) abgebildete Längsschnitt hat den axialen Theil der Mesodermbildungsrinne im Längsschnitt getroffen; daher ist der zwischen dem Blastodernrand und dem Mesoderm gelegene Raum, welchen Rückert als Coelomdivertikel bezeichnet, so auffallend gross.

dass auf der Fläche der Blastodermscheibe die Anlage des Leibes des Embryo hervortritt, welche aus dem Embryonalschild des vorigen Stadiums entstanden ist; die Länge derselben beträgt etwa 1 mm. Die Oberseite der Anlage des Embryoleibes wird von der Medullarplatte eingenommen; auf dieser bemerkt man in der Mittellinie die Medullarrinne, welche beinahe bis zum Vorderende sich erstreckt. Die Medullarrinne ist an ihrem Hinter-

Fig. 4.
Embryo im Stadium C.
(Vergrößerung 18.)

ende deltaartig verbreitert. Der Hinterrand des Blastoderms zeigt median eine tiefe Einkerbung (Randkerbe von Rabl, Incisur von His); und die beiden Theile des Hinterrandes stehen nach hinten vor und bilden die Schwanzlappen (Tail-swellings von Balfour, Randbungen von His), welche beim Uebergang zum nächsten Stadium sich noch schärfer absetzen werden. An der Contour der Schwanzlappen beachte man die Stelle stärkster Krüm-

mung, da dieselbe die erste Andeutung des Schwanzendes des Embryoleibes ist. Der Randwulst umsäumt das ganze Blastoderm; gegen den Hinterrand nimmt er successive an Breite zu, biegt dann in den Schwanzlappen nach vorn hin um und setzt sich zu den Seiten der Randkerbe und des Deltas der Medullarrinne in die Anlage des Embryoleibes fort.

Betrachtet man die Querschnitte Fig. 6 und den zugehörigen Grundriss Fig. 5, so sieht man Folgendes. Die Darmhöhle (d. h. der axiale Theil der Gastralhöhle) reicht nahezu bis zum Vorderende der Anlage des Embryoleibes. Da das Vorderende des Embryo frei über die Blastodermscheibe weiterzuwachsen beginnt, so dass im nächsten Stadium der Kopftheil des Embryo an seiner Unterfläche nicht mehr mit der Blastodermscheibe zusammenhängt, so erscheint die Anlage des Darmcanales an ihrem vordersten Theile schon von dem Dotterentoderm abgeschnürt und stellt ein geschlossenes Rohr dar. Auf dem Schnitt Fig. 6 I, dessen Lage aus dem Grundriss Fig. 5 ersehen werden kann, ist der Darmkanal geschlossen und auch das Ectoderm durchgeschnürt; aber auf den nach hinten folgenden Schnitten treten

schon auf dem dritten das Ectoderm und auf dem fünften das Entoderm mit den entsprechenden Blättern der Blastodermis in Verbindung. Auf dem Schnitt Fig. 6 II, welcher die vordere Rumpfgegend trifft, geht das gastrale Entoderm am Seitenrand der Gastralhöhle in das Dotterentoderm über und ist die Gastralhöhle auch unten von einer Entodermis begrenzt, wie man es in einem jüngeren Stadium auf Tafel III in Fig. 12 IV und in einem älteren Stadium auf Tafel IV in Fig. 19 IV sieht. Auf dem Schnitt Fig. 6 III, welcher etwas weiter hinten liegt, ist die Gastralhöhle unten vom Dotter begrenzt. Am Hinterende verhält sich die Gastralhöhle noch nahezu ebenso wie im vorigen Stadium; an dem Grundriss Fig. 5 ist die Grenze derselben durch eine punktierte Linie angegeben; die Gastralhöhle breitet sich unter dem Hinterrande der Keimscheibe in der Weise aus, dass der ganze hintere Theil der letzteren mit dem Dotter nicht in Verbindung steht (Fig. 6 V u. VI). Der periphere Theil der Gastralhöhle setzt sich ebenso wie in dem früheren Stadium am Seitenrand der Keimscheibe nach vorn hin fort (Fig. 6 IV—I).

In dem vorliegenden Stadium ist die Bildung der Chorda im grössten Theile der Anlage des Embryoleibes schon erfolgt (Fig. 6 III, II). Es ist bekanntlich der mediane Theil des Entoderms, das Chorda-Entoderm, welches derselben den Ursprung giebt. Da die Bildung der Chorda nach vorn und nach hinten hin fortschreitet, kann man am Vorderende und am Hinterende des Embryo die Entwicklungsstadien beobachten. In Fig. 6 IV ist das Chorda-entoderm von dem seitlich anstossenden Entoderm gesondert; in Fig. 6 III ist die Chordaanlage schon aus dem Entoderm herausgerückt; in Fig. 6 I ist die Chordabildung erst durch eine schwache Biegung des Chorda-Entoderms angedeutet. Der Grundzug der bei der Chordabildung stattfindenden Zellenbewegung ist wie bei *Amphioxus* die Bildung einer medianen aufwärtsgehenden Falte. Die Einzelheiten der Chordabildung in diesem Stadium sind von Swaen Nr. 29 beschrieben worden.

Das Mesoderm ist im Vergleich zu dem vorigen Stadium beträchtlich weiter entwickelt. Die Ausdehnung des Mesoderms ist in dem Grundriss Fig. 5 durch dunklen Ton angegeben. Die Bildung des axialen Mesoderms ist bis zum Vorderende der Darmanlage vorgeschritten; wie schon bei dem vorigen Stadium gesagt wurde, geschah dies in der Weise, dass das Entoderm

Fig. 5.

Grundriss zu dem Embryo, dessen Oberflächenbild in Fig. 4 und dessen Querschnitte in Fig. 6 abgebildet sind. Die Lage der Schnitte ist eingezeichnet. Kn Blastocoelblase (Anlage des Blastocoelknopfes). Die Ausdehnung des Mesoderms ist durch dunklen Ton angegeben; man erkennt das axiale Mesoderm (welches an seinem Vorderende und in der Nähe des Randes der Blastodermscheibe mit dem gastraln Entoderm in Verbindung steht) und das periphere Mesoderm (pM), welches sich am Rande der Blastodermscheibe hinzieht. Die dunkle Linie am Hinterrande des Mesoderms bedeutet die Mesodermbildungsrinne (bei * und **). Die dunkle punktierte Linie bedeutet die vordere Grenze der Gastralhöhle.

jederseits vom Chorda-Entoderm sich verdickte und dass dann die Zellen sich lockerten und das Mesoderm aus dem Entoderm hervowucherte; das axiale Mesoderm hat aber nur am Vorderende und am Hinterende den Zusammenhang mit dem Entoderm bewahrt und sich dazwischen vollständig von demselben abgelöst.

Die vordere Verbindung liegt vor dem Schnitt Fig. 6 I; an diesem Schnitt sieht man das Mesoderm neben dem Chorda-Entoderm nahe an das Entoderm herantreten und auf den Schnitten, welche weiter nach vorn hin bis zum Vorderende des Darmrohres folgen, steht das Mesoderm an eben dieser Stelle immer deutlicher mit dem Entoderm in Verbindung; das Herauswuchern des Mesoderms ist unverkennbar und man erhält solche Bilder, wie sie Swaen Nr. 29, Taf. XV, Fig. 12 u. 13 abgebildet hat.

Von diesem vordersten Theil des Darmrohres bis nahe an den Hinterrand der Blastodermscheibe steht das axiale Mesoderm mit dem Entoderm nicht mehr in Verbindung. Betrachtet man aber den Schnitt Fig. 6 V, welcher eine ganz kurze Strecke vor der Randkerbe (Incisur) gelegen ist, so sieht man, dass das

Fig. 6.

Querschnitte durch einen Embryo vom Stadium C. Die Lage der Schnitte ist in Fig. 5 eingetragen. pM peripheres Mesoderm. Ec Ectoderm. dk Dotterkern. DEn Dotterentoblast.

Mesoderm mit dem Entoderm zusammenhängt und dass neben dem medianen Theil des Entoderms¹⁾ eine tiefe Einkerbung (bei *)

1) Derselbe erscheint auf dem Schnitt sehr verdickt; obgleich das Chordaentoderm nach hinten beträchtlich an Breite und Dicke zunimmt, zeigt sich die Verdickung hier doch zu gross, weil das Entoderm etwas schief getroffen wird; dies hängt damit zusammen,

in das Mesoderm hinein einschneidet, so dass dasselbe theils mit dem medianen Entoderm, theils mit dem lateralen Entoderm in Verbindung steht. Man erhält hier ein Bild, welches recht gut im Sinne der Coelomtheorie sich deuten lässt.

Auf dem Grundriss Fig. 5 ist der Verlauf der Mesodermbildungslineie durch einen dunklen Strich markirt, soweit die Verbindung des Mesoderms und des Entoderms noch besteht; man sieht, dass diese Linie in derselben Weise wie in dem früheren Stadium dem Blastodermrand annähernd parallel geht und dass sie neben der Randkerbe sich einwärts wendet (bei *). An diesem einwärts umgebogenen Ende hat der oben erwähnte Schnitt (Fig. 6 V) die Mesodermbildungslineie getroffen, und wir sehen daraus, dass an dieser Stelle durch längere Zeit hindurch der Process der Mesodermbildung fortgeht (während weiter vorn das axiale Mesoderm schon vom Entoderm abgelöst ist). Ebenso verhält sich der ganze periphere Theil der Mesodermbildungslineie; parallel dem ganzen Hinterrande und an dem ganzen Seitenrande ist die Mesodermbildung noch im Fortschritt begriffen. In dem peripheren Theil der Gastralhöhle zeigt sich entsprechend dem Verlauf der Mesodermbildungslineie eine Rinne, dieselbe Rinne, welche wir schon bei dem früheren Stadium bemerkt und Mesodermbildungsrinne genannt haben; sie zeigt sich auf den Querschnitten Fig. 6 I—VI als eine Einkerbung bei **; es ist klar, dass die Einkerbung, welche an dem axialen (einwärts umgebogenen) Theil der Mesodermbildungslineie (Fig. 6 V bei *) bemerkt wurde, die Fortsetzung dieser Rinne ist, und demnach auch Mesodermbildungsrinne genannt werden darf, obgleich die Rinne auf den Schnitten, welche den hintersten Theil des Mesoderms treffen (Fig. 6 VI), nicht scharf markirt, sondern ziemlich abgeflacht ist.

Die Bildung des peripheren Mesoderms erstreckt sich in diesem Stadium an den Seitenrändern viel weiter nach vorn als in dem früheren und sie steht im Begriff auf den Vorderrand der Blastodermscheibe sich auszudehnen. Soweit am Seitenrande die periphere Fortsetzung der Gastralhöhle nach vorn reicht, entsteht das Mesoderm in der oben schon besprochenen Weise

dass der äusserste Hinterrand der Blastodermscheibe gerade an der Randkerbe stark nach unten umgebogen ist.

von dem gastralen Entoderm. Weiter vorn wächst dasselbe aus dem Dotter-Entoderm hervor unmittelbar an der Stelle, wo das Ectoderm in das letztere übergeht (Fig. 6). Nach der Auffassung von Rückert wird das Mesoderm am vorderen Theil des Seitenrandes in der Weise gebildet, dass sich „am Rande die oberflächliche Schichte des Entoblast von ihrer Unterlage ablöst und ein mittleres Blatt darstellt“. In der That hat es stellenweise den Anschein, als ob das Mesoderm eher durch Abtrennung (Delamination) aus dem Dotterentoderm, denn durch Einwucherung (Proliferation) entstehe; aber wir fassen den Vorgang trotzdem als eine Einwucherung auf, erstens weil nach Analogie der Mesodermbildung am übrigen Seitenrande dieser Vorgang als der wesentliche erscheint, und zweitens weil schon bei der Bildung des Dotterentoderms am Rande eine Einwucherung sich betheiligte (vergl. S. 61), also der in Betracht kommende äusserste Theil des Dotterentoderms selbst durch Einwucherung vom Rande her gebildet wurde. Es scheint dieselbe vom Rande ausgehende Einwucherung zu sein, welche erst den peripheren Theil des Dotterentoderms und dann das Mesoderm erzeugt.

Die hier bei der Beschreibung des Stadiums B und C gegebene Darstellung der Entstehung des Mesoderms bestätigt im Wesentlichen die Angaben von Rabl und Rückert. Rabl hat seine Beobachtungen an Embryonen von *Pristiurus melanostomus* Bonap. gemacht¹⁾ und mag hier aus seiner Darstellung Folgendes erwähnt werden. Derjenige Theil des Mesoderms, welcher neben dem Chordaentoderm den Ursprung nimmt, wird als gastrales Mesoderm, derjenige, welcher vom Entoderm des Umschlagsrandes entspringt, als peristomiales Mesoderm bezeichnet. Beide Theile gehen am Hinterende der Embryonalanlage kontinuierlich in einander über. Wenn das gastrale Mesoderm seine Verbindung mit dem Entoderm bereits gelöst hat, behält das peristomiale Mesoderm die Verbindung mit dem Entoderm noch länger bei. Bei Embryonen des Stadiums B zeigt sich auf Quer-

1) Auf ebensolche Embryonen beziehen sich die Angaben von C. K. Hoffmann (Nr. 8), nach welchen das gastrale Mesoderm wie bei *Amphioxus* durch Ausstülpung des Entoderms entsteht. Hoffmann's Darstellung ist eine sehr schematische.

schnitten die Bildung des gastralen und des peristomalen Mesoderms in folgender Weise. Zwischen Chordaentoderm und Darm-entoderm bemerkt man eine kleine grubige Vertiefung, und man kann sich leicht überzeugen, dass hier insofern eine Continuitätstrennung des Entoderms besteht, als Chordaentoderm und Darm-entoderm nicht unmittelbar in einander übergehen, sondern beide sich in's Mesoderm fortsetzen. Im Grunde der Grube oder in geringer Entfernung davon bemerkt man häufig Theilungsfiguren, deren Achsen so stehen, dass sie ungefähr gegen die Grube hinielen. Aehnliche Verhältnisse finden sich in der Nähe des Blastodermrandes; auch hier sieht man eine kleine grubige Vertiefung, und die Wände der Grube setzen sich einerseits in's Mesoderm, andererseits in's Ectoderm des Umschlagrandes, sowie in den lateralen Rand des Entoderms fort. Auch hier sieht man im Grunde der Grube oder nicht weit davon entfernt häufig Kerntheilungsfiguren, mit der Achse gegen die Grube gerichtet.

Kollmann hat neuerdings (No. 10b) für *Pristiurus* die Darstellung von Rabl bestätigt und die Bildung des Mesoderms an zwei guten Querschnittsbildern erläutert.

Die Angaben von Rückert beziehen sich auf *Torpedo*. Aus seiner ziemlich ausführlichen, aber nur von einer einzigen Abbildung begleiteten Darstellung wollen wir nur Folgendes hervorheben. Der bei der Bildung des Mesoderms im Entoderm entstehende „Defect“ (welcher oben Mesodermbildungsrinne genannt wurde) wird von Rückert als Coelom bezeichnet. „Da das Coelom in Form eines Halbringes jederseits dem hinteren Blastodermrand nach vorn folgt, erscheint es auf den Querschnitten in jeder Seitenhälfte zweimal getroffen, einmal zur Seite der Chorda als axiale, zweitens am Rande als periphere Mesoblastquelle. Von beiden Ursprungsstätten aus dringen die Zellen einander entgegen und verschmelzen zunächst hinten in einer gemeinsamen Platte.“ „Die kleine Nische, welche an der Unterfläche (des Seitenrandes des Blastoderms) zu Stande kommt, fasse ich als einen Gastrularaum auf, und zwar als einen rudimentären, weil er nach rückwärts mit der Urdarmhöhle zwar in Zusammenhang steht, aber im weiteren Verlauf der Entwicklung nicht mit in diese einbezogen wird, sondern zu Grunde geht. Eine vollständige Bestätigung für diese Ansicht erblicke ich nun in der Thatsache, dass mit dem Eintritt der Mesoblast-

bildung an dem Dach dieses Raumes eine zweite kleinere Nische in Form einer dorsalen Ausbuchtung oder richtiger Einknickung des Entoblasts sich einstellt, welche nichts anderes sein kann als die Coelombucht.“

Wenn man die Entstehung des Mesoderms der Selachier mit derjenigen der anderen Wirbelthiere vergleicht, so steht zunächst soviel fest, dass das intraembryonale (axiale, gastrale) Mesoderm homolog ist der Ursegmentreihe des Amphioxus und den Mesodermstreifen der Amphibien und Amnioten. Ein Homologon des extraembryonalen (peripheren, peristomialen) Mesoderms scheint bei *Amphioxus* zu fehlen¹⁾, bei den Amphibien aber wird es in dem am Umkreis des Dotterpfropfs gebildeten Mesoderm gefunden. Der hintere Rand des Blastoderms der Selachier ist die dorsale Blastoporuslippe und entspricht dem Rande, welcher bei *Rana* im Beginn der Gastrulation durch eine halbkreisförmige Rinne von dem Dotterpfropf sich absetzt; wenn die Rinne zu einem Kreise sich schliesst (*Rusconi'schen* Kreis), schreitet die Bildung des Mesoderms längs derselben nach der Ventralseite des Blastoporus hin fort, wie bei den Selachiern die Entwicklung des Mesoderms nach dem vorderen Rande des Blastoderms hin sich fortsetzt. Die Mesodermbildungsrinne der Selachier entspricht jener Rinne oder Einkerbung, welche auch bei den Amphibien längs des Zusammenhangs des Mesoderms und des Entoderms zu verfolgen ist und welche *O. Hertwig* (No. 6) eingehend beschrieben hat, weil sie für die Coelomtheorie von wesentlicher Bedeutung ist (die Stelle ist in den Hertwig'schen Figuren durch ein Sternchen gekennzeichnet). Wie sich die Mesodermbildungsrinne der Selachier auf die Seiten der Blastodermscheibe ausdehnt, so erstreckt sich jene Rinne bei den Amphibien auf die Seitentheile des Blastoporusrandes. Die Bildung des intraembryonalen (axialen) Mesoderms geschieht bei den Amphibien durch Abspaltung, während bei den Selachiern der Vorgang als eine Herauswucherung bezeichnet werden muss. Doch

1) Es mag dahingestellt bleiben, ob die beiden von *Hatschek* beschriebenen, am ventralen Blastoporusrande liegenden „hinteren Polzellen des Mesoderms“ mit dem am vorderen (ventralen) Rand der Blastodermscheibe entstehenden Mesoderm der Selachier homologisirt werden dürfen.

können bekanntlich die Prozesse der Abspaltung und der Herauswucherung (Proliferation) nicht scharf von einander getrennt werden. Hinsichtlich der zeitlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Vorgänge ist ein grosser Unterschied zwischen den Amphibien und den Selachiern; bei den ersteren erfolgt die Bildung des axialen Mesoderms gleichzeitig mit dem Einstülpungsvorgang (Gastrulation), bei den Selachiern ist die Einstülpung bereits gebildet, wenn die Mesodermbildung an der Dorsalseite der Gastrulhöhle allmählich nach vorn vorschreitet.

Wenn man im Sinne der Coelomtheorie die Ausstülpung als den ursprünglichen Bildungsmodus des Mesoderms der Wirbelthiere ansieht, wird man die Mesodermbildungsrinne für eine palinogenetische Bildung halten und mag man dieselbe mit Rückert als Coelombucht bezeichnen. Es erscheint dann als cenogenetische Abänderung, dass diese Rinne bei der Bildung des intraembryonalen (axialen) Mesoderms nicht mehr deutlich sich markiert. Wer aber annimmt, dass die Mesodermstreifen in der Phylogenie ursprünglich nicht aus Darmdivertikeln hervorgegangen sind, wird die Entstehung der Mesodermbildungsrinne nur als die cenogenetische Folge des intensiven Proliferationsvorgangs betrachten¹⁾.

Stadium D.

Weiterbildung der Medullarplatte, Ausbildung der Schwanzlappen, Differentiation im Mesoderm.

Ein folgendes Stadium zeigt die Fig. 7 im Oberflächenbild. dazu gehören auf Tafel IV die Figuren 18 u. 19 I—IX. Das Stadium entspricht der Stufe D nach der Bezeichnung von Balfour.

Die Blastodermseiche hat sich etwas weiter ausgedehnt. Die Anlage des Embryoleibes hat an Grösse und an Höhe zugenommen; sie misst jetzt nahezu 2 mm in der Länge. Der Kopfteil des Embryoleibes steht ventralwärts mit der Blastodermseiche nicht in Verbindung. Die Medullarplatte ist sehr stark gewachsen; die äusseren Ränder der Medullarplatte, welche die Medullarwülste bilden, haben sich stärker erhoben. Das Vorder-

1) Vgl. H. E. Ziegler Nr. 32, S. 391—394.

ende der Medullarplatte hat sich nach abwärts umgekrümmt. Die Medullarrinne ist namentlich am vorderen Ende und in der Nähe des Hinterendes beträchtlich tiefer als in dem früheren Stadium¹⁾; sie verbreitert sich an ihrem Hinterende und geht in die Randkerbe über. Da die letztere ventral zur Gastralhöhle führt und so eine Verbindung der Medullarrinne und der Gastralhöhle darstellt, kann man in diesem Stadium von einem „rinneu-

Fig. 7.

Embryo im Stadium D. (Vergrößerung 18.)

förmigen Canalis neurentericus“ sprechen („Incisura neurenterica“ nach His). Die Schwanzlappen haben sich in diesem Stadium gegen den Seitenrand der Blastodermscheibe schärfer abgesetzt. An der Peripherie der Blastodermscheibe hat sich der Randwulst des früheren Stadiums in eine Reihe inselförmiger Erhöhungen aufgelöst und entsprechend zeigt das periphere Mesoderm auf den Schnitten eine Reihe von inselförmigen Zellmassen, welche Blutinseln darstellen²⁾. Da der Rand der Keimscheibe vorrückte und die Blutinseln relativ etwas zurückblieben, sind sie vom Rande ein wenig entfernt.

1) Fig. 17 auf Tafel III stellt ein Stadium dar, welches zwischen C und D steht und bei welchem die Erhebung des Embryoleibes und die Vertiefung der Medullarrinne noch nicht soweit gediehen sind.

2) Die Entstehung der Blutinseln aus dem Randwulst ist zuerst von Kollmann (Nr. 10 und 10a) hervorgehoben worden.

Der periphere Theil der Gastralhöhle ist nahezu gänzlich verschwunden; mit Ausnahme der Schwanzlappen hat sich der ganze hintere Theil der Blastodermscheibe dem Dotter angelegt und als Rest des peripheren Theils der Gastralhöhle ist nur noch eine Rinne von geringer Tiefe vorhanden, welche jederseits unter dem Hinterrande der Blastodermscheibe von den Schwanzlappen ab eine kurze Strecke weit sich hinzieht. Die Ausdehnung der Gastralhöhle ist auf Tafel IV in dem Grundriss Fig. 18 durch eine punktirte Linie angedeutet.

Das Mesoderm hat seine neben dem Chordaentoderm gelegene (axiale, gastrale) Verbindung mit dem Entoderm fast völlig gelöst; nur der bei dem vorigen Stadium erwähnte Zusammenhang am Vorderende der Gastralhöhle besteht noch fort, aber am Hinterende hat sich die axiale Verbindung bis zum Hinterrande der Schwanzlappen gelöst. Am Hinterrande der Schwanzlappen steht das Mesoderm mit dem Entoderm im Zusammenhang und auch im ganzen Bereich des peripheren Mesoderms ist die Verbindung des Mesoderms mit dem Entoderm erhalten; daher kann das Mesoderm noch fortwährend vom Rande her Nachschub bekommen und wachsen. Das periphere Mesoderm zieht sich in Form einer dünnen Lamelle am ganzen Rande der Blastodermscheibe hin und hat also sozusagen die Form eines Diaphragma. In dem Grundriss Fig. 18 ist das Mesoderm durch grauen Ton angegeben; der Zusammenhang des Mesoderms mit dem Entoderm ist durch eine dunkle Linie angedeutet; dieselbe zieht sich an dem ganzen Rande der Blastodermscheibe hin, verbreitert sich in der Nähe der Schwanzlappen und verläuft dann am Aussenrande und Hinterrande der Schwanzlappen.

Wenn man die Querschnitte ansieht, welche in Fig. 19 I—IX abgebildet sind, so möge man beachten, dass dieselben zwar vertikal, aber nicht genau quer (senkrecht zur Längsaxe) geführt sind, dass stets die (vom Beschauer aus) rechte Seite des Schnittes etwas weiter vorn liegt als die linke. Der Schnitt Fig. 19 IX geht durch die beiden Schwanzlappen nahe ihrem Hinterende, da wo dieselben durch die Randkerbe getrennt sind; er trifft die Mesodermstreifen an ihrem Hinterende, wo sie mit dem Entoderm zusammenhängen. Der nächste der abgebildeten Schnitte geht durch das Hinterende der Medullarrinne, nahe an der Stelle, wo am Ende der Randkerbe die Medullarplatte in den Chorda-

Entoblast sich umschlägt; der mediane Theil des Entoderms zeigt die Chordarinne. Wie oben die Medullarrinne, so mündet unten die Chordarinne nach hinten in die Randkerbe (die rinnenförmige Anlage des *Canalis neurentericus*) aus. Der axiale Zusammenhang des Mesoderms und des Entoderms ist auf dem Schnitte Fig. 19 VIII und auf den nach vorn hin folgenden nicht mehr vorhanden; aber der äussere, der periphere Zusammenhang ist überall zu erkennen; man sieht denselben auf den Schnitten Fig. 19 VII u. VI an dem Rest der peripheren Gastralhöhle (bei **) und auf den weiter vorn gelegenen Schnitten an der Uebergangsstelle vom Ectoderm zum Dotterentoderm. Jedoch sieht man auf Fig. 19 VIII rechts, Fig. 19 VII links und Fig. 19 VI links, dass noch eine zweite Verbindung besteht, welche in geringer Entfernung vom lateralen Rande der Gastralhöhle, ungefähr in der Grenzlinie der Anlage des Embryonaleibes verläuft. Das Entoderm zeigt an der Stelle dieser Verbindung von unten her eine kleine Einkerbung (Fig. 19 VI links). Diese Verbindung besteht nur auf wenigen Schnitten und man kann annehmen, dass sie ein Theil der am Blastodermrand bestehenden Verbindung ist, welcher in der Verlängerung der seitlichen Grenzlinie der Schwanzklappen zurückblieb, während die Schwanzklappen und der ganze Hinterrand des Blastoderms nach hinten sich weiter vorschoben. Da das Mesoderm an der in Rede stehenden Verbindung in derselben Weise wie an der peripheren Verbindung einen Zuwachs erfährt, zeigt das Mesoderm im nächsten Stadium an dieser Stelle eine auffällige Verdickung (vgl. S. 83).

Das in der Anlage des Embryonaleibes befindliche Mesoderm stellt die beiden Mesodermstreifen dar. Am Rumpf- und Schwanztheile des Embryo hängen die Mesodermstreifen continuirlich mit dem peripheren Mesoderm zusammen; aber bei Schnitt Fig. 19 IV geht das Mesoderm nicht mehr continuirlich vom Embryonaleib zum Rand der Blastodermscheibe, sondern endet hier wie dort mit einem dünnen freien Rande. In dem peripheren Mesoderm bemerkt man ganz nahe an dem freien Rande eine der schon oben erwähnten Blutinseln; dieselbe erscheint wie eine Verdickung des peripheren Mesoderms; in Anbetracht dessen und in Hinsicht auf die Entstehungsweise der Blutinseln wird man nicht bezweifeln, dass dieselben mesodermale Bildungen sind (vergl. No. 34, S. 7 Anm.). Wenn das Mesoderm in die Ursegmente und die Seitenplatten sich differenzirt

und an den letzteren die beiden Blätter sich sondern, so zeigt es sich, dass das ganze periphere Mesoderm morphologisch zu den Seitenplatten gehört. Die Segmentirung der Mesodermstreifen nimmt im Rumpfteile des Embryoleibes ihren Anfang und begann schon in dem oben beschriebenen Stadium C; in dem vorliegenden Stadium sind im Rumpfe des Embryo 10 Ursegmente entwickelt; auf den in den Schwanzlappen befindlichen hinteren Theil der Mesodermstreifen erstreckt sich die Segmentirung noch nicht. Wie die Schnitte 19 IV u. V zeigen, beginnt bei dem vorliegenden Stadium in den Seitenplatten die Bildung der Leibeshöhle.

Die Darmanlage erscheint im Kopftheil als ein geschlossenes Rohr, im übrigen Theil des Körpers als eine nach unten sich öffnende Rinne; die letztere ist nur in ihrem vordersten Abschnitte durch eine dicke Lage von Entodermzellen gegen den Dotter abgegrenzt, wie Fig. 19 IV zeigt. Der Schnitt Fig. 19 III liegt gleich hinter der Stelle, wo der freie Kopftheil mit der Blastodermnscheibe in Verbindung tritt; das Entoderm bildet ein Rohr, und zwei Schnitte weiter vorn erscheint auch das Ectoderm abgeschnürt. Der Schnitt Fig. 19 II geht nahezu durch den vordersten Theil des Darmrohres; das Mesoderm steht an der Oberseite des Darmrohres mit dem Entoderm in Verbindung und bis zu ihrem Vorderende sind die beiden Blätter in untrennbarem Zusammenhang. Zwei Schnitte vor dem abgebildeten Schnitt verschwindet das Lumen des Darmrohres, doch lassen sich das Entoderm und das damit verschmolzene Mesoderm noch 9 Schnitte weiter verfolgen. Bei dem Schnitt Fig. 19 I (welcher um 17 Schnitte von dem Schnitt Fig. 19 II entfernt ist), sind nur die beiden Hälften der Medullarplatte und das äussere Ectoderm zu sehen; der Schnitt liegt unmittelbar vor der Stelle, wo der mittlere Theil der Medullarplatte endet.

Stadium F.

Schluss des Medullarrohrs; erste Anlage des Herzens;
Blastocoelknopf.

Zu einem folgenden Stadium gehören die Fig. 8 und auf Taf. IV Fig. 20 und 21 I—X. Wir bezeichnen dasselbe als

Stadium F.¹⁾ Die Länge des Embryoleibes beträgt 2,6 mm. Das Medullarrohr hat sich im grössten Theil der Anlage des Embryonaleibes geschlossen; aber am vordersten Ende und im letzten Drittel des Körpers steht der Schluss noch aus. Die Schwanzlappen haben eine schiefe Lage und ihre Oberfläche fällt dachartig nach rechts und links ab; ihre obern (innern) Ränder sind beinahe zur Berührung einander genähert, sie sind noch etwas mehr genähert als die Ränder des zunächst nach vorn hin folgenden Theiles des Medullarrohres. Durch Vergleichung

Fig. 8.

Embryo im Stadium F. (Vergrößerung 18.)

des früheren und des folgenden Stadiums wird man erkennen, dass die Schwanzlappen aus der horizontalen Lage in die vertikale übergehen und sich dann zusammenlegen in der Art, dass die Vereinigung ihrer Ränder oben zuerst erfolgt, dann am Hinterrande weitergeht und an der Ventralseite nach vorn vorschreitet.

Der periphere Theil der Gastralhöhle ist jetzt gänzlich ge-

1) Im Vergleich zu den von Balfour beschriebenen Stadien ist dasselbe in manchen Beziehungen, z. B. hinsichtlich des Schlusses des Medullarrohrs schon etwas weiter entwickelt als sein Stadium F. Da aber die Bezeichnungen von Balfour sich auf *Pristiurus*-Embryonen beziehen, können *Torpedo*-Embryonen nicht ganz scharf nach denselben bestimmt werden.

schwunden; mit Ausnahme der Schwanzlappen schliesst sich die ganze Blastodermscheibe mit verdünntem Rande dem Dotter an. In den Beziehungen des Mesoderms zum Entoderm ist im Vergleich zu dem früheren Stadium keine erhebliche Aenderung eingetreten; insbesondere ist in den Schwanzlappen und an der Wurzel der Schwanzlappen der Zusammenhang der beiden Keimblätter derselbe geblieben. Die Differentiation der Mesodermstreifen hat Fortschritte gemacht. Am Rumpfteile des Embryo sind schon äusserlich bei der Oberflächenansicht 13 Ursegmente erkennbar und im Kopfe sind zahlreiche Segmente vorhanden¹⁾.

Die Bilder der Querschnitte sind nicht sehr von denjenigen des früheren Stadiums unterschieden. Bei der Betrachtung der Querschnitte Fig. 21 I—X möge man berücksichtigen, dass die rechte Seite des Schnittes (vom Beschauer aus) stets ein wenig weiter hinten liegt als die linke. Der Schnitt Fig. 21 X geht nahe dem Hinterende der Schwanzlappen; links sieht man, dass die Mesodermstreifen an ihrem Hinterende mit dem Entoderm verschmolzen sind, rechts erkennt man, dass etwas weiter vorn diese Verbindung nur am lateralen Rande des Mesoderms fortbesteht; im Vergleich mit Fig. 19 IX wird es sehr deutlich, wie die Medullarwülste sich gegen einander genähert haben. Der Schnitt Fig. 21 IX liegt nahe am Hinterende des Medullarrohrs unmittelbar vor der Stelle, wo die Medullarplatte mit dem Chordalentoderm verschmolzen ist; an dem letzteren sieht man die flache Chordarinne. Bei dem Schnitt Fig. 21 VIII hat sich das Chordalentoderm bereits aus dem Verband des Entoderms herausgelöst und den Chordastrang gebildet; an der rechten Seite dieses Schnittes sieht man bei ** noch eine Spur der früheren Mesodermbildungsrinne (vergl. Fig. 19 VIII links), während auf der linken Seite bereits die Ansatzstelle der Schwanzlappen getroffen ist und das Blastoderm folglich sich an den Dotter anschliesst, da ja der im vorigen Stadium noch unter dem Rand der Blastodermscheibe hinziehende Rest des peripheren Theils der Gastralhöhle verschwunden ist. Der Schnitt No. 21 VII liegt um Weniges vor der Ansatzlinie der Schwanzlappen; das Mesoderm hängt

1) Hinsichtlich der Kopfsegmente dieses Stadiums muss auf die Arbeiten von Dohrn (No. 3) und von Killian (No. 9a) verwiesen werden.

hier nicht allein am Rande des Blastoderms, sondern auch noch neben der Grenze der Darmhöhle mit dem Entoderm zusammen; die letztgenannte Verbindung ist dieselbe, von der schon bei dem vorigen Stadium (S. 79) die Rede war¹⁾; sie wird nach vorn hin auf den nächstfolgenden Schnitten gelöst. Da diese Verbindung, wie schon oben gesagt wurde, sich von der peripheren Verbindung herleitet und wie diese an der Mesodermproduktion sich betheiligt, so hat das Mesoderm an dieser Stelle eine auffallende Dicke erreicht; die dicke Zellmasse, welche sich demnach jederseits an der Basis der Schwanzlappen zeigt, stellt aber nicht etwa eine bestimmte Organanlage dar, sondern sie ist sozusagen nur ein Zellenvorrath des Mesoderms, speciell des Seitenplattentheiles desselben; beim weiteren Wachsthum des Embryoleibes wird sie mehr und mehr vertheilt.

Fig. 21 V zeigt einen Schnitt aus der Mitte des Leibes; derselbe geht rechts durch die Mitte eines Ursegmentes und lässt folglich den Zusammenhang der Höhle des Ursegmentes mit der Leibeshöhle erkennen²⁾; links geht der Schnitt nicht durch die Mitte des Ursegmentes; man sieht die Abgrenzung des Ursegmentes gegen die Seitenplatten; die letzteren sind bis nahezu zum Rand der Blastodermscheibe deutlich in Somatopleur und Splanchnopleur gesondert und die Blutinsel liegt unter dem letzteren; die Zellen der Blutinsel haben sich gelockert und werden dann als Blutkörperchen weggeschwemmt, wenn die Blutinsel mit dem unter dem Splanchnopleur sich entwickelnden Gefässnetz in Verbindung getreten ist.

Der Schnitt Fig. 21 IV liegt ein wenig mehr als ein Drittel, der Schnitt Fig. 21 III etwas weniger als ein Viertel der Leibeshöhle vom Vorderende entfernt; in der Gegend, welcher diese Schnitte angehören, wird sich beim nächsten Stadium das Herz

1) In der Arbeit von Schwarz (No. 27) ist diese Verbindung auf Tafel XII an Fig. 3, 4 und 9 sehr deutlich zu sehen und mit einem Sternchen bezeichnet.

2) Dieser Zusammenhang ist bei *Torpedo* bekanntlich mehr ein ideeller als ein reeller, da nicht eine offene, sondern nur eine geschlossene Spalte die Verbindung herstellt; in der Mitte jedes Ursegmentes setzen sich die Epithellamellen desselben continuirlich in die Seitenplatten fort (H. E. Ziegler No. 32, S. 383, Rückert No. 21, S. 105).

entwickeln. In der Herzgegend findet (in ähnlicher Weise, wie es bei Amnioten längst beobachtet ist) eine Abschnürung des Darmrohres statt und die bei Fig. 21 IV an dem Entoderm zu bemerkende Verengung deutet die Stelle an, wo der Oesophagus von dem Rest der Darmanlage sich abtrennen wird¹⁾; in dem nächsten Stadium würde man also auf einem entsprechenden Querschnitt ein derartiges Bild erhalten, wie es Paul Mayer (No. 15) auf Tafel 12 Fig. 3 abgebildet hat und auf welchem man oben den Oesophagus, darunter die Herzanlage und unter dieser einen Rest der Darmanlage sieht.

Die Kiemengegend ist schon am Oberflächenbild des Embryo durch eine flache Vorwölbung erkennbar, aber bei der Betrachtung der Schnitte zeigt sich, dass die Ausstülpungen des Entoderms, welche die einzelnen Kiemenspalten anlegen, noch nicht gebildet sind. Zwischen dem Schnitt Fig. 21 II und dem Schnitt Fig. 21 I liegen solche Schnitte, wie sie Dohrn in seiner 15. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkopfes (No. 3) in Fig. 9 bis 17 abgebildet hat²⁾. Der Schnitt Fig. 21 II liegt in der Mundgegend; das Entoderm legt sich dem Ectoderm dicht an und wölbt dasselbe nach aussen vor. Auf dem fünften der nach vorn folgenden Schnitte endet das Lumen des Darmrohres. Die Differenzierung der Chorda ist in diesem Stadium am Kopfende vollendet; das Vorderende der Chorda ist um das Vorderende des Darmrohres vertikal abwärts umgebogen.

1) In dieser Hinsicht bestätigen wir die Darstellung von Rückert (No. 19, S. 389). Auch konnten wir wie Paul Mayer und Rückert in dem vorliegenden Stadium am Splanchnopleur des Pericardiums das Austreten einzelner Mesenchymzellen häufig beobachten und solche Zellen stellen die erste Anlage des Herzendothels dar. Der Austritt der Zellen findet meistens nicht gerade an der Stelle der Verengung, sondern ein wenig höher oben statt; manchmal sieht man Mitosen an der Grenze des Splanchnopleurs, deren Lage den Vorgang ausser Zweifel stellt. Dagegen haben wir uns nicht davon überzeugen können, dass das Entoderm sich an der Bildung des Herzendothels beteiligt, wie Rückert behauptet (No. 19, S. 391).

2) Das von Dohrn beschriebene Stadium steht dem vorliegenden sehr nahe. Die Frage nach der Zahl der Kopfsegmente, welche Dohrn in dieser Arbeit behandelt, berühren wir hier nicht, da wir unsere Aufmerksamkeit nicht speciell auf diesen Punkt gerichtet haben. Neuerdings hat Killian (No. 9a) die Kopfsegmente von Torpedoembryonen auf Grund von Plattenmodellen eingehend bearbeitet.

Fig. 21 I zeigt einen Schnitt, welcher vor dem Vorderende des Darmes liegt und den Gehirntheil des Medullarrohrs an der Stelle trifft, wo die Augenblasen sich ausstülpfen; oben macht sich durch lockere Lagerung der Zellen die Differenzirung der „Ganglienleiste“ bemerkbar. Das Medullarrohr ist vorn abwärts umgebogen, die höchste Stelle der Biegung entspricht dem Mittelhirn (vergl. Fig. 20 und Fig. 23 u. 25). Das Medullarrohr ist in diesem Stadium an seinem Vorderende noch nicht geschlossen und zwar erstreckt sich die Oeffnung auf den unteren Theil der vorderen Fläche und den grössten Theil der Unterfläche des nach abwärts umgebogenen Theiles (s. Fig. 20 bei *).

Schliesslich mag bei diesem Stadium noch der eigenthümliche Knopf erwähnt werden, welcher auf der Blastodermscheibe vor dem Kopfende des Embryoleibes so auffallend hervortritt (s. Fig. 7 und 8); wir wollen ihn den Blastocoelknopf nennen, da er aus der Blastocoelblase entstand, von der schon früher die Rede war (S. 62). Der Hohlraum der Blastocoelblase, welcher ein Rest der Furchungshöhle ist und in welchem sich einige stark mit Dotter beladene Furchungszellen befinden, wird in das Ectoderm aufgenommen und von demselben gänzlich umschlossen, so dass das Gebilde aus der Gestalt einer flachen Blase in die eines kugeligen Knopfes sich umwandelt. Während der nächsten Stadien zeigen sich an dem Ectoderm des Blastocoelknopfes unregelmässige Wucherungen, deren Bildung vermuthlich durch die aus den dotterhaltigen Zellen zugeführte Nahrung veranlasst oder begünstigt wird. Nachdem der in den eingeschlossenen Furchungszellen liegende Dotter aufgezehrt ist, schwindet der ganze Blastocoelknopf und es scheint, dass er an dem Aufbau des Embryo morphologisch keinerlei Antheil nimmt. Rückert (No. 21) hat die Entstehung des Knopfes richtig beschrieben; aber er behauptet weiterhin, dass in dem Knopfe Blutkörperchen gebildet würden, — ein sehr auffallender Vorgang, von welchem wir an den uns vorliegenden Stadien nichts gesehen haben und den man nach der Darstellung von Rückert, welche keine Abbildung enthält, schwer verstehen kann.

Stadium G. und Stadium H.

Vereinigung der Schwanzlappen, Entstehung des Canalis neurentericus, Anlage des Afters.

Von einem folgenden Stadium, welches annähernd dem Stadium G von Balfour entspricht, ist nur eine Oberflächenansicht gegeben (Fig. 22). Die Länge des Embryoleibes beträgt 3 mm. Das Medullarrohr ist am Vorderende auf der Dorsalseite geschlossen, aber an der Ventralseite des Gehirnthells noch beinahe an der ganzen unteren Fläche durch eine schmale Spalte geöffnet. Am Kiemendarm ist die Anlage der ersten und eine Andeutung der zweiten Kiemenspalte vorhanden, aber auf dem Oberflächenbild zeigt sich noch keine Spur der Kiemenspaltenbildung. Wenn man den Embryo als durchsichtiges Objekt (in Canadabalsam) betrachtet, kann man 20 Ursegmente erkennen¹⁾. Die interessantesten Vorgänge haben sich am Hinterende vollzogen; die Querschnitte, die man hier erhält, sind ganz ähnlich denen, welche Schwarz (No. 27) beschrieben und auf Tafel XII Fig. 15—22 abgebildet hat. Die Schwanzlappen haben sich aufgerichtet und medianwärts zusammengelegt; der Schluss des Medullarrohrs ist bis zum Hinterende vorgeschritten und die Verschmelzung der Schwanzlappen am Hinterende bereits erfolgt; an der Unterfläche des Schwanzes steht sie aber noch aus und ist das Darmrohr ventralwärts offen²⁾. Der Canalis neurentericus, welcher bisher als eine Rinne (*Incisura neurenterica* nach His) angelegt war, ist jetzt geschlossen, und die am Hinterende befindlichen undifferenzierten Zellmassen, in welchen Mesoderm und Entoderm zusammenhängen, sind unter und hinter dem Canal zur medianen Vereinigung gekommen³⁾; die so entstandene

1) Dazu kommen die Kopfsegmente, welche natürlich auf diese Weise nicht zu sehen sind.

2) Es mag hier noch besonders erwähnt werden, dass bekanntlich die Nahtbildung, welche die Medullarwülste vereinigte und welche über das Hinterende der Schwanzlappen herablaufend den Canalis neurentericus zum Verschluss brachte, in den nächsten Stadien an der Ventralseite des Schwanzes nach vorn vorrückt, so dass die unteren (die früheren äusseren) Ränder der Schwanzlappen zur Vereinigung kommen, worauf dann dieselbe Nahtbildung auf die Ränder des Blastoderms sich fortsetzt.

3) Bei einer Schnittserie eines Embryo des vorliegenden Stadiums fanden wir die Vereinigung noch nicht vollzogen, aber nahe

Zellmasse wollen wir als Schwanzknopf bezeichnen; sie entspricht in ihren morphologischen Beziehungen jener am Schwanzende der Amnioten-Embryonen befindlichen Zellmasse, welche aus dem Primitivstreifen hervorgeht, und ist derselben homolog zu setzen¹⁾.

Die Entstehungsweise des *Canalis neurentericus* ist schon von Balfour (No. 1, S. 90) richtig aufgefasst und nachher von Rückert, von Kastschenko und von Schwarz beschrieben worden. Mit Recht sagt Kastschenko (Nr. 9): „Der *Canalis neurentericus* muss seiner Entstehungsweise nach als ein abgeschnürter Theil des Blastoporus betrachtet werden.“ Rückert setzt den Theil des Randes der Blastodermis, welcher bei der Bildung des *Canalis neurentericus* verwendet wird, als embryonales Properistom dem übrigen Theil dieses Randes, dem ausserembryonalen oder Dotter-Proporistom gegenüber; bei der Zusammenlegung der Schwanzlappen kommt das embryonale Properistom von beiden Seiten median zur Verschmelzung.

In der hinter dem *Canalis neurentericus* stattfindenden Verwachsung, durch welche der Schwanzknopf entsteht, kann man eine partielle Bestätigung der bekannten Theorie von His (Nr. 7) sehen, nach welcher der Embryo der Selachier und überhaupt der Embryo der Wirbelthiere durch mediane Vereinigung zweier lateraler Hälften entstehe²⁾. Wir können aber hier nicht ge-

bevorstehend; man konnte nicht allein das Neuralrohr, sondern auch eine schmale Fortsetzung des Darmrohrs bis zum Hinterrande der Schwanzlappen verfolgen und stand diese mit dem Neuralrohr durch eine schmale Spalte im Zusammenhang; am äussersten Hinterrand der Schwanzlappen war am Ectoderm die mediane Verschmelzung schon erfolgt; die Verbindung des Neuralrohrs und des Darmrohrs hat also noch nicht die Gestalt eines Canals, sondern wird durch eine die beiden Hälften des Hinterendes trennende Spalte dargestellt, deren Länge beträchtlich ist und der Tiefe der früheren Randkerbe entspricht. Indem durch die mediane Verschmelzung der Schwanzknopf entsteht, wird die Verbindung auf einen schief von unten vorn nach oben hinten gehenden Canal reducirt.

1) Wer annimmt, dass der *Canalis neurentericus* bei allen Wirbelthieren an homologer Stelle liegt und dass der Primitivstreif der Amnioten verschmolzenen Theilen des Blastodermrandes entspricht, für den dürfte diese Auffassung einer specielleren Rechtfertigung kaum noch bedürfen.

2) Auf der diesjährigen Anatomenversammlung hat His eine neue Darlegung seiner Auffassung gegeben (Verhandlungen der ana-

nauer auf die Frage eingehen, ob diese Theorie noch in weiterem Sinne für die Selachier Giltigkeit hat¹⁾.

Nur um Weniges älter ist das Stadium, zu welchem die Figuren 23 und 24 I—V gehören²⁾; in Fig. 23 ist der Embryo abgebildet, wie er als Präparat bei durchfallendem Licht sich zeigt. Das Stadium entspricht dem von Balfour mit H bezeichneten Pristiurus-Embryo. Die Länge des Embryonalkörpers beträgt 3,8 mm. Kiemenspalten sind in der Oberflächenansicht noch nicht erkennbar, aber es haben sich an dem Kiemendarm schon drei Kiementaschen entwickelt, von welchen die 3. noch kurz und klein ist³⁾. Das Gehirn ist an seiner Ventralseite noch nicht völlig geschlossen und es besteht in der Gegend der Augens tiele noch eine kurze spaltförmige Oeffnung (vorderer Neuroporus). Der Embryo besitzt 27 Ursegmente (an dem im Ganzen eingelegten Embryo gezählt). Der hintere Theil des Embryo zeigt sich im Vergleich zu dem vorigen Stadium beträchtlich verlängert. An der ganzen Unterseite des freien Theiles des Embryo ist der Darm jetzt geschlossen; die Nahtbildung, welche an der Unterseite des Schwanztheiles nach vorn hin vorschritt, ist im Begriff

tomischen Gesellschaft auf der Versammlung zu München 1891 S. 70 bis 85). Im vorigen Jahre versuchte Minot die Concrescenztheorie für alle Wirbelthiere durchzuführen (Charles Sedgwick Minot The Concrecence Theory of the Vertebrate Embryo. American Naturalist 1890 u. 1891).

1) Wenn man entscheiden will, inwiefern eine Materialverschiebung vom Randwulste her nach der Anlage des Embryonalleibes stattfindet, muss man vor allem die Durchschneidungsversuche berücksichtigen; es kommen dabei die Angaben von Kastschenko (No. 9) in Betracht und die neuen Versuche von Rückert, deren Publikation bevorsteht.

2) Das Stadium, auf welches sich die Figg. 6—11 der unter No. 32 citirten Arbeit beziehen, ist nahezu ebenso alt. Die zur Demonstration der Herzbildung von Paul Mayer in der Arbeit No. 15 Tafel XII, Fig. 2 u. 3 abgebildeten Schnitte gehören auch einem derartigen Stadium an.

3) In Fig. 23 sieht man zwischen der Augenblase und dem oberen Ende der 1. Kiemenspalte (Spritzloch) eine helle Stelle; es ist die Höhle der Mandibularzone der Kopfsegmente (s. Killian l. c.), nach der Bezeichnung von van Wijhe (No. 30) die Höhle des zweiten Kopfsomiten.

auf die Ränder des Blastoderms sich fortzusetzen, welche unter dem Schwanze des Embryo sich schon von den Seiten her einander nähern. Einige der Querschnitte, welche durch den hinteren Theil des Embryo gehen, sind in Fig. 24 I—V abgebildet.

Fig. 24 I ist der vorderste derselben. Unter dem Querschnitt des Embryonalkörpers sieht man die beiden sich nähernden Ränder der Blastodermscheibe. An der Ventralseite des Embryonalkörpers steht das Ectoderm nur noch in loser Verbindung mit dem Entoderm und wird sich demnächst ablösen; wie der Schluss des Darmes erfolgte, das kann man sich leicht vorstellen, wenn man die einem jüngeren Stadium angehörige Fig. 16 auf Taf. XII der Arbeit von Schwarz (Nr. 27) vergleicht.

Der Schnitt Fig. 24 I liegt eine Strecke weit vor der Stelle des künftigen Anus. In Bezug auf die Bildung des Anus bestätigen wir die Angaben von Balfour (Nr. 1 Seite 221) und von Schwarz (l. c.). Obgleich der Darm an dem ganzen freien Hinterende des Embryo ursprünglich offen war und durch Nahtbildung sich schloss und obgleich der After später an einer Stelle dieser Naht entsteht, so findet doch vorerst ein vollständiger Verschluss der Naht statt und kann die Stelle des Afters in diesem Stadium nur daraus annäherungsweise bestimmt werden, dass der unmittelbar hinter dem After gelegene Theil des Darmrohres (aus welchem, wie die späteren Stadien zeigen, die Kloake entsteht) mit dem Ectoderm in Berührung bleibt und dasselbe nach aussen etwas vortreibt (vergl. Fig. 9 a), während das vor dem After gelegene Darmrohr sich von dem Ectoderm ablöst, wie man es eben an Fig. 24 I sieht.

Der Schnitt Fig. 24 II liegt eine Strecke hinter der Stelle des Anus; die Schnitte Fig. III—V gehören der Gegend des Canalis neurentericus an; bei Fig. III steht die Chorda mit dem Entoderm in inniger Verbindung und sind die Mesodermstreifen an der Ventralseite des Darmes mit dem Entoderm verschmolzen; Fig. IV u. V gehen durch den Canalis neurentericus; dieser steigt in schiefer Richtung nach hinten oben auf; Fig. V trifft den obersten Theil des Canalis neurentericus, oder was dasselbe ist, das Hinterende des Medullarrohrs; darunter sieht man die Zellennasse des Schwanzknopfes, in der die Mesodermstreifen enden und bei welcher Entoderm und Mesoderm nicht zu trennen sind. Durch Vergleichung der Fig. III—V erkennt man, dass das

Mesoderm in immer höherer Ausdehnung mit dem Entoderm zusammenfliesst und dass beide Blätter in dem Schwanzknopf aufgehen. Wenn man sich klar machen will, wie die Schwanzlappen sich zusammenlegen und der Schwanzknopf entsteht, so ist es instruktiv, die Schnitte Fig. 24 II—V mit denen Fig. 21 VIII—X zusammenzuhalten.

Bei allen Wirbelthieren, bei welchen ein offener Canalis neurentericus vorkommt, findet man in der Nähe desselben die nämlichen Beziehungen der Keimblätter. Wenn man in der Arbeit von Schwarz (Nr. 27) die Abbildungen, welche sich auf die Selachier beziehen, mit denjenigen vergleicht, welche Schnitte durch Entenembryonen darstellen (l. c. Taf. XIII, Fig. 95—98, 53—62, 63 u. f.), wird man sich leicht überzeugen, dass stets auf den Schnitten zuerst die Chorda mit dem Entoderm verschmilzt und auf denselben Schnitten oder etwas weiter hinten das Mesoderm mit dem Entoderm zusammenfliesst; am Canalis neurentericus geht das Chordaentoderm in das Epithel des Medullarrohrs über und hinter dem Canal enden die Keimblätter in der gemeinsamen Zellmasse, welche bei den Amnioten Primitivstreifen, bei den Selachiern Schwanzknopf genannt wird. Bei solchen Wirbelthieren, bei welchen das ganze Medullarrohr oder wenigstens doch das Hinterende desselben solid angelegt wird, ist ein offener Canalis neurentericus nicht vorhanden, doch kann man auf Grund der erwähnten Beziehungen der Keimblätter die Stelle bestimmen, welche demselben entspricht. So zeigt sich, dass bei den Teleostiern die Stelle des Canalis neurentericus vor der (Oellacher'schen) Schwanzknospe bei der Kupffer'schen Blase gelegen ist, wie man dies ebenfalls aus den Abbildungen und der Darstellung in der Arbeit von Schwarz erkennen kann¹⁾. Die Schwanzknospe der Teleostier entspricht dem

1) Für die hier ausgesprochenen Ansichten den empirischen Beweis zu erbringen, das war die Aufgabe, zu deren Durchführung Herr Schwarz im Jahre 1885 seine Untersuchungen begann; jedoch sind diese Gedanken in der Publikation von Schwarz (welche auf sorgfältiger Beobachtung beruht) schliesslich nicht völlig in der ursprünglich geplanten Weise zum Ausdruck gekommen, da der allgemeine vergleichende Abschnitt ganz kurz gefasst wurde, als die Arbeit (im Jahre 1889) als Dissertation eingereicht wurde.

Schwanzknopf der Selachier und dem Primitivstreifen der Amnioten. Aber die Umwachsung der Dottermasse ist bei den Teleostiern nicht so sehr verzögert wie bei den Selachiern und den Amnioten.

Stadium I—K.

Organanlagen am Kopf; Durchbruch der Kiemenspalten;
Extremitätenleiste; Wachstum des Schwanzes; Dottergefäße.

Das älteste Stadium, welches hier besprochen wird, steht zwischen den Stadien I und K von Balfour und soll als Embryo I—K bezeichnet werden. Die Leibeslänge beträgt 6,5 mm. Fig. 9 u. 9 a geben die Oberflächenansicht, Fig. 25 auf Tafel IV zeigt den Kopf, wie er als Präparat in Canadabalsam erscheint.

Das Gehirn ist jetzt ganz geschlossen; man sieht die Gliederung in Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn und Hinterhirn. Vor den Augenblasen zeigt sich die Anlage der Riechgrube als eine sehr flache Einsenkung, in welcher das Ectoderm etwas verdickt ist. An den Augenblasen ist, wie die Schnitte zeigen, schon die Linsenbildung durch eine schwache Verdickung des Ectoderms vorbereitet. Das Ohrbläschen hat sich eingesenkt, ist aber noch offen. Man beachte die drei Ganglien, welche schon im Oberflächenbild zu erkennen sind, weil sie das Ectoderm vorwölben: Das Trigeminalganglion über dem Kieferbogen, das Facialis-Acusticus-Ganglion über dem Hyoidbogen und das Glossopharyngeusganglion über dem folgenden Kiemenbogen.

Zwischen den beiden Kieferbögen liegt die Mundbucht; dieselbe hat in dem vorliegenden Stadium noch die Gestalt einer länglichen dorsoventral verlaufenden Einsenkung, wandelt sich aber in den nächsten Stadien in eine quere Spalte um, da die Kieferbögen eine Knickung erfahren, so dass man an jedem Bogen einen Oberkiefertheil und einen Unterkiefertheil unterscheiden kann; oben wachsen die Oberkiefer medianwärts zusammen, um die Mundbucht nach oben abzuschliessen; unten kommen die beiden Unterkieferhälften median zur Verschmelzung (während die unteren Enden der Kieferbögen in dem vorliegenden Stadium durch einen feinen, aber tiefen Spalt getrennt sind).

Drei Kiemenspalten sind vollständig durchgebrochen. An

der vierten Kiemenspalte steht der Durchbruch nahe bevor und die Anlage der fünften ist bereits äusserlich erkennbar. Auf den Kiemenbögen entwickeln sich die äusseren Kiemen. Das successive Auftreten der Kiemenfäden hat Dohrn (No. 3 a, S. 134) richtig beschrieben. In Fig. 9 sieht man am ersten Kiemen-

Fig. 9.
Embryo im Stadium I—K.
(Vergrösserung 13.)

bogen (Hyoidbogen) und am zweiten ein aus dem Hinterrand hervorstechendes Zäpfchen, welches die Anlage eines Kiemenfadens ist. Bei einem älteren Embryo, welcher 6 Kiemenspalten zeigte, wuchsen aus dem ersten und zweiten Kiemenbogen schon je 4 oder 5, aus dem dritten und vierten je 3 und aus dem fünften eine einzige Kiemenfadenanlage hervor.

Am Ende der Kiemenregion verengert sich das Darmrohr, es beginnt der Oesophagus, welcher ein kleines (aber durchweg deutliches)¹⁾ rundliches Lumen hat. Der Oesophagustheil des Darmrohres geht ohne Abgrenzung in den Magentheil über. Auf

1) Balfour sah bei *Scyllium*, dass vom Stadium I—K ab lange Zeit hindurch ein Lumen im Oesophagus fehlt (l. c. S. 217). Rabl (Nr. 18) hat den soliden Oesophagus bei *Pristiurus*-Embryonen von 45—46 Urvirbeln und von 74—75 Urvirbeln erwähnt und abgebildet.

den Querschnitten, welche hinter dem Hinterende des Herzschlauches folgen, sieht man an dem Darmrohre jederseits eine zapfenartige Ausstülpung; es ist dies die Leberanlage (abgebildet von Balfour l. c. Tafel XI Fig. 9). Von dieser Stelle an nimmt das Darmlumen rasch an vertikaler Ausdehnung zu, und man kommt an den Darmnabel oder Dotterstiel, in dessen Bereich das Entoderm bis zum Dotter hinabreicht.

Unterhalb der Kiemenregion liegt das Herz, welches mit der umhüllenden Pericardialhöhle eine relativ grosse Hervorwölbung an dem Embryo erzeugt. Die Schlingenbildung des Herzschlauches ist noch nicht eingetreten, aber dadurch vorbereitet, dass der unterste Theil des Herzschlauches (Vorhoftheil) etwas nach links, der folgende Theil (Ventrikeltheil) etwas nach rechts verschoben ist.

Von den Ursegmenten zählt man in diesem Stadium bei der Oberflächenansicht 41 bis 45. Am Schwanzende reichen die Ursegmente bis in die Nähe des Schwanzknopfes und aus dem Materiale

des letzteren wird während des weiteren Wachsthum des Schwanzes die Reihe der Ursegmente verlängert. Am Rumpfteile des Embryo zeigt die Seitenwand desselben unterhalb der Ursegmente eine leistenförmige Vorwölbung; diese ist die Extremitätenleiste; der vorderste Theil derselben, welcher der vorderen

Fig. 9a.

Conturzeichnung des in Fig. 9 dargestellten Embryo. Oc Augenblase, N Riechgrube, Kb Kieferbogen, a Stelle des Afters, Fl ventraler Flossensaum des Schwanzes, Sk Schwanzknopf, mh Mittelhirn, Aud Ohrbläschen, v E vorderer Theil der Extremitätenleiste (vordere Extremität), h E hinterer Theil der Extremitätenleiste, Vn Gegend der Vorniere, dfl dorsaler Flossensaum, Pc Pericardium, V Trigeminus, VII VIII Facialis-Acusticus, IX Glossopharyngeus.

Extremität entspricht, ist durch eine deutliche Anschwellung ausgezeichnet. Auf den Querschnitten zeigt sich, dass in der Extremitätenleiste in diesem Stadium die Entwicklung des mesodermalen Gewebes noch nicht beträchtlich ist, dass die Leiste vielmehr durch eine Vorbuchtung des Ectoderms und des Somatopleurs erzeugt ist. Das Einwachsen der Muskelknospen ist noch nicht erfolgt; bekanntlich tritt vor dem Einwachsen der Muskelknospen eine vom Somatopleur ausgehende Mesenchym-Produktion (Vorwucherung von Bildungsgewebe¹⁾) ein; diese hat in dem vor-

1) In den Arbeiten Nr. 32—34 ist für das embryonale Gewebe, welches die undifferencierte Vorstufe der mesenchymatischen Gewebe darstellt, der von Götte eingeführte Ausdruck Bildungsgewebe gebraucht worden. Der Ausdruck Mesenchym wurde vermieden, weil er mit mehreren hypothetischen und bestrittenen Theorien auf das innigste zusammenhing. Es wurde hervorgehoben (Nr. 32, S. 380), dass derselbe „in Verbindung steht mit einer bestimmten Hypothese über den phylogenetischen Ursprung der Leibeshöhle“, und dass er „die mesenchymatischen Gewebe genetisch in Gegensatz bringt zu den Ursegmenten und dem Pléuoperitonealepithel“. Weiterhin aber heisst es dort: „man kann den Ausdruck Mesenchym in der Embryologie nur dann beibehalten, wenn man mit demselben kein Merkmal verbindet, als dasjenige mesodermaler Zellen von embryonalem Charakter, welche nicht in epithelialem Verbands (epithelialer Anordnung) stehen; in diesem Sinne mag man auch statt Bildungsgewebe Mesenchym sagen“. Da das Wort Mesenchym in den neueren Publikationen der Autoren wesentlich in diesem letzteren Sinne gebraucht wird, so treten jetzt die damals gegen die Annahme des Ausdrucks obwaltenden Bedenken in den Hintergrund. O. Hertwig hatte bei den ersten Auflagen seines Lehrbuchs (No. 5) das Mesenchym der Wirbelthiere von einem besonderen Bindesubstanzkeim abgeleitet (im Anschluss an His, Waldeyer, Kollmann u. A.) und demselben demnach einen vom Mesoderm ganz unabhängigen Ursprung zugeschrieben. Gerade gegen diese Ansicht war die oben erwähnte Schrift (Nr. 32) gerichtet. In der neuesten Auflage seines Lehrbuchs hat O. Hertwig in Berücksichtigung der neueren Untersuchungen eine wesentlich andere Darstellung von der Entwicklung des Mesenchyms gegeben; er nimmt für dasselbe „einen mehrfachen Ursprung aus verschiedenen Stellen des mittleren Keimblattes“ an. „Das Wesentliche der Mesenchymtheorie“ sieht O. Hertwig darin, dass sie „in der frühesten Entwicklung der Gewebe einen Gegensatz feststellt zwischen den epithelialen Keimblättern und einem durch Aufhebung des epithelialen Verbandes entstandenen Füllgewebe, welches sich zwischen den Grenzblättern aus-

liegenden Stadium am vorderen Theil der Extremitätenleiste begonnen und ist im übrigen Theil derselben durch Verdickung des Somatopleurs eingeleitet¹⁾.

In den Stadien H und I hat die Entwicklung der Vorniere und des Urnierenganges stattgefunden. Der letztere ist in dem vorliegenden Stadium bis in die Gegend der Kloake zu verfolgen, wo er an das Ectoderm herantritt, und in einer dünnen, mit dem Ectoderm verlötheten Spitze endet. Wir haben unsere Aufmerksamkeit nur beiläufig auf die Entwicklung des Urogenitalsystems gerichtet, welche von van Wijhe (Nr. 30 a) und Rückert (Nr. 22 a) gründlich bearbeitet worden ist.

An dem hinteren Theile des Embryo kann man zwei Abschnitte unterscheiden: 1) den hinteren Rumpftheil von der Stelle der Ablösung (vom hinteren Ende des Hautnabels) bis zum After und 2) den Schwanztheil vom After bis zum hinteren Körperende²⁾. Auf der vor dem After gelegenen Strecke hat sich der Darm von dem Ectoderm abgelöst und dazwischen haben sich die Seitenplatten eingeschoben, welche unter dem Darne zusammengetroffen sind und hier die mediane weite Subintestinalvene umschliessen. Vor der Stelle des Afters theilt sich die Subintestinalvene in ihre beiden Wurzeln (die beiden Caudalvenen), welche an den Seiten des Schwanzdarmes verlaufen. Wo sich der After bilden wird, ist schon in der Oberflächenansicht leicht zu erkennen; der Darm ist in der Aftergegend ein hohes aber nicht sehr weites Rohr und man sieht an der unteren Contur des Schwanzes vor dem Beginn des Schwanzflossensaumes eine schmale mediane Vortreibung, welche durch diesen Theil

breitet und bald als etwas Selbständiges erscheint“ (No. 5, 3. Aufl., S. 148).

1) Von den in der Arbeit No. 32 gegebenen Abbildungen beziehen sich die Figg. 12, 13 und 14 auf ein Stadium, welches nur wenig jünger war, als das vorliegende; Fig. 12 zeigt einen vor dem Anfang der Extremitätenleiste, Fig. 13 einen im Anfang der Extremitätenleiste gelegenen Querschnitt. Die Entstehung der Extremitätenleiste wird l. c. S. 388 und 390 besprochen.

2) Es erschien nicht nöthig Schnitte abzubilden, welche durch den hinteren Theil des Embryo gehen, da Schwarz (No. 27) solche Schnitte beschrieben hat, welche sich theils auf ein jüngerer (l. c. Fig. 23–26), theils auf ein etwas älteres Stadium (l. c. Fig. 27–34) beziehen.

des Darmrohres verursacht ist (vergl. Schwarz l. c. Fig. 25, 26, 28—30.). Dieser Theil des Darmrohres entspricht der späteren Kloake, und die Afteröffnung entsteht am vorderen Ende desselben. Da in der Aftergegend der Darm mit dem Ectoderm in Berührung tritt, müssen die Seitenplatten (welche vor dieser Stelle median unter demselben zusammentreffen) getrennt werden, und ist der Verlauf des freien unteren Randes derselben durch eine Absetzung schon am Oberflächenbild in der Kloakengegend zu erkennen (Fig. 9 a bei *). Im Schwanztheil ist innerhalb der Seitenplatten kein Lumen (Leibeshöhle) mehr entwickelt. Der hinter der Kloakenanlage folgende Theil des Schwanzdarms unterliegt in den nächsten Stadien einer fortschreitenden Verengerung, von welcher aber in dem vorliegenden Stadium nur die erste Andeutung zu erkennen ist. Am Schwanzende trifft man den *Canalis neurentericus*, an dessen unterem Ende der Schwanzdarm späterhin durch relative Weite sich auszeichnet und so das Schwanzbläschen (*caudal vesicle* Balfour) bildet. Vor dem *Canalis neurentericus* fließt die Chorda mit dem Entoderm und dann mit dem Medullarrohr zusammen. In der Nähe des Canals treten die Seitenplatten an ihrem unteren Rande mit dem Entoderm in Verbindung; unter und hinter dem *Canalis neurentericus* trifft man die Zellmasse des Schwanzknopfes, welche weiterhin der Verlängerung der Mesodermstreifen dient. Die Querschnittsbilder des Schwanzendes sind ganz ähnlich den Fig. 24 II—V, welche sich auf den jüngeren Embryo beziehen. Der Schwanzknopf ist stets ein Ort lebhafter Zellvermehrung, und werden Mitosen häufig in demselben getroffen.

An der Blastodermscheibe ist zu beachten, dass die Ränder derselben hinter dem Embryo eine Strecke weit median sich vereinigt haben. Man kann diese Erscheinung so auffassen, dass die Nahtbildung, durch welche der Darm an der Unterseite des Schwanzes zum Verschluss kam (vergl. S. 86 u. 88), sich auf die Ränder der Blastodermscheibe fortgesetzt hat (Balfour Nr. 1, S. 81). In dem vorliegenden Stadium ist in der Blastodermscheibe und zwar unter dem *Splanchnopleur* ein Gefäßnetz entwickelt. Man sieht an Fig. 9 zwei Gefäße, welche hinter dem Pericardium hervortreten, sich nach den Seiten wenden und in ein Capillarnetz auflösen, und ferner die beiden den Rand der Blastodermscheibe

begleitenden Gefässe, welche, soweit die beiden Blastodermränder vereinigt sind, nebeneinander verlaufen und von hinten her in den Bauchnabel eintreten. Nach der Darstellung von Balfour (Nr. 1, Tafel VIII) und Paul Mayer (Nr. 15, S. 346 u. f.) sind die erstgenannten Gefässe als die Dotterarterien, die letztgenannten als die Dottervenen anzusehen. Wie Paul Mayer gezeigt hat, treten die Dottervenen am Hinterende des Darmnabels mit der Subintestinalvene in Verbindung und wird das Blut dieser Gefässe durch die grosse, an der linken Seite des Darmnabels verlaufende Vene zum Herzen geführt. Die Dotterarterien sind Zweige der in der Vorniere (vgl. Rückert Nr. 22a) aus der Aorta entspringenden und auf der rechten Seite des Darmnabels herablaufenden grossen Arterie, welche Paul Mayer als Nabelarterie¹⁾ bezeichnet.

Freiburg i. Br., September 1891.

Nachtrag.

Herr Dr. V. Häcker hatte die Güte, uns über die Circulation folgende Beobachtungen mitzutheilen, welche er Ende October d. J. in der zoologischen Station zu Neapel an einigen Pristiurus-Embryonen gemacht hat. Nach Abhebung eines Theiles der Eikapsel konnte man durch Goldchloridlösung ($\frac{1}{2}$ ‰) die Gefässe auf dem Dotter sichtbar machen; das Blastoderm hatte schon etwas mehr als die Hälfte des Dottersackes umwachsen. Die auf der rechten Seite des Darmnabels auf den Dotter herabsteigende Nabelarterie geht nach vorn und gabelt sich vor dem Kopfe des Embryo in zwei Dotterarterien, welche sich nach rechts und links wenden und nach hinten umbiegen (wie Balfour gezeichnet hat). Während an ihrer Umbiegungsstelle keine Seitenverzweigungen zu beobachten sind, geben sie in ihrem weiteren Verlaufe zahlreiche anastomosirende Gefässe ab, welche nach hinten gehend ihr Blut in die am Rande des Blastoderms

1) Bei Teleostierembryonen ist offenbar die Arteria mesenterica (No. 33, S. 623), welche im Bereich der Vorniere entspringt und auf der rechten Seite des Darmes nach der Leber geht, der Nabelarterie der Selachier homolog.

verlaufenden Venen ergiessen; die beiden grossen Dottervenen (Randvenen) treten von hinten her in einen weiten venösen Gefässraum ein, welcher am hinteren Umfang des Darmnabels sich ausdehnt und aus welchem dann das Blut (wie Paul Mayer) angibt) durch ein weites Gefäss auf der linken Seite des Darmnabels zum Herzen geführt wird.

Litteratur-Verzeichniss.

1. F. M. Balfour, A Monograph on the development of the Elasmobranch Fishes. London 1878. Reprinted from the Journal of Anat. and Physiol. for 1876, 1877 and 1878.
2. J. Beard, On the development of the Common Skate (*Raja batis*). Rep. Fish. Board. Edinburg 1890.
- 2a. — The Origin of the segmental duct in Elasmobranch. Anatom. Anzeiger No. 21, 1887.
3. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mitth. aus der zoolog. Station zu Neapel. IX. Bd. 1890.
- 3a. — Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IV. Kiemenbogen der Selachier. VI. Flossen der Selachier. Mitth. aus der zoolog. Station zu Neapel. V. Bd. 1884.
4. — Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. Mitth. aus der zoolog. Station zu Neapel VI. Bd., 1886.
5. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 1. Aufl. 1886, 2. Aufl. 1888, 3. Aufl. 1890.
6. — Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft XVI. Bd., 1883.
7. W. His, Ueber die Bildung der Haifischembryonen. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Vol. II, 1877.
8. C. K. Hoffmann, Sur l'origine du feuillet blastodermique moyen chez les poissons cartilagineux. Archives Néerlandaises T. XVIII.
9. Kastschenko, Zur Entwicklungsgeschichte der Selachier. Anat. Anzeiger 1888, S. 445.
- 9a. Killian, Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhandl. d. anatomischen Gesellschaft auf der Versammlung zu München 1891, S. 85.
10. J. Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abth. 1884.
- 10a. — Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Archiv für Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1885.
- 10b. — Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13–35 Urwirbeln. Archiv für Anatomie u. Phys. Anat. Abth. 1891.

11. A. Kowalevsky, Development of *Acanthias vulgaris* and *Mustelus laevis* (Russisch). Verhandl. der Naturforscher - Gesellschaft in Kiew Vol. I, 1870.
12. R. Leuckart, Ueber die allmähliche Bildung der Körpergestalt bei den Rochen. Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. II.
13. Fr. Leydig, Beiträge zur mikrosk. Anatomie und Entwicklung der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
14. A. W. Malm, Bitrag till Kaennedom om utvecklingen of *Rajae*. Konigl. vetenskaps akademiens foerhandlingar. Stockholm 1876.
15. Paul Mayer, Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mittheil. d. Zool. Station zu Neapel Bd. VII.
16. Joh. Müller, Glatte Hai des Aristoteles und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwicklung des Eies. Berlin 1840.
- 16a. A. Oppel, Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbelthieren. Jena 1891.
17. Perenyi, Embryologie von *Torpedo*. Vorl. Mitth. Zoolog. Anz. 1886, S. 433.
18. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrbuch 15. Bd., 1889.
19. J. Rückert, Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Biolog. Centralblatt Bd. 8, 1888.
20. — Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.
21. — Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei *Torpedo*. Anat. Anzeiger 1887.
22. — Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anatom. Anzeiger 1889.
- 22a. — Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. für Anat. u. Phys. Anatom. Abth. 1888.
23. S. L. Schenk, Die Eier von *Raja quadrimaculata* innerhalb der Eileiter. Sitzungsber. der k. Akad. Wien. Vol. LXXIII, 1873.
24. A. Schneider, Zur frühesten Entwicklung besonders der Muskeln der Elasmobranchier. Mit 1 Tafel. Zoolog. Beiträge herausgegeben von Anton Schneider. Bd. II, Heft 3, 1890.
25. Alex. Schultz, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereies. Arch. für mikr. Anat. Vol. XI, 1875.
26. Alex. Schultz, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische. Archiv für mikrosk. Anat. Vol. XIII, 1877.
27. D. Schwarz, Untersuchungen über das Schwanzende bei den Embryonen der Wirbelthiere. Diss. Strassburg 1889. Auch erschienen in Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 48.
28. C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Vol. II, 1875.
29. S. Swaen, Études sur le dév. de *Torpedo*. Archives de Biologie. T. VII, 1887.

- 29a. — Etude sur le dével. des feuillets et des premiers îlots sanguins dans le blastoderme de la Torpille. Extraits des bull. de l'Acad. R. de Belg. 3. Sér. T. IX, 1885.
30. van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandelingen der K. Akademie van Wetenschappen. Amsterdam 1883.
- 30a. — Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 33, 1889.
31. Wymann, Observations on the development of Raja batis. Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. IX, 1864.
32. H. E. Ziegler, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 32, 1888.
33. — Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 30, 1887.
34. — Die Entstehung des Blutes der Wirbelthiere (Vortrag). Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. IV. Bd., 1889.
35. — Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Thierreich. Biolog. Centralblatt Bd. XI, 1891.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III—IV.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Torpedo ocellata* Rud.

- Fig. 10. Grundriss eines Embryo des Stadiums B. Der Bereich der Gastralhöhle ist durch gelben Ton angegeben. Das Mesoderm ist schraffirt eingezeichnet; eine dunkle Linie, welche sich am Rande der Schraffirung hinzieht, bedeutet die Mesodermbildungsline. Kn Blastocoelblase (s. S. 62).
- Fig. 11. Oberflächenbild eines Embryo des Stadiums B. Rk Randkerbe.
- Fig. 12 I—IX. Querschnitte desselben Embryo; die Lage derselben ist in Fig. 10 und 11 eingezeichnet. Vergrößerung 70. Mit * ist der axiale (gastrale) Theil, mit ** der periphere (peristomiale) Theil der Mesodermbildungsrinne bezeichnet. a M axiales (gastrales) Mesoderm, pM peripheres (peristomiales) Mesoderm. Meg Megasphäre. Kn Blastocoelblase. dk Dotterkerne. Ec Ectoderm, En Entoderm, DEn Dotterentoderm.
- Fig. 13. Theil eines zwischen 12 I und 12 II gelegenen Schnittes; es ist nur der Rand der Blastodermscheibe gezeichnet, und in diesem sieht man eine Mitose (s. S. 61).
- Fig. 14. Theil des Schnittes Fig. 12 II, welcher die auf diesem Schnitt getroffene Megasphäre und ihre nächste Umgebung zeigt.

Fig. 15 u. 16. Längsschnitte eines Embryo im Stadium B. Vergrößerung 70. Kn Blastocoelblase. Meg Megasphäre. Fig. 15 stellt den medianen, Fig. 16 einen an der Grenze des Embryonalschildes gelegenen Schnitt dar. Mit * ist die Mesodermbildungsrinne bezeichnet.

Fig. 17. Oberflächenbild des Embryo in einem Stadium, welches zwischen C und D liegt.

Fig. 18 u. 19 I—IX beziehen sich auf das Stadium D. Fig. 18 stellt den Grundriss dar. Kn Blastocoelknopf. Bl Blutinsel. Gr innere Grenze des peripheren Mesoderms. Die dunkle in den Schwanzlappen verbreiterte Linie bedeutet die Mesodermbildungsline, d. h. den Zusammenhang des Entoderms und des Mesoderms. Die punktierte Linie ist die Grenze der Gastralhöhle. — Fig. 19 I—IX sind ausgewählte Schnittbilder in der Reihenfolge von vorn nach hinten geordnet. Vergrößerung 50. In allen Schnittbildern sind Mesoderm und Chorda in hellerem Tone gehalten als Ectoderm, gastrales Entoderm und Dotter-Entoderm. Der Dotter ist stets durch gelben Ton bezeichnet, und man sieht die in demselben liegenden Dotterkerne. Bei ** ist die periphere (peristomeale) Mesodermbildungsrinne erkennbar. Durch den Embryoleib gehen 182 Schnitte und vom Kopfende gezählt ist Fig. I der 12., Fig. II der 30., Fig. III der 54., Fig. IV der 75., Fig. 5 der 100., Fig. VI der 144., Fig. VII der 152., Fig. VIII der 160. und Fig. IX der 170. Schnitt. In Fig. 19 V bedeutet Ec Ectoderm, M Mesoderm, DEn Dotterentoderm.

Fig. 20 u. 21 I—X beziehen sich auf das Stadium F. Fig. 20 Grundriss. Kn Blastocoelknopf. Bl Blutinsel. Gr innere Grenze des peripheren Mesoderms. mh Mittelhirn. Kg Kiemengegend. Mit * ist der offene Theil des Gehirns bezeichnet.

Fig. 21 I—X sind ausgewählte Schnittbilder in der Reihenfolge von vorn nach hinten geordnet. Vergrößerung 50. Bl Blutinsel. Bezeichnungen sonst wie bei Fig. 19 I—IX. Durch den Embryoleib gehen 203 Schnitte und vom Kopfende gezählt ist Fig. I der 22., Fig. II der 42, Fig. III der 66., Fig. IV der 83., Fig. 5 der 110., Fig. VI der 152., Fig. VII der 166., Fig. VIII der 173., Fig. IX der 186., Fig. X der 192. Schnitt.

Fig. 22. Embryo aus dem Stadium G. Oberflächenansicht. Vergrößerung 10.

Fig. 23. Embryo aus dem Stadium H als Präparat im durchfallenden Lichte betrachtet. Vergrößerung 12. Pc Pericardium. Ksp I erste Kiemenspalte (Spritzloch). a Stelle des Afters.

Fig. 24 I—V. Schnitte durch den hinteren Theil des Leibes desselben Embryo. Vergrößerung 50. Der Schnitt I liegt eine Strecke weit vor dem After, die Schnitte Fig. II—V in der Gegend des Canalis neurentericus. Vom Hinterende her gezählt ist Fig. V

der 17., Fig. IV der 28., Fig. III der 37., Fig. II der 46. und Fig. I der 142. Schnitt. schwk Schwanzknopf.

Fig. 25. Kopftheil eines Embryo im Stadium I—K als Präparat im durchfallenden Lichte betrachtet zum Vergleich mit dem Oberflächenbild Fig. 9. N Nasengrube, Oc Augenblase, Mh Mittelhirn, Aud Ohrbläschen, Kb Kieferbogen, hy Hyoidbogen, Pc Pericardium, c Herzschnlauch, l linkes Leberdivertikel, 4. V. vierter Ventrikel, V Trigeminusganglion, VII VIII Facialis-Acusticus-Ganglion, IX Glossopharyngeus.

Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus.

Von

Prof. Dr. Michael von Lenhossék in Basel.

Hierzu Tafel V.

Die glänzenden Erfolge, welche die Anwendung der Golgischen Methode bei Wirbelthieren ergah, veranlassten mich in letzter Zeit, sie auf einem Gebiet zu versuchen, wo sie meines Wissens noch nicht in Anwendung gezogen wurde, nämlich zur Erforschung des Nervensystems wirbelloser Thiere. Zwar sind wir über dieses Thema erst unlängst, Dank dem unermüdllichen Eifer des hochverdienten G. Retzius, mit einer bahnbrechenden, eine Fülle neuer Thatsachen und Gesichtspunkte erschliessenden Arbeit¹⁾ beschenkt worden, an die sich bald auch die schönen Untersuchungen Biedermann's²⁾ anschlossen, doch schien es mir immerhin von Werth, einerseits die von diesen Forschern mit Hülfe der Ehrlich'schen Methylenblaufärbung gewonnenen Befunde mit einem anderen Verfahren

1) Gustaf Retzius, Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. I. Stockholm 1890.

2) W. Biedermann, Ueber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften Bd. 25, 1891.