Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere.

III. Teleosteer.

Von

Dr. Paul Samassa,

Privatdocent in Heidelberg.

Mit Tafel XII und XIII.

Eingegangen am 25. Januar 1896.

Trotz der großen Zahl von Arbeiten, die über die Entwicklung der Teleosteer handelt, kann von einer einheitlichen Auffassung der Keimblätterbildung in dieser Gruppe noch nicht die Rede sein; neben anderen Umständen liegt die Schuld wohl vor Allem auch daran, dass eine vergleichende Verwerthung des Thatsachenmaterials, das sich über so viele Arten erstreckt, wie in keiner anderen Wirbelthierklasse, noch völlig aussteht. Eine so umfassende Aufgabe liegt natürlich nicht in meiner Absicht; es konnte sich für mich nur darum handeln, aus eigener Anschauung die Keimblätterbildung in dieser Gruppe kennen zu lernen und ich musste mich hierbei auf die leicht erreichbaren Salmoniden beschränken, so vielversprechend auch eine vergleichende Untersuchung verschiedener Teleosteergattungen gewesen wäre. — Zur Verfügung¹⁾ standen mir *Salmo salar*, *fario* und *irideus*, wegen der größeren Leichtigkeit der technischen Bearbeitung²⁾ habe ich mich jedoch hauptsächlich an den Lachs und die amerikanische Forelle gehalten. An zusammenhängenden Darstellungen der Salmonidenentwicklung fehlt es nicht, so dass ich mich darauf beschränken kann, die für meine Zwecke wesentlichen Punkte herauszugreifen und eingehender zu behandeln.

Furchung und Dotterkerne.

Wie ich in der ersten Studie³⁾ bei Selachiern die Herkunft der Dotterkerne zunächst in Betracht gezogen habe, um ihr Verhältnis zu den Keimblättern festzustellen, so scheint mir dies auch hier die nächste Aufgabe zu sein. Verschiedene Angaben in der Litteratur zwingen mich hierbei auch auf die Furchung etwas einzugehen. Ohne hier irgendwie einen vollständigen historischen Exkurs über die Entwicklung unserer Kenntnisse über die Dotterkerne der Teleosteer geben zu wollen, erinnere ich bloß daran, dass AGASSIZ und WHITMAN⁴⁾, welche die Entstehung der Dotterkerne (Periblastkerne) aus den Randzellen der Keimscheibe zuerst behaupteten, damit die Grundlage zu der gegenwärtig am meisten verbreiteten Auffassung gelegt haben; damit war zunächst den Angaben zahlreicher früherer Autoren, welche die Dotterkerne durch freie Kernbildung entstehen ließen, der Boden entzogen; dessgleichen der Annahme C. K. HOFFMANN'S⁵⁾, dass die erste Furchungsspindel radial stehe und der untere der beiden ersten Furchungskerne den Dotterkernen den Ursprung gebe. Nun sollen nach AGASSIZ und WHITMAN schon im 16zelligen Stadium die Randzellen der Keimscheibe mit der darunterliegenden, unter der ganzen Keimscheibe kontinuierlichen Plasmaschicht, die als Periblast bezeichnet wird, im Zusammenhange stehen; andererseits erklärte C. K. HOFFMANN in einer späteren Arbeit⁶⁾ seine früheren Angaben zwar für irrthümlich, behauptete aber nunmehr, gestützt auf Beobachtungen am Lachs, dass auf das achtzellige Stadium eine äquatoriale Theilung folge und die daraus resultirenden, dem Dotter anliegenden Zellen als die Stammzellen der Periblastkerne anzusehen seien. Bei beiden Auffassungen wäre daher die Entstehung der Dotterkerne in ein sehr frühes Furchungsstadium verlegt und dies nöthigt auch auf die Furchung genauer einzugehen.

Zunächst Einiges über die Art der Bezeichnungen. Zwischen der homogenen Dotterkugel und der protoplasmatischen Keimscheibe liegt bei Teleosteen eine von zahlreichen Fettkugeln durchsetzte Schicht, in der der Dotter stellenweise körnig zerfallen erscheint; im Anschluss an BAMBEKE⁷⁾ bezeichne ich dieselbe als Zwischenschicht (*conche intermédiaire*). Wie nun AGASSIZ und WHITMAN beschreiben, sondert sich bei *Ctenolabrus* durch den Process der Furchung eine dünne protoplasmatische Schicht von den darüberliegenden Zellen, die, wie schon erwähnt, mit den Randzellen zusammenhängt und auch über den Bereich der Keimscheibe hinaus eine Strecke

weit den Dotter überzieht; diese Protoplasmaschicht, die also zwischen den gefurchten Keim und die Zwischenschicht zu liegen kommt, wird von den genannten Autoren als Periblast bezeichnet. Sie existiert, wie ich gleich bemerken will, bei Salmoniden in dieser Form nicht. Schon im 16zelligen Stadium beginnt bei *Salmo salar* die Abgrenzung der an die Zwischenschicht stoßenden Zellen, die bald sehr scharf und deutlich ist. Von einer Spalte unter den Zellen ist bei Salmoniden ebenso wenig etwas zu sehen wie von einer die Zwischenschicht bedeckenden Protoplasmaschicht; nur im Umkreise der Keimscheibe findet sich auf dem Dotter beim Lachs eine dünne Plasmasschicht, die übrigens bei der Regenbogenforelle fast verschwindend ist. Es ist dies das Einzige, was man in den frühen Stadien der Furchung als Periblast bezeichnen kann; wie dann später neues Material dem Periblast von Seite der Furchungszellen zuwächst, werde ich noch zu erörtern haben.

Ich kehre nunmehr zur Furchung zurück und bestätige für den Lachs die Angaben, die H. E. ZIEGLER⁵⁾ und C. K. HOFFMANN⁶⁾ gemacht haben, dass nämlich in der Regel auf das achtzellige Stadium eine äquatoriale Theilung folgt. Doch ist dies, wie HOFFMANN bereits angiebt, nicht regelmäßig der Fall. Die äquatoriale Theilung kann schon früher eintreten; mir ist ein Fall zu Gesicht gekommen, in dem bereits im achtzelligen Stadium die Zellen in zwei Schichten zu je vier über einander lagen. Andererseits habe ich ein 16zelliges Stadium getroffen, in dem zehn Zellen oberflächlich lagen und nur sechs an den Dotter grenzten. Aus all dem geht hervor, dass ebenso wie in der Konfiguration der Zellen im achtzelligen Stadium eine große Mannigfaltigkeit herrscht, die Furchung bei Salmoniden überhaupt die Neigung hat, zu variiren. Da auch HENNEGUY⁹⁾ für die Bachforelle angiebt, dass auf das achtzellige Stadium eine äquatoriale Theilung folgt, so wird man dies doch für die Regel bei Salmoniden ansehen müssen. Dass diese Regel aber keineswegs für alle Teleostee gilt, lehrt die Litteratur zur Genüge; ich greife nur heraus, dass nach AGASSIZ und WHITHMAN bei *Ctenilabrus* nach dem 16zelligen Stadium die äquatoriale Theilung der centralen Zellen erfolgt, während bei *Cristiceps* dies nach den Beobachtungen FUSARI's¹⁰⁾ erst nach dem 32zelligen Stadium der Fall ist.

Ich musste auf diesen Punkt etwas genauer eingehen, weil C. K. HOFFMANN aus dem erwähnten Verhalten beim Lachs Schlüsse gezogen hat, denen ich in keiner Weise zustimmen kann. Zunächst

sind die weiteren Beobachtungen HOFFMANN's über das Schicksal der dem Dotter anliegenden Zellen des 16-zelligen Stadiums völlig unrichtig: nach den Angaben dieses Autors sollen dieselben den Periblast liefern. Davon ist gar keine Rede; die an die Zwischenschicht anstoßenden Zellen grenzen sich bald scharf vom Dotter ab. Während ich in einer Serie das 16-zellige Stadium nach 32 Stunden ¹¹⁾ antraf, beginnt die Bildung der Periblastkerne erst zwischen 60 und 70 Stunden in der Weise, die ich noch genauer schildern werde. Die weitere Annahme HOFFMANN's, dass diese Theilung der Äquatorialtheilung der Amphibien entspricht und dass wahrscheinlich die obere Zellschicht das Ektoderm, die untere das Entoderm repräsentirt, bedarf einer eingehenderen Erwägung: denn wenn auch meine Beobachtungen über die weitere Entwicklung von denen HOFFMANN's abweichen, so könnte ich doch die Möglichkeit eines solchen Verhaltens nicht ohne Weiteres abweisen. Es ließe sich zunächst nur sagen, dass ein positiver Beweis für ein solches Verhalten sich nicht erbringen lässt: denn da die Abkömmlinge der unteren Zellen sich in nichts von denen der oberen unterscheiden, ist es ganz unmöglich, ihre späteren Schicksale zu verfolgen. Es giebt aber eine Thatsache, die direkt gegen die erwähnte Annahme spricht; die Keimscheibe hat im 16-zelligen Stadium ellipsoidische Gestalt, ruht aber nicht im Äquator, sondern tiefer unten dem Dotter auf, so dass Zellen der unteren Schicht theilweise an der äußeren Begrenzung der Keimscheibe theilnehmen. Im weiteren Verlauf der Furchung entstehen in Folge dessen eine Anzahl von Zellen aus der unteren Schicht des 16-zelligen Stadiums, die an der äußeren Begrenzung des Keimes Antheil haben, und demnach später zur Deckschicht des Ektoderms werden. Daher kann man auch diese zweite Annahme HOFFMANN's mit Sicherheit zurückweisen.

Von den weiteren Furchungsstadien ist die bereits erwähnte Thatsache bemerkenswerth, dass die an die Zwischenschicht stoßenden Zellen gegen dieselbe scharf abgegrenzt sind; dies hindert nicht, dass sich in denselben Dotterpartikel finden, die übrigens bei etwas vorgertückterer Furchung auch in central und sogar in oberflächlich gelegenen Zellen anzutreffen sind. Aber nicht nur die basalen Zellen haben ihre Begrenzung, sondern auch die am Rande gelegenen sind gegen die anstoßende Periblastschicht durchaus deutlich abgesetzt, so dass zu dieser Zeit dem allseitig scharf abgegrenzten zelligen Keim die noch völlig kernlose Dottermasse gegenübersteht.

Gegen Ende des dritten Entwicklungstages beginnt die Bildung der Periblastkerne. Die Randzellen legen sich der Zwischenschicht breiter an; man kann in günstigen Fällen sehen, wie die Grenze der Zellen gegen die Zwischenschicht zum Theil schon aufgelöst ist, zum Theil noch besteht (Fig. 1). Schließlich verschmilzt die Zelle vollständig mit dem am Rande bereits vorhandenen Periblast und der Zwischenschicht. Es kann dann noch eine zweite Zelle an derselben Stelle mit dem Periblast verschmelzen; dass es noch mehrere sind, konnte ich nicht beobachten, es erscheint mir auch nicht wahrscheinlich. Durch diese Vorgänge gewinnt der Periblast am Rande eine beträchtliche Protoplasmamasse und Kerne, so dass man nunmehr von einem Periblastring sprechen kann, der unterhalb des Randes der Keimscheibe gelegen ist. Etwas später als am Rande beginnt die Verschmelzung an der Basis der Keimscheibe. Man sieht in Fig. 2 zwei Zellen, von denen die eine beinahe ganz, die andere erst zur Hälfte mit der Zwischenschicht verschmolzen ist. Diese Verschmelzungen finden an der ganzen Basis in gewissen Abständen statt. Auffallend ist hierbei, dass einige Zeit nach derselben nur mehr wenig von Protoplasma der Zellen zu sehen ist, während sich dasselbe am Rande vollständig erhält. Die Kerne liegen meist stark abgeplattet an der Grenze der Zwischenschicht. Im Periblastring ist in den folgenden Stadien die Vermehrung der Kerne eine sehr lebhaft; sie ist zunächst mitotisch, weist aber bereits gewisse Anomalien auf, wie HENNEGUY¹²⁾ gezeigt hat. Als Abschluss der Furchung kann man ein Stadium von 114 Stunden betrachten, von dem ich in Fig. 3 einen Durchschnitt wiedergebe. Man sieht an demselben einen linsenförmigen Keim, der mit Ausnahme der Deckschicht aus runden, locker beisammenliegenden Zellen besteht und mit seinem größten Durchmesser dem Dotter aufsitzt. Im Periblastring finden sich zahlreiche Kerne, die sich amitotisch lebhaft theilen; innerhalb des Ringes finden sich Kerne nur in bestimmten Abständen; sie sind, wie schon erwähnt, meist abgeplattet und nur von wenig Protoplasma umgeben.

In ähnlicher Weise, wie ich es im Vorstehenden gethan habe, schildert OELLACHER²²⁾ die Entstehung der Dotterkerne innerhalb des Periblastringes; er braucht hierbei den charakteristischen Ausdruck, dass sich die Zellen in den Dotter »eingraben«.

HENNEGUY hat merkwürdiger Weise in seiner ausführlichen Arbeit⁹⁾ über die Entwicklung der Bachforelle die Entstehung der Dotterkerne nicht verfolgt; er nimmt an, dass ähnlich, wie es

AGASSIZ und WHITMAN für *Ctenolabrus* beschrieben haben, die Randzellen die Dotterkerne liefern und diese dann unter dem Keim gegen das Centrum hin wandern. Die letztere Ansicht ist, wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht, falsch. Ebenso unrichtig ist seine Behauptung, dass der Periblast Zellen abschnüre, die dem Keime zuwachsen. — Neuerdings hat H. VIRCHOW ¹³⁾ über die Periblastkerne einige Angaben gemacht, die mir angesichts meiner eigenen Beobachtungen schwer verständlich sind. Nach VIRCHOW soll sich bereits in ziemlich frühem Stadium ¹⁴⁾ an der Basis der Keimscheibe ein »Dottersyncytium« finden, das im Centrum am dicksten ist und mehrere Reihen von Kernen beherbergt; von diesem centralen Syncytium soll sich dann das Randsyncytium absondern, während das centrale Syncytium nach wie vor bestehen bleibt und auch durch eine dünne kernführende Protoplasmaschicht mit ersterem in Verbindung bleibt. Ich kann dagegen nur sagen, dass ich von einem »centralen Syncytium« niemals das geringste bei *Salmo salar* und *irideus* gesehen habe, und dass mir, trotzdem ich von 12 zu 12 Stunden Eier konservirt habe, Bilder, wie sie VIRCHOW in Fig. 1 und 2 wiedergiebt, niemals zu Gesicht gekommen sind. Dass eine schlechte Konservirung VIRCHOW getäuscht haben sollte, lässt sich bei einem so erfahrenen Forscher doch nicht annehmen; näher liegt wohl der Gedanke, dass es sich um einen pathologischen Fall handle; der Fall, den ich im Anhange beschreibe, könnte mich in dieser Auffassung bestärken.

Es erübrigt mir noch, die Bildung der Dotterkerne bei Salmoniden mit demselben Process bei anderen Knochenfischen zu vergleichen. Gegenüber den Vorgängen, die AGASSIZ und WHITMAN bei *Ctenolabrus* beschreiben, herrschen jedenfalls sehr wesentliche Unterschiede. Während bei *Ctenolabrus* — theoretisch genommen — der Dotter niemals kernfrei wird, ist dies bei Salmoniden während einer längeren Epoche der Furchung der Fall; während bei ersteren die central gelegenen Dotterkerne durch Einwanderung vom Rande her gebildet werden, geschieht dies bei letzteren durch einen Vorgang, der bei *Ctenolabrus* überhaupt kein Analogon hat. Vergleicht man die Litteratur, so findet man, dass diese Gegensätze durch zahlreiche Übergänge verbunden sind. WENCKEBACH ¹⁵⁾ giebt für *Belone* an, dass zwar einerseits die Randzellen während der ganzen Furchung mit dem Periblast zusammenhängen und Dotterkerne in der von AGASSIZ und WHITMAN geschilderten Weise erzeugt werden, außerdem aber auch weitere Dotterkerne dadurch gebildet werden,

dass völlig scharf abgegrenzte Zellen mit dem Periblast verschmelzen; derselbe Autor schildert von einem pelagischen Ei unbekannter Species, dass Furchungszellen an der Basis der Keimscheibe mit dem Dotter verschmelzen. Eine andere Modifikation der Bildung der Dotterkerne schildert M. v. KOWALEWSKI¹⁶⁾ für *Carassius*. Daraus geht hervor, dass in Bezug auf die Bildung der Dotterkerne auch innerhalb der Gruppe der Teleosteer beträchtliche Verschiedenheiten herrschen; welche Form wir hierbei als die ursprünglichste anzusehen haben, werde ich im theoretischen Theil erörtern.

Bezüglich des Schicksals und der Bedeutung der Dotterkerne stehe ich völlig auf der Seite jener Forscher, die wie AGASSIZ und WHITMAN¹⁾, WENCKEBACH¹⁵⁾, ZIEGLER¹⁷⁾ u. A. jede Betheiligung derselben am Aufbau des Embryonalleibes in Abrede stellen. Während der Furchung kann von einem Abschnüren von Zellen von Seite des Periblasts eben so wenig die Rede sein, wie von einer Betheiligung desselben an der Bildung des Darmes; dessgleichen ist es nicht schwer, sich von der Richtigkeit der Beobachtungen ZIEGLER's bezüglich der Blutbildung zu überzeugen. Die Dotterzellen haben lediglich die Aufgabe, den Dotter resorptionsfähig zu machen, und sie gehen mit demselben zu Grunde.

Keimblätterbildung.

Die gegenwärtig am meisten verbreitete Ansicht über die Bildung der primären Keimblätter ist die, dass das primäre Entoderm durch eine Einstülpung (Umschlag) des Blastodermrandes entstehe; GOETTE¹⁸⁾ war der Erste, der diese Ansicht aussprach, gleichzeitig aber betonte, dass die Deckschicht an diesem Process keinen Antheil habe. Allgemeine Anerkennung fand die Umschlagstheorie jedoch erst, nachdem HAECKEL dieselbe in den Dienst der Gastraeatheorie gestellt hatte; im Gegensatz zu GOETTE nahm er aber an¹⁹⁾, dass die Deckschicht am Umschlag auch betheiligt sei; doch konnte diese Ansicht nur wenige Anhänger²⁰⁾ gewinnen, da die Evidenz doch allzusehr gegen dieselbe spricht. Die von den älteren Autoren²¹⁾ vertretene Annahme der Keimblattbildung durch Delamination fand nach GOETTE noch in OELLACHER²²⁾, HIS²³⁾ und in neuerer Zeit in J. RYDER²⁴⁾ Anhänger.

Ich werde im Nachstehenden den Nachweis zu führen suchen, dass die so allgemein anerkannte Umschlagstheorie in den That-sachen nicht begründet ist; es dürfte aber nicht ohne Interesse sein,

kurz die Frage zu erörtern, wieso dieselbe zu so großer Geltung gelangen konnte. Was das Thatsächliche anlangt, so liegt es zweifellos daran, dass man zwei ziemlich entfernte Stadien mit einander verknüpft, die Einzelheiten der Entodermbildung aber nicht verfolgt hat; ist ein gewisses Stadium einmal erreicht, dann kann man es dem Entoderm nicht mehr ansehen, wie es entstanden ist, und die Annahme, es sei dies durch Einstülpung erfolgt, scheint ganz plausibel. Ein viel stärkerer Grund war freilich der Rückhalt, den diese Deutung an der Gastraeatheorie fand; da man in dieser Einstülpung die gesuchte Gastrulation gefunden zu haben glaubte, so erschienen eben die Thatsachen mit der Theorie in so gutem Einklange, dass jeder Anlass zu einer kritischen Prüfung fortfiel. Daraus resultirt denn auch, dass in neueren Arbeiten der Umschlag als eine ganz feststehende Thatsache behandelt wird, und in Folge dessen diese Vorgänge überhaupt wenig Beachtung erfuhren. Im Voraus will ich bemerken, dass ich, wenn ich auch die Einstülpungstheorie verwerfe, darum doch nicht zu der Delaminationstheorie in der Form zurückkehre, wie sie von OELLACHER, HIS, RYDER vertreten wird; denn diese Autoren verlegen die Abspaltung mindestens für das Mesoderm in ein viel zu spätes Stadium, von anderen Differenzpunkten zunächst abgesehen ²⁵⁾.

Ich gehe in meiner Betrachtung der Keimblattbildung von dem letzten Stadium der Furchung aus, einer Keimscheibe von 114 Stunden, von der Fig. 3 einen Durchschnitt wiedergibt. Wir sehen hier außer den oberflächlich gelegenen Zellen, die aber noch nicht mit der Deckschicht identifiziert werden dürfen, die Zellen noch nirgends in einem festen Verbande, sondern locker beisammenliegend und meist von runder Form. Gegen die Zwischenschicht zu findet sich bereits ein unregelmäßiger Spalt und die Zellen haben meist an der Basis ein noch lockereres Gefüge als in der Mitte. Vergleichen wir damit eine Keimscheibe von 140 Stunden, von der Fig. 4 einen Durchschnitt wiedergibt, der mit Sicherheit als ein sagittaler bezeichnet werden kann, so zeigen sich folgende Unterschiede: die ganze Masse des Keims hat ein kompaktes Gefüge angenommen, das nur an der Basis etwas lockerer ist und an das frühere Stadium erinnert; zwischen dem Keim und der Zwischenschicht befindet sich ein ausgedehnter Hohlraum ²⁶⁾, den man als Furchungshöhle ansprechen kann; die wichtigste Veränderung ist aber der Übergang der Keimscheibe von der radiären zur bilateralen Gestalt. Wir sehen nämlich, wie in Fig. 4 der Keim auf der rechten Seite sehr stark

verdünnt ist, während er links mit einer breiten Zellmasse an die Zwischenschicht stößt. Man sieht ferner, wie der Kontour der Zwischenschicht, der sonst eben so wie in Fig. 3 kreisbogenförmig ist, auf dieser Seite von dieser Form abweicht und eine Einbuchtung aufweist, die man ungezwungen auf eine Druckwirkung der Keimscheibe zurückführen kann. Die Verdünnung auf der einen Seite ist übrigens nicht immer so stark, wie dies bei der Keimscheibe der Fig. 4 der Fall ist, der Vorgang, der in Frage kommt, lässt sich aber nirgends verkennen; es handelt sich zweifellos um eine Verschiebung der Zellmasse des Keims gegen den Rand der Keimscheibe, an dem die Bildung des Embryos stattfindet. Hier findet man unter der kompakten Zellmasse eine Schicht von locker liegenden Zellen, welche die erste Anlage einer unteren Zellschicht vorstellen, des primären Entoderms. Diese Zellschicht steht vielfach mit der darüber liegenden Zellmasse in Verbindung; die untere Schicht ist theilweise in die obere verzahnt. Dieser Umstand schließt es völlig aus, dass diese Zellen durch eine Einstülpung oder durch eine Einwanderung der oberen Zellschichten in ihre Lage gekommen sind; denn dann wäre die untere in entgegengesetzter Bewegung begriffen wie die obere, und eine engere Verbindung der beiden Schichten wäre ganz ausgeschlossen. Hingegen ergibt sich ganz von selbst die Deutung, dass die untersten Zelllagen der Keimscheibe, die, wie schon erwähnt, noch eine lockerere Anordnung besitzen, durch die Verschiebung der ganzen Zellmasse hier etwas zusammengedrängt wurden, ohne darum den Zusammenhang mit den darüber liegenden Zellschichten einzubüßen.

Gehen wir zum Stadium von 150 Stunden über (Fig. 5—7), so erscheint am auffallendsten, dass gerade an der Stelle, wo in Fig. 4c die Keimscheibe die größte Dicke hatte, nunmehr die kleinste zu finden ist; die Zellmasse verschiebt sich immer mehr gegen die Ränder der Keimscheibe, wobei aber der embryonale Rand sehr überwiegt. Die untere Zellschicht hat ihren Charakter nicht wesentlich verändert; sie besteht aus einer lockeren Masse von Zellen, die mit der kompakten Masse derselben sowohl gegen den Rand zu, als auch stellenweise mit dem darüber liegenden Theil derselben zusammenhängt. Eine Thatsache, die später sehr auffallend wird, tritt in diesem Stadium in ihrer ersten Andeutung hervor; ein Schnitt, der die Mitte der Keimscheibe trifft (Fig. 7), zeigt, dass die untere Schicht hier mehr Zellen enthält, kompakter ist und fester mit der oberen zusammenhängt, als auf einem mehr lateralen Schnitt (Fig. 5, 6).

An einer Keimscheibe dieses Stadiums habe ich auch die mitotischen Kerntheilungsfiguren nach ihren Richtungen getrennt gezählt, um mich davon zu überzeugen, in welcher Richtung die Zelltheilungen hauptsächlich erfolgen und ob die Einstülpungstheorie vielleicht hier eine Stütze habe. Ich habe bei der Zählung die Schnitte am Rande, an denen von einer unteren Schicht noch nichts zu bemerken ist, weggelassen; in den übrig bleibenden zähle ich 437 Mitosen; von diesen dürften 63 außer Betracht zu lassen sein, da sie in den untersten Schichten liegen und für eine Wachstumsspannung nicht in Betracht kommen können. Von den übrigbleibenden 374 liegen 84 in sagittaler, 128 in frontaler, 84 in radialer Richtung; von den 78 Theilungen in schiefen Ebenen liegen 37 so, dass sie für eine Spannung in sagittaler Richtung in Betracht kommen können. Wenn diese Zählung natürlich auch nicht auf absolute Genauigkeit Anspruch machen kann, so ist sie doch sicher so weit genau, dass man mit Bestimmtheit sagen kann, dass ein Überwiegen der Theilungen in sagittaler Richtung nicht stattfindet. Übrigens würde auch ein positives Ergebnis in dieser Richtung gegen die Thatsache des Zusammenhanges der unteren Schicht mit der darüber liegenden Zellmasse kaum ins Gewicht fallen können. Ich betone hierbei, dass ich bei den stärker vergrößerten Figuren (6, 7, 9—12), die in Betracht kommenden Zellgrenzen durchwegs mit dem Zeichenapparat gezeichnet habe, während selbst in der Monographie HENNEGUY's das die Keimblattbildung wiedergebende Bild recht schematisch ist. Die Annahme aber, dass die untere Schicht sich im entgegengesetzten Sinne bewegt, wie die obere, und dabei trotzdem derartige Verbindungen eingehen kann, bedarf weiter keiner Widerlegung.

Eine Keimscheibe von 164 Stunden zeigt den bisher erst angedeuteten Gegensatz zwischen dem Bereich der Embryonalachse und den seitlichen Partien bereits stark ausgebildet. Wir sehen bei einem in der Mitte geführten Schnitt (Fig. 8, 9) die untere Schicht kompakter, und in ihrer ganzen Breite mit der darüber liegenden verbunden; an den seitlichen Schnitten ist die Scheidung meist vollzogen, mitunter aber doch noch ein Zusammenhang nachzuweisen. Noch ausgeprägter finden wir die Verhältnisse an einer Keimscheibe von 174 Stunden (Fig. 11, 12), wo die untere Schicht auch an Ausdehnung gewonnen hat. Bemerkenswerth sind an dieser Keimscheibe seitliche Schnitte (Fig. 12): wir finden hier eine mit dem Rande kontinuierliche, untere Schicht; durch eine beträchtliche Lücke von derselben getrennt, findet man auch vor derselben noch eine Zellmasse, die

zweifellos der unteren Schicht zuzurechnen ist, mit der oberen aber noch in Verbindung steht. Die Lücke zwischen dem hinteren und dem vorderen Theil der unteren Schicht findet sich auf 18 Schnitten; unter Voraussetzung der Umschlagstheorie wäre es nun ganz verständlich, wie diese vordere Zellmasse in ihre Lage gekommen sein sollte. Es könnte dies ja nur durch die nachrückenden Zellen geschehen sein, und gerade diese fehlen hier. Unter der Annahme aber, dass sowohl die untere wie die obere Schicht in derselben Richtung wachsen, ist das Bild vollkommen verständlich; es zeigt, dass die obere Schicht an dieser Stelle schneller gewachsen ist, als die untere.

Im Stadium von 198 Stunden finden wir dann schließlich auch im Bereich der Embryonalachse die ersten Stadien einer Spaltung (Fig. 13); hierbei ist charakteristisch, dass die Stellen, wo bereits eine deutliche Scheidung eingetreten ist (*), durchaus nicht kontinuierlich sind, sondern durch Partien getrennt, in denen der engste Zusammenhang herrscht. Meist beginnt die Spaltung gerade am caudalen Ende. Wann sie übrigens eintritt, das kann ziemlich variiren, wie ich sowohl bei *Salmo salar* wie *irideus* konstatiren konnte.

Bei *Salmo irideus* finden wir ganz übereinstimmende Verhältnisse. Fig. 14 zeigt einen Medianschnitt einer Keimscheibe von 120 Stunden; wir sehen hier, wie auf einer weiten Strecke die Scheidung der oberen und unteren Schicht schon eingetreten ist, gerade in der Mitte aber eine Zelle, die sich in annähernd radialer Theilung befindet; es ist doch mindestens sehr wahrscheinlich, dass von den beiden Zellen, die aus dieser Theilung resultirt haben würden, die eine der oberen, die andere der unteren Schicht zugewachsen wäre. Wie schon erwähnt, ist auch hier der Zeitpunkt der Scheidung in der Embryonalachse wechselnd; vom ältesten Stadium, bei dem die Zellmasse in der Embryonalachse noch nicht geschieden war, giebt Fig. 16 einen medianen, Fig. 15 einen lateralen Sagittalschnitt wieder; ich glaube doch, dass es Bildern wie Fig. 16 gegenüber einige Schwierigkeiten haben dürfte, an der Umschlagstheorie festzuhalten. Schließlich mache ich noch auf die beiden Querschnitte (Fig. 17, 18) durch ein Stadium aufmerksam, das im Alter dem der Fig. 14 entspricht. Man sieht hier in der Mitte den bekannten zungenförmigen Vorsprung der unteren Schicht getroffen; dieselbe ist in dem hinteren Schnitt (Fig. 17) mit der oberen im breiten Zusammenhang, während sie auf dem vorderen (Fig. 18) beinahe losgelöst ist. Auf Querschnitten bemerkt man übrigens einen Umstand, der möglicher-

weise mitunter eine frühere Scheidung der unteren Schicht auch auf Sagittalschnitten vortäuscht, als sie faktisch eintritt; es finden sich nämlich häufig schon Umlagerungen der Zellen, die dann zur Chordabildung führen, zu einer Zeit, wo noch in der Medianlinie ein, wenn auch nicht breiter Zusammenhang der beiden Schichten besteht. Dieser wird nun häufig durch die Konservierung getrennt, da offenbar der Zusammenhang der Zellen der unteren Schicht unter einander bereits fester ist, als mit denen der oberen. Ist die Spaltung vollendet, dann kann man die obere Schicht als Ektoderm, die untere als primäres Entoderm bezeichnen; die beiden Keimblätter hängen am Keimhautrande und im Embryonalbezirk in der Schwanzknospe mit einander zusammen. Dass in diesem Stadium das Wachstum des Entoderms Eigenwachsthum ist und die Schwanzknospe sowohl dem Ektoderm, als auch dem Entoderm Zuwachs liefert, ist wohl nie bezweifelt worden. Die Darstellung der Differenzirung des primären Entoderms in Mesoderm, Chorda und sekundäres Entoderm fällt nicht mehr in den Bereich meiner Aufgabe.

Ich fasse meine Ergebnisse kurz zusammen: Die erste Anlage des primären Entoderms entsteht als eine Lage locker beisammenliegender Zellen aus den unteren Schichten der Keimscheibe in Folge der gegen den Rand hin erfolgenden Verschiebung der Zellmassen. In der Medianlinie verschmelzen diese Zellen mit den darüberliegenden Zellen zu einer kompakten Masse, in der sodann ein Spalt auftritt, der das Entoderm vom Ektoderm scheidet. In den lateralen Partien, die später zu Mesoderm werden, vergrößert sich das Entoderm durch Eigenwachsthum und durch den Zuwachs der indifferenten Randzone. Eine Einstülpung, ein Umschlag, kurz irgend ein Process, der die unmittelbar unter der Deckschicht gelegenen Zellen zu Entodermzellen machen könnte, findet nicht statt.

Das Gesagte gilt mindestens für Salmoniden; ob für alle Teleosteer kann ich natürlich nicht entscheiden. CUNNINGHAM²⁷⁾ meint, dass bei Salmoniden das Entoderm zum größten Theil durch Delamination entstehe, bei anderen Teleosteen aber durch Einstülpung. Wenn nun auch zuzugeben ist, dass die Salmonidenentwicklung einen besonders modificirten Charakter hat, so geht doch durch die Entwicklung aller Teleosteer ein so gemeinsamer Zug, dass ich mich dieser Ansicht schwer anschließen kann. Es ist aber wohl anzunehmen, dass bei anderen Formen die Abspaltung in der Median-

linie früher auftritt und nicht so deutlich ausgesprochen ist, wie bei Salmoniden.

Ich habe vom Mesoderm im Vorstehenden immer nur den am Embryonalrande auftretenden Theil desselben im Auge gehabt; bekanntlich entsteht dasselbe aber schließlich im Bereich des ganzen Keimscheibenrandes. Ich konnte mich leicht davon überzeugen, dass auch hier das Mesoderm in ähnlicher Weise entsteht wie am embryonalen Rande. Nachdem das Centrum der Keimscheibe sich mehr verdünnt hat und der Randwulst deutlich in Erscheinung tritt, sieht man wie sich die unteren Zellen desselben etwas lockern und gegen die darüber liegenden abgrenzen, am Rande aber mit denselben im Zusammenhange bleiben und von dort aus auch Nachschub erhalten; ein Umschlag erscheint hier schon auf den ersten Blick um so unwahrscheinlicher, als die Zellen bei der zugespitzten Form des Keimscheibenrandes ihren Weg um eine sehr scharfe Ecke herum machen müssten.

Es erübrigt mir noch, eine Angabe H. VIRCHOW's einer Erörterung zu unterziehen; in dem bereits erwähnten Vortrage¹³⁾ giebt dieser Autor in Fig. 5 und 6 Sagittalschnitte durch das caudale Ende von Salmonidenembryonen, bei denen das Dotterloch entweder bereits geschlossen (Fig. 6) oder dem Verschlusse nahe (Fig. 5) ist. Am abembryonalen Keimhautrande sind hierbei drei Zellschichten dargestellt, die am Rande zusammenstoßen. In einer späteren Mittheilung²⁸⁾ erfährt nun dieses Bild die Deutung, dass die oberste Schicht als Ektoderm, die mittlere als Mesoderm, die unterste als Entoderm anzusehen sei; besteht diese Deutung zu Recht, so hat sie eine theoretisch sehr weitgehende Bedeutung besonders deshalb, weil dann die Teleosteerentwicklung sich sehr derjenigen der Selachier nähert. Ich habe nun gleich beim Lesen der Arbeit VIRCHOW's den Verdacht gehabt, dass sein Entoderm weiter nichts sei, als das splanchnische Blatt des Mesoderms; Sagittal- und Querschnitte haben meine Ansicht völlig bestätigt. Es hätte keinen Sinn, hier Abbildungen zu geben, da ich bis auf Nebensachen²⁹⁾ die Bilder VIRCHOW's für ganz richtig halte, die richtige Deutung sich aber nicht aus einem einzigen Schnitt, sondern nur aus der Verfolgung der Serie ergibt; besonders deutlich auf Querschnitten kann man aufs beste diese Schicht bis in die Urwirbelregion kontinuierlich verfolgen, wo dann darüber, dass es sich um das splanchnische Blatt des Mesoderms handelt, gar kein Zweifel bestehen kann. Bekanntlich wird schließlich die Dotterkugel von den beiden Blättern des Mesoderms vollständig umwachsen und wir

haben hier die ersten Stadien dieses Processes vor uns; hierbei ist bemerkenswerth, dass in der Gegend des Dotterlochs und in der Schwanzregion das Mesoderm viel weiter über den Dotter reicht als etwa in der Mitte des Embryo, so dass offenbar in der Schwanzgegend die Umwachsung am lebhaftesten fortschreitet. Auf wie schwachen Füßen übrigens die Deutung VIRCHOW's steht, geht auch daraus hervor, dass er über das Schicksal des angeblichen Entoderms keine Auskunft geben kann und annimmt, es gehe wahrscheinlich zu Grunde; das hängt natürlich so zusammen, dass er in späteren Stadien die betreffende Schicht richtig als Mesoderm gedeutet hat und dann kein Entoderm mehr finden konnte.

Theoretisches.

Bevor ich die im Vorstehenden beschriebenen Befunde auf ihre theoretische Bedeutung hin prüfe, scheint es mir nothwendig, die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Klasse der Fische einer Besprechung zu unterziehen. Die geläufigste Annahme³⁰⁾ ist wohl die, dass Selachier-ähnliche Stammformen (Proselachier) einerseits den recenten Selachiern, andererseits den Ganoiden den Ursprung gegeben haben; eine dritte Reihe, von der eine Abzweigung zu den Dipnoern führt, leitet zu den Amphibien. An die Ganoiden finden die Teleosteer ungezwungen ihren Anschluss. Andererseits müssen die Proselachier von Amphioxus-ähnlichen Formen abgeleitet werden, wobei die Cyclostomen den Übergang bilden. Nun hat RABL³¹⁾ den hypothetischen Proselachiern, die gewissermaßen im Mittelpunkt der ganzen Fischgruppe stehen, einfach die Verhältnisse der recenten Selachier substituirt und angenommen, dieselben hätten ebenso wie diese meroblastische Eier gehabt; in Folge dessen kommt er zu dem Schlusse, die Ganoiden und Amphibien wären sekundär holoblastisch, Teleostier und Sauropsiden sekundär meroblastisch und die Säugethiere tertiär holoblastisch. Es wurde schon von anderer Seite (v. DAVIDOFF³²⁾, SEMON³³⁾) darauf hingewiesen, wie ungerechtfertigt diese complicirte Annahme ist; ich möchte hier nur einen Grund betonen, der bisher nicht erwähnt wurde und der Entwicklungsgeschichte entnommen ist. RABL behauptet, dass die Eier der Ganoiden, Amphibien, Dipnoer sekundär holoblastisch sind; nun giebt es allerdings nur wenige Fälle im Thierreich, wo man mit Sicherheit von holoblastischen Thieren annehmen kann, dass sie von meroblastischen abstammen; aus den wenigen Fällen lässt sich aber schon

entnehmen, dass der Charakter sekundär holoblastischer Eier ganz anders ist als der, den Amphibien, Ganoiden und Dipnoer zeigen. Der eine Fall betrifft die Säugethiere und wir sehen, dass die Säugethiereier mit totaler Furchung sehr klein sind und fast gar keinen Dotter haben. Ein zweiter Fall findet sich bei den Cladoceren³⁴⁾ und ist um so belehrender, als hier auch die Übergangsformen bekannt sind. Die Cladoceren, welche mit der gleich zu erwähnenden Ausnahme den superficiellen Furchungstypus besitzen, stammen zweifellos von den holoblastischen Branchiopoden ab; bei *Moina* ist nun der Dotter bereits sehr reducirt, ohne dass darum der superficielle Furchungstypus verlassen wird; erst bei *Bythotrephes*, wo der Dotter fast ganz geschwunden ist, stoßen wir wieder auf die totale Furchung. Wenn es, wie RABL meint, genügen würde, dass der Dotter in einem meroblastischen Wirbelthierei auf das Quantum reducirt wird, das wir etwa in einem Sterlet- oder Froschei antreffen, um die totale Furchung wieder herzustellen, dann ist nicht einzusehen, warum das 2 mm messende Sterletei³⁵⁾ totale Furchung besitzt, pelagische Teleosteeier, deren Durchmesser beträchtlich unter 1 mm liegt³⁶⁾, aber nicht. Es zeigt sich eben, dass der Dotter nicht bloß passiv die Entwicklung beeinflusst, sondern dass auch diese sich aktiv dem Vorhandensein des Dotters anpasst und wenn in Folge dessen die partielle Furchung erreicht ist, so wird dieser Entwicklungstypus ohne zwingenden Grund nicht wieder aufgegeben. Desshalb können wir, wie ich glaube, beruhigt annehmen, dass die Proselachier totale Furchung besessen haben, und dass sich dieselbe von diesen direkt auf Amphibien und Dipnoer einerseits und die Ganoiden andererseits vererbt habe; die nächste Konsequenz davon ist die, dass Teleosteer und Selachier unabhängig von einander in verschiedenen phylogenetischen Reihen die große Dottermenge und den partiellen Furchungstypus erlangt haben.

Diese Thatsache kommt auch in der Entwicklung der beiden Gruppen zum überzeugenden Ausdruck; denn alle Anpassungen an den Dotter sind bei Selachiern und Teleosteen völlig verschieden. Der Ursprung der Dotterkerne müsste als different angenommen werden, selbst wenn man die Entstehung derselben aus Samenfäden bei Selachiern nicht zugeben wollte; ferner liegt die Dottermasse bei Selachiern in einem Dottersack, der von Entoderm ausgekleidet ist und mit dem Darm in Verbindung steht, während bei Teleosteen die Dotterkugel niemals Beziehungen zum Entoderm aufweist, in der Leibeshöhle liegt und von Mesoderm umgeben ist. Auch wenn man

annimmt, dass die Dotterkerne der Teleosteer dem Entoderm zuzurechnen sind und das Dottersackentoderm der Selachier durch den Periblast der Teleosteer repräsentirt wird, so bleibt immer noch der große Unterschied in der Funktion in beiden Fällen. Man sieht also, dass Selachier und Teleosteer sich der Aufgabe der Dotterresorption in sehr verschiedener Weise angepasst haben; es lässt sich daher erwarten, dass auch sonst die Anpassungen an den Dotter in der Entwicklung verschieden ausgefallen sein mögen. Hier lässt sich freilich schwerer eine Entscheidung treffen; denn während uns für die Teleosteer die Ganoiden doch Anhaltspunkte für den muthmaßlichen Gang der phylogenetischen Entwicklung geben, fehlen uns bei den Selachiern alle Übergänge. Als Differenz ist jedenfalls hervorzuheben, dass bei Selachiern das Entoderm sich im ganzen Bereich der Keimscheibe findet, bei Teleosteern aber nicht. Andererseits bilden die randständige Lage des Embryos sowie der Umstand, dass die untere Zellschicht in beiden Fällen das gesammte primäre Entoderm vorstellt, Übereinstimmungspunkte, die Teleosteer und Selachier der dritten meroblastischen Wirbelthiergruppe, den Sauropsiden als etwas näher Verwandtes gegenüberstellt. Dass die erstere Erscheinung von beiden Gruppen in Folge ähnlicher Entwicklung innerhalb der beiden phylogenetischen Reihen unabhängig erworben wurde, folgt unmittelbar daraus, dass es sich um einen Charakter handelt, der erst am meroblastischen Ei auftritt. Bezüglich des zweiten Punktes verhält es sich anders; es könnte sich hier sehr wohl um ein Verhalten handeln, das von gemeinsamen Vorfahren ererbt wurde. Ich habe in einem früheren Aufsatz³⁷⁾ zwei Typen holoblastischer Wirbelthiereier aufgestellt: bei dem einen — Amphioxus (Ascidien) — stellen die vegetativen Zellen das gesammte Entoderm vor, bei dem anderen — Amphibien — nur einen Theil desselben. Ich habe in meiner ersten Studie³⁸⁾ die Keimblattbildung der Selachier zu holoblastischen Eiern der ersten Art in Beziehung gebracht und es stände nichts im Wege, dasselbe für die Teleosteer zu thun. Die Ganoiden würden dem zunächst nicht im Wege stehen, denn nach den Angaben von SALENSKY³⁵⁾ müsste das Sterletei dem ersten Typus zugerechnet werden. Jedoch habe ich in meiner zweiten Studie³⁹⁾ für das Froschei aus einander gesetzt, wie wenig derartige Angaben nach der Art der Untersuchungsmethode zuverlässig sein können. Andere Erwägungen, die ich gleich erörtern werde, legen es mir näher, eine Entwicklung aus dem zweiten Typus anzunehmen; daraus würde folgen, dass die

Ahnlichkeit zwischen Selachiern und Teleosteen nicht auf Homologie, sondern auf Konvergenz beruht.

Gehen wir nun auf die zu den Teleosteen führende Reihe näher ein; es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass *Lepidosteus* und *Amia* unter den Ganoiden den Teleosteen am nächsten stehen. Man kann aber, wie aus den Untersuchungen von BASHFORD DEAN³⁹⁾ hervorgeht, bei *Lepidosteus* nicht von totaler Furchung sprechen, da die Furchen nur oberflächlich sind und über den Äquator gar nicht hinausgehen. Ähnlich scheint es nach dem vorläufigen Bericht von FULLEBORN⁴⁰⁾ bei *Amia* zu sein. So werthvoll also auch diese Formen für das Verständnis der Keimblattbildung sind, oder besser gesagt, dereinst, wenn ihre Entwicklung genauer bekannt sein wird, sein werden, so können sie doch nicht den Ausgangspunkt unserer Betrachtung bilden, da sie eben bereits partielle Furchung besitzen. Andererseits bilden die *Accipenseriden*, bei denen wir wenigstens theilweise totale Furchung finden⁴¹⁾, nicht so sehr eine Etappe auf dem Wege von den Proselachiern zu den Teleosteen, sondern den letzten Ausläufern eines Seitenzweiges der Ganoiden; so viel von ihrer Entwicklung bekannt ist, scheinen sie wenigstens in den für uns in Betracht kommenden Stadien von den Amphibien nicht sehr abzuweichen; und da die Amphibienentwicklung doch viel genauer bekannt ist als die der *Accipenseriden*, so können wir ohne Gefahr, einen großen Fehler zu begehen, unseren Ausgangspunkt von ersterer nehmen, wie dies ja auch von anderen Autoren vielfach gethan wird.

Ich gehe nun zur Diskussion der einzelnen Phänomene der Teleosteerentwicklung über und beginne mit der Frage der Homologie der Furchen, die gerade hier häufig erörtert wurde. Während RAUBER⁴²⁾ meint, die horizontalen Furchen der Amphibien wären bei Teleosteen überhaupt ausgefallen, vertreten AGASSIZ und WHITMAN⁴⁾, H. E. ZIEGLER¹⁷⁾, FUSARI¹⁰⁾ u. A. die Ansicht, die horizontalen Furchen der Amphibien hätten sich in vertikale verwandelt. Hierbei werden theils im 16 zelligen, theils im 32 zelligen Stadium die am Rande gelegenen, mit dem Dotter zusammenhängenden Zellen der vegetativen, die centralen aber den animalen Zellen der Amphibien homologisirt. Eine eingehende Begründung dieser Homologisirung findet sich bei ZIEGLER; er legt das Hauptgewicht auf die Verbindung der Randzellen mit dem Dotter und ihre Lage im Verhältnis zur Furchungshöhle. Ob aber die vegetativen Zellen der Amphibien und die Randzellen der von AGASSIZ und WHITMAN beschriebenen

Teleosteer denselben Keimblättern oder Organen den Ursprung geben oder — um einen sehr brauchbaren Ausdruck von DRIESCH⁴³⁾ zu gebrauchen —, ob sie dieselbe prospektive Bedeutung haben, kommt für ihn erst in zweiter Linie. Er konnte ja damals wohl annehmen, dass die vegetativen Zellen des Froscheies in ähnlicher Weise die Basis des Daches der Blastula bilden, wie die Randzellen der Teleosteer den Keimscheibenrand; eine Ansicht, die nach den von mir in der zweiten Studie beigebrachten Thatsachen sich nicht mehr aufrecht erhalten lässt. Zweifellos bilden aber die vegetativen Zellen der Amphibien mindestens einen großen Theil, wenn nicht das ganze sekundäre Entoderm, und nach der Lage der Dinge konnte ZIEGLER den Nachweis, dass die Randzellen der Teleosteer dieselbe prospektive Bedeutung haben, nicht einmal versuchen. Wie wenig fruchtbar diese Auffassung ist, zeigt sich sofort, wenn man dieselbe auf andere Formen, welche nicht mehr die primitiven Verhältnisse von *Ctenolabrus* aufweisen, anwenden will, und ZIEGLER ist in der That nicht im Stande, uns zu sagen, welche Furche bei *Carassius*¹⁶⁾ der horizontalen der Amphibien entspricht. Bei Salmoniden, wo auch noch die Verbindung mit dem Dotter fehlt, würde das noch größere Schwierigkeiten haben; hier haben wir die horizontale Furche genau so wie bei Amphibien schon nach dem acht-, mitunter sogar schon nach dem vierzelligen Stadium; man kann aber doch nicht dartüber im Zweifel sein, dass die unteren Zellen, welche ihrer Lage nach so schön mit den vegetativen der Amphibien übereinstimmen, eine ganz andere prospektive Bedeutung haben sowohl wie diese als auch wie die Randzellen bei *Ctenolabrus*. Es begreift sich auch, dass ZIEGLER die Angaben von OELLACHER und WENCKEBACH über Zellen, die innerhalb des Periblastringes mit der Zwischenschicht verschmelzen, und die, wie ich gezeigt habe, ganz richtig ist, bezweifelt, da sie eben sehr schlecht mit seiner Auffassung übereinstimmen.

Nach meiner Ansicht kommt es bei der Beurtheilung der Homologie einer Zelltheilung wesentlich auf die prospektive Bedeutung der geschiedenen Zellen an; denn wenn bei einer Vorfahrenform durch eine bestimmte Zelltheilung beispielsweise Entoderm und Ektoderm geschieden werden und wir finden bei einem Nachkommen dieselbe Theilung wieder, so werden wir doch kaum dartüber im Zweifel sein, dass dieselbe von der ersteren Form ererbt und somit die Theilungen homolog sind, selbst wenn die Richtung der Theilung oder die Lagerung der aus derselben resultirenden Zellen eine erhebliche Verschiedenheit aufweisen sollte. Nun kann diese Homologie in zwei Rich-

tungen Modifikationen erleiden: es kann einerseits die Theilung erst bei einer größeren Zellenzahl erfolgen, oder es kann die prospektive Bedeutung der Zellen eine Veränderung insbesondere dadurch erfahren, dass die eine Zellart einen Theil der prospektiven Bedeutung der anderen Zellart übernimmt. Zu der vererbten Bedeutung der Theilung käme dann ein Neuerwerb, der mit Rücksicht auf die eine Zellart positiv, mit Rücksicht auf die andere negativ ist; es handelt sich dann eben nur mehr um eine theilweise Homologie. Eine derartige Verschiebung müssen wir nun zweifellos für die Wirbelthiere voraussetzen; nehmen wir an, dass bei den Vorfahren der Chordaten nach dem Typus der Ascidien und des Amphioxus Ektoderm und Entoderm im achtzelligen Stadium bereits geschieden waren, so hat in der zum Amphibientypus führenden Reihe eine Veränderung in dem Sinne stattgefunden, dass die Ektodermzellen einen Theil der prospektiven Bedeutung der Entodermzellen übernommen haben und somit animale und vegetative Zellen des Amphioxus einerseits, der Amphibien andererseits nur eine theilweise Homologie besitzen. Dieselben Grundsätze können aber auch für die von Amphibientypen zu den Teleostiern führende Reihe gelten; wir können annehmen, dass einerseits die Scheidung der animalen und vegetativen Zellen in ein immer späteres Stadium hinausgeschoben wird, andererseits eine weitere Verschiebung in der prospektiven Bedeutung der animalen und vegetativen Zellen stattfindet. Für den ersteren Process findet man alle Übergänge: bei *Accipenser ruthenus* treten die äquatorialen Furchen, die die animalen Zellen von den vegetativen scheiden, nach einem Stadium von zehn Zellen auf (nach SALENSKY), bei *Accipenser sturio* nach einem solchen von 16 (nach DEAN). Einen weiteren Übergang zu den Teleosteern bildet *Lepidosteus*, bei dem die horizontale Furche noch später auftritt und der Dotter einerseits durch seine oberflächlichen Furchen noch an die vegetativen Zellen der Störe erinnert, in seinem übrigen Verhalten aber bereits mit den Teleosteern übereinstimmt. Wir finden demnach, was den Zeitpunkt anlangt, alle Übergänge von der Scheidung der animalen und vegetativen Zellen des Amphibientypus zu der Scheidung der Embryonalzellen vom Periblast bei Teleosteern. Ob die Verschiebung in der prospektiven Bedeutung hiermit parallel läuft, lässt sich aus den bisherigen Angaben über Ganoidenentwicklung nicht entnehmen; wir kennen nur das Endstadium, in dem die vegetativen Zellen die prospektive Bedeutung des sekundären Entoderms an die animalen Zellen bereits abgegeben haben. Ich glaube somit, dass der Periblast

mit dem Dotter und die Embryonalzellen (Archiblast) eine theilweise Homologie in dem oben erörterten Sinne mit den vegetativen, bez. animalen Zellen des Amphibientypus besitzen; demnach die Theilungen, welche bei Teleosteen Archiblast und Periblast scheiden, als theilweise Homologa der Äquatorialtheilung beim Amphibientypus anzusehen sind. Über dieses hinaus nach einer vollkommenen Homologie suchen zu wollen, halte ich für völlig aussichtslos. Bezüglich der Art und Weise, wie die Scheidung zwischen Archiblast und Periblast erfolgt, scheint es mir wohl zweifellos, dass dieselbe bei Utenilabrus (AGASSIZ und WHITMAN) viel ursprünglicher ist, als bei Salmoniden und bei Carassius, eine Ansicht, die in Bezug auf letzteren auch bereits ZIEGLER geäußert hat.

Die Processe vom Ende der Furchung bis zum Abschluss der Dotterumwachsung hat ZIEGLER gleichfalls mit der Amphibienentwicklung in Parallele gesetzt; ich kann ihm hierbei aber nicht in Allem folgen. Gewiss ist die Umwachsung der Dotterkugel durch den Archiblast bei Teleosteen wenigstens theilweise homolog mit der Umwachsung der vegetativen Zellen durch die animalen bei Amphibien; diese Übereinstimmung wird besonders noch dadurch dokumentirt, dass in beiden Fällen der Umwachsungsrand Mesoderm producirt. Den Namen Urmund kann man aber dem Umwachsungsrand bei Teleosteen so wenig geben, wie bei Amphibien, für die ich schon in der ersten Studie auf die Unzulässigkeit dieser Bezeichnungsweise hingewiesen habe ⁴⁴). Die Umwachsung ist ja erst durch die Dottermenge in den vegetativen Zellen verursacht und muss daher nothwendig cenogenetisch sein; dasselbe gilt vom peripheren Mesoderm, das am Umwachsungsrand entspringt und auf dem Wege vom Amphibientypus zu den Teleosteen offenbar in Zunahme begriffen ist, zu Ungunsten des axialen, palingenetischen Mesoderms. Wenn man freilich diese sinnenfällig cenogenetischen Entwicklungsvorgänge für palingenetisch hält, wie ROBINSON und ASSHETON ⁴⁵), dann bleibt wohl nichts Anderes übrig, als dass der Amphioxus ein »somewhat anomalous vertebrate« ist, wie uns diese Autoren versichern.

Die Processe, die wir bei Amphibien mit Recht als Gastrulation bezeichnen können, sind bei Teleosteen unterdrückt; es ist dies die aktive Einstülpung der vegetativen Zellen und der Umschlag der animalen an der dorsalen Urmundlippe. Der erstere Process fehlt bei Teleosteen völlig; zwar findet eine Verschiebung in den obersten Schichten des Dotters statt, indem, wie dies ZIEGLER ganz richtig hervorhebt, der Periblastring dem Keimscheibenrand bei der

Umwachsung folgt; dass etwas Ähnliches bei Amphibien bezüglich der an die animalen Zellen stoßenden vegetativen Zellen stattfände, scheint aber durchaus zweifelhaft, da nach der Annahme der meisten Autoren gerade der cephalé Rand der animalen Zellen entweder gar keine oder nur eine sehr geringfügige Bewegung macht. Auf jeden Fall würde es sich aber hier nur um eine Begleiterscheinung der Umwachsung handeln, während der Gastrulationsprocess in der Einwanderung der vegetativen Zellen in das Innere der Keimblase besteht. Bei Teleosteen giebt es sicherlich keine Bewegung des Dotters, die derselben irgendwie entsprechen könnte; denn gerade in der Gegend der Embryonalanlage bewegt sich, da nach den neueren Untersuchungen doch zweifellos auch der embryonale Rand der Keimscheibe über den Dotter vorrückt, der Periblast in entgegengesetzter Richtung, als es der Pfeil im Schema (Fig. 8 Br) ZIEGLER's andeutet. Was aber den Umschlag an der dorsalen Urmundlippe anlangt, auf den sich alle Gastrulationsdeutungen bei Teleosteen besonders berufen, so glaube ich gezeigt zu haben, dass ein derartiger Umschlag wenigstens bei Salmoniden nicht existirt, sondern dass das Entoderm im Bereich des Embryos durch Abspaltung entsteht. Dessgleichen glaube ich für das periphere Mesoderm gezeigt zu haben, dass es nicht einer Einstülpung, sondern einer Sonderung der unteren Zellreihen am Rande seinen Ursprung verdankt; wenn man aber selbst hier eine Bildung durch Einstülpung nachweisen könnte, so müsste ich eine Deutung derselben als Gastrulation dennoch ablehnen, da, wie ich bereits oben ausgeführt habe, der Keimscheibenrand selbst eine cenogenetische Bildung ist, und die Mesodermbildung durch denselben daher ebenso aufzufassen ist. Hierzu kommt noch, dass bei Teleosteen sich keine Spur einer Urdarmhöhle findet und ebenso wenig eine ventrale Urdarmwand, wie denn auch der Verschluss des definitiven Darms einen durchaus cenogenetischen Charakter hat und dem Amphibientypus gegenüber als Neuerwerb aufzufassen ist.

Bei alledem kann aber doch darüber kein Zweifel herrschen, dass die Delamination der Teleosteer aus dem palingenetischen Process der Einstülpung, den der Amphibientypus besitzt, hervorgegangen ist; eine Annahme, für die man z. B. bei den Selachiern kaum genügende Anhaltspunkte haben würde. Ich habe in der zweiten Studie (pag. 338) die Vermuthung ausgesprochen, dass bereits die Amphibien eine eigentliche Einstülpung nicht besäßen, sondern dass die dorsale Urdarmwand durch eine lebhafte Zellvermehrung an der dorsalen Urmundlippe gebildet wird; ich habe mich zu dieser Ansicht dadurch

verleiten lassen, dass der Pigmentgehalt der untersten Zellreihe der eingestülpten Schicht so sehr viel geringer ist, als der der obersten Zellreihen der äußeren Schicht, so dass es mir unwahrscheinlich vorkam, dass die letzteren Zellen sich in die ersteren verwandeln sollten. Dieses Argument ist aber wohl nicht stichhaltig, da aus den neuesten Untersuchungen von KOPSCHE⁴⁶⁾ mit Sicherheit hervorzugehen scheint, dass eine Einstülpung von rein palingenetischem Charakter stattfindet. Man kann aber annehmen, dass ein derartiger Bildungsmodus, wie ich ihn irrthümlicher Weise bei Amphibien vorausgesetzt habe, den Übergang von der reinen Invagination des Amphibientypus zu der Delamination der Teleosteer gebildet habe, ja möglicherweise bei manchen Teleosteen noch existirt. Wenn also auch die Keimblätterbildung der Salmoniden durchaus cenogenetisch modificirt ist und von Gastrulation bei denselben nicht mehr die Rede sein kann, so kann man sie doch auf die Gastrulation des Amphibientypus zurückführen.

Anhang.

Über freie Centrosomen in pathologischen Keimscheiben von *Salmo irideus*.

Ich theile im Folgenden noch einen Befund mit, der mit dem Thema dieser Studien nur in entfernter Beziehung steht und dessen Hauptinteresse auf cytologischem Gebiete liegt. Zu Anfang der Laichperiode der amerikanischen Forelle entnahm ich am dritten Tage nach der Befruchtung einem Bruttroge eine Anzahl von Eiern, von denen der größte Theil entweder gar nicht oder pathologisch entwickelt war. Bei mehreren Eiern besteht die Störung darin, dass die ganze Keimscheibe ein periblastartiges Syncytium darstellt, in dem sich aber zwei bis drei Nester normal gefurchter Zellen eingebettet finden; die Größe der Zellen entspricht dem Stadium von drei Tagen bei normaler Entwicklung. Fig. 19 stellt einen Durchschnitt durch eine derartige Keimscheibe dar; die Zellen haben hier alle normalen Charakter. An einer anderen Keimscheibe fand ich aber viele Zellen von besonderer Größe, welche pluripolare Theilungsfiguren aufwiesen. Im protoplasmatischen Syncytium findet man eine große Anzahl von Kernen, welche zum Theil das Aussehen von Periblastkernen besitzen, zum Theil aber noch viel mehr degenerirt erscheinen, so dass der ganze Kern nur durch einen unregelmäßig

begrenzten Chromatinfetzen repräsentirt wird. Vereinzelt finden sich pluripolare Mitosen, die ganz mit denen übereinstimmen, die HENNEGUY¹²⁾ aus dem Periblast der Bachforelle beschrieben hat; die Zahl derselben ist aber verschwindend im Vergleich zu den zahlreichen Bildern, die auf direkte Kerntheilung hindeuten. Man findet ganz ähnlich wie im Periblast der Teleosteer und wie bei den Dotterkernen der Selachier, jene Anhäufungen blasiger Kerne, die in Nestern oder Ketten beisammen liegen und nur durch direkte Kerntheilung entstanden sein können. Das größte Interesse bietet aber die Betrachtung des Protoplasmas; dasselbe ist ganz durchsetzt von sternförmigen Strahlungen, die auf dem Vorhandensein einer großen Anzahl frei im Protoplasma liegender Centrosomen⁴⁷⁾ beruhen. Dieselben zeigen keinerlei Beziehungen zu den vorhandenen Kernen; man findet sie (Fig. 20) häufig sehr zahlreich auf einem Gebiet, in dem gar keine Kerne vorhanden sind und dort wo sich einer findet, ist derselbe häufig, wie dies gleichfalls Fig. 20 zeigt, durchaus nicht im Centrum der umgebenden Centrosome, wie man doch annehmen müsste, wenn dieselben einen Einfluss auf ihn ausüben würden. Dass es sich um Centrosomen handelt, geht aus der Strahlung wohl mit Sicherheit hervor; man findet sie in der Mitte der Strahlungen als bläschenförmige Körperchen. Ob Centriolen in den Chromosomen vorhanden sind oder nicht, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, da ich besondere Centriolenfärbungen nicht angewendet habe; ich hatte aber häufig den Eindruck, dass sich in der Mitte des Centrosoms ein Körnchen befinde. Zu bemerken wäre noch, dass die Zahl der Centrosomen ganz außerordentlich viel größer ist als die der Kerne.

Wenn wir uns fragen, wie diese Missbildung zu Stande gekommen sein mag, so ist die nächstliegende Annahme wohl die, dass einzelne Zellen eines frühen Furchungsstadiums sich normal weiter furchten, während der Rest zu einem Syncytium zusammenfloss. In diesem emancipirten sich die Centrosomen schließlich ganz von den zugehörigen Kernen und vermehrten sich, wie ihre Zahl beweist, unabhängig von denselben. Es würde natürlich keinen Sinn haben, von dieser vereinzeltten Thatsache aus die ganze Centrosomfrage zu discutiren; darauf möchte ich aber doch hinweisen, dass dieselbe mit der Annahme, das Centrosom sei ein besonderes, vom Kern relativ unabhängiges Zellorganoid, besser übereinstimmt, als mit derjenigen, die das Centrosom als einen Kernbestandtheil oder gar als eine vorübergehende Scheinbildung auffasst.

Im Hinblick auf den ersten Abschnitt möchte ich noch darauf hinweisen, dass offenbar die Syncytiumbildung unter irgendwie pathologischen Verhältnissen leicht auftritt; es ließe sich nun wohl denken, dass dieselbe sich auf nur wenige Zellen beschränkt und eine normale Entwicklung weiterhin nicht hindert. Es scheint mir möglich, dass derartige, leicht pathologische Fälle H. VIRCHOW zu seiner Ansicht über die Bildung der Periblastkerne geführt hat, die von meiner Darstellung so beträchtlich abweicht.

Schließlich möchte ich noch eine Thatsache erwähnen; ich habe in der zweiten Studie im Anschluss an meine Experimente erörtert, dass Zellen, bei welchen die formative Differenzierungsfähigkeit vernichtet ist, doch gewisse, für die lebende Substanz charakteristische Stoffwechselvorgänge noch besitzen können. Die erwähnte pathologische Serie zeigt dies nun sehr deutlich; von den Eiern, die ich derselben am dritten Tage entnahm, hatten alle das Aussehen lebender Eier; ein abgestorbenes Forellenei ist ohne Weiteres an seiner milchweißen Farbe kenntlich. Trotzdem war nur ein geringer Bruchtheil der Eier normal entwickelt und eine ganze Anzahl zeigte die Keimscheibe ohne Inhalt von Kernen, so dass man wohl annehmen kann, die betreffenden Eier seien nicht befruchtet gewesen. Nach vier Wochen (bei der amerikanischen Forelle ein paar Tage früher) sind die Eier »auf Augenpunkte entwickelt«, wie der fischereitechnische Ausdruck lautet, und sind nun wieder versandfähig. Es ist üblich, sie vor dem Versenden zu schütteln, worauf die nicht entwickelten Eier absterben, weiß werden und ausgelesen werden. Bei den besprochenen Eiern nun stellte sich erst bei dieser Manipulation heraus, dass die überwiegende Mehrzahl der Eier nicht entwickelt war, während bis dahin der Abgang an abgestorbenen Eiern nicht größer war als bei normalen Eiern. Es geht daraus hervor, dass eine große Zahl von Eiern während nahezu vier Wochen Lebenserscheinungen gezeigt hat, die äußerlich in der Durchsichtigkeit der Eier zu Tage traten, ohne eine formale Differenzierung erfahren zu haben.

Anmerkungen.

¹⁾ Das Material erhielt ich aus der im Mühlenthal bei Heidelberg gelegenen Fischzuchtanstalt, wofür ich dem Besitzer derselben, Herrn DILL, zu herzlichstem Dank verpflichtet bin.

2) Der Lachs und die Regenbogenforelle haben vor der Bachforelle den Vorzug, dass die Eihaut weniger resistent ist und dem Ei nicht so dicht anliegt, wodurch das Schälen der Eier sehr erleichtert wird. Zur Konservierung bediente ich mich hauptsächlich des Sublimats mit Essigsäurezusatz und der FLEMMING'schen Flüssigkeit (schwache Lösung), doch gebe ich ersterer Konservierungsart den Vorzug.

3) Bd. II, Heft 1 dieser Zeitschrift.

4) AGASSIZ, A., and WHITMAN, C. O., On the development of some pelagic fish eggs. Prel. not. Proc. Am. Acad. of Arts a. Scienc. T. XX. 1884.

5) HOFFMANN, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Naturk. Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam. 21. Bd. 1881.

6) HOFFMANN, C. K., Über den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.

7) BAMBEKE, CH. VAN, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Mém. cour. et mém. des sav. étrang. publ. p. l'Acad. roy. de Belgique. T. XL. 1876.

8) ZIEGLER, H. E., Die embryonale Entwicklung von *Salmo salar*. Inaug.-Diss. Freiburg 1882.

9) HENNEGUY, F., Recherches sur le développement des poissons osseux. Journal de l'anatomie et physiologie. 23. ann. 1888.

10) FUSARI, R., Sur les premières phases de développement des Téléostéens. Arch. Ital. de Biol. T. 18. 1892.

11) Da sich die Eier je nach der Temperatur des Wassers und vielleicht wohl auch in Folge anderer Umstände verschieden rasch entwickeln, so sind die Zeitangaben natürlich nur relativ, d. h. nur innerhalb ein und derselben Entwicklungsserie mit einander vergleichbar.

12) HENNEGUY, L. F., Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'anatomie et physiologie. 27. ann. 1891.

13) VIRCHOW, H., Über das Dottersyncytium und den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. 1894.

14) VIRCHOW's Fig. 1 entspricht nach Zahl und Größe der Zellen etwa einer Keimscheibe zwischen 60 und 70 Stunden der von mir beschriebenen Entwicklungsserie, also einer Zeit, wo sich die Periblastkerne eben erst zu bilden beginnen.

15) WENCKEBACH, K. F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. 28. 1886.

16) KOWALEWSKI, M. v., Über die ersten Entwicklungsprocesse der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43. 1886.

17) ZIEGLER, H. E., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. 30. 1887.

18) GOETTE, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Der Keim des Forelleneies. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 9. 1873.

19) HAECKEL, E., Studien zur Gastraeatheorie. Die discoidale Furchung und die Discogastrula. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. 1877.

20) KINGSLEY, J. S., and CONN, H. W., Some observations on the embryology of Teleosts. Mem. Bost. soc. nat. hist. Vol. III. 1883.

21) Ich sehe von einer Citirung der betr. Autoren ab, da sonst bei dem großen Umfange der Litteratur die Citate in keinem Verhältnis zu der Ausdehnung meiner Arbeit stehen würden; ein ziemlich eingehendes, wenn auch nicht vollständiges Litteraturverzeichnis findet man bei HENNEGUY (s. Anm. 9).

²²⁾ OELLACHER, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22 u. 23. 1872, 1873.

²³⁾ HIS, W., Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryos. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. 1878.

²⁴⁾ RYDER, J. A., Embryography of Osseous Fishes. Rep. of Comm. Fish a. Fish. f. 1882. 1884.

²⁵⁾ In einer früheren Mittheilung (Über die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbelthieren. Verh. d. Deutsch. zool. Gesellsch. 1895) habe ich die Angabe gemacht, dass für den Bereich des Mesoderm bildenden Keimscheibenrandes eine Zellverschiebung im Sinne GÖRTE's zuzugeben sei. Wie aus dem Folgenden hervorgeht, kann ich diese Angabe nicht mehr aufrecht erhalten; ich hatte zu der Zeit, wo ich dieselbe machte, hauptsächlich jene Stadien vor Augen, wo das Mesoderm schon gut differenziert, im Bereich der Embryonalachse eine Sonderung aber noch nicht eingetreten war; mittlerweile hat mich ein Studium der allerersten Stadien der Keimblattbildung eines Besseren belehrt.

²⁶⁾ In Wirklichkeit ist der Hohlraum wohl etwas kleiner als er sich auf der Zeichnung darstellt, da sich in Folge der Konservierung die Keimscheibe auf der einen Seite von der Zwischenschicht losgelöst hat. Die ganze Furchungshöhle als ein Kunstprodukt anzusehen habe ich um so weniger Anlass, als sich die Form derselben ganz ungezwungen aus der Form des Keimes im vorigen Stadium ergibt. Diese Furchungshöhle hat aber natürlich nichts mit dem von ZIEGLER (Die embryonale Entwicklung von *Salmo salar*. Inaug.-Diss. Freiburg 1882) innerhalb der Zellmasse beschriebenen Hohlraum zu thun, der zweifellos ein Kunstprodukt ist.

²⁷⁾ CUNNINGHAM, J. T., On the relations of the yolk to the gastrula in Teleosts and in other Vertebrate Types. Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. 101. 1885.

²⁸⁾ VIRCHOW, H., Über den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft. 9. Vers. 1895.

²⁹⁾ So finde ich z. B., dass das splanchnische Blatt weiter reicht als das somatische, während VIRCHOW es umgekehrt darstellt.

³⁰⁾ Vgl. HAECKEL, E., Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. Berlin 1895.

³¹⁾ RABL, C., Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. XV. Bd. 1889.

³²⁾ DAVIDOFF, M. v., Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva*. Mitth. d. Zool. Station Neapel. IX. Bd.

³³⁾ SEMON, R., Die äußere Entwicklung des *Ceratodus Forsteri*. Zool. Forschungsreisen in Australien. 1893.

³⁴⁾ Litteratur s. bei SAMASSA, P., Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.

³⁵⁾ SALENSKY, W., Recherches sur le developpement du sterlet. Archiv d. Biol. Vol. II. 1881.

³⁶⁾ VAN BENEDE, Contribution à l'histoire du developpement embryonnaire des Téléostéens. Bull. d. l'Acad. roy. d. Belg. 2. sér. t. 44. 1877, sowie HAECKEL (Anm. 19).

³⁷⁾ SAMASSA, P., Über die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbelthieren. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft. 1895.

³⁸⁾ Dieses Archiv. Bd. II.

³⁹⁾ DEAN, BASHFORD, The early development of garpike and sturgeon. Journ. of Morph. Vol. XI. 1895.

⁴⁰⁾ FULLEBORN, F., Bericht über eine zur Untersuchung der Entwicklung von *Amia*, *Lepidosteus* und *Necturus* unternommene Reise nach Nordamerika. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin. 1894.

⁴¹⁾ Nach B. DEAN (Anm. 39) schneiden bei *Accipenser sturio* die Furchen in der vegetativen Hälfte nicht ganz durch, so dass man hier nicht von totaler Furchung sprechen kann; hingegen ist die Furchung bei *Accipenser ruthenus* zweifellos eine totale (vgl. SALENSKY, Anm. 35). Für die Ansicht DEAN's, dass dieser Zustand sekundär erworben ist und dass man die Verhältnisse der *Accipenseriden* über die *Lepidosteiden* von typischen *Meroblastiern* ableiten müsse, habe ich wenigstens in seiner Arbeit vergebens nach Beweisen gesucht.

⁴²⁾ RAUBER, A., Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1883.

⁴³⁾ DRIESCH, H., Analytische Theorie der organischen Entwicklung. 1894.

⁴⁴⁾ In der ersten Studie (pag. 133) habe ich von »Umwachsungsrand des Ektoderms« gesprochen, da ich damals glaubte, dass die animalen Zellen der Amphibien dem Ektoderm entsprechen, eine Annahme, die ich nach der Literatur recht wohl haben konnte; meine eigenen Untersuchungen haben dann diese Ansicht berichtigt (II. Studie).

⁴⁵⁾ ROBINSON, A., and ASSHETON, The Formation and Fate of the Primitive Streak, with Observations on the Archenteron and Germinal layers of *Rana temporaria*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 32. 1891.

⁴⁶⁾ KOPSCH, F., Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- und Froschei. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1895.

⁴⁷⁾ Da, wie E. B. WILSON (Archoplasm, Centrosom and Chromatin in the sea-urchin egg. Journ. of Morph. Vol. XI. 1895) mit Recht hervorhebt, der Ausdruck Centrosom gegenwärtig in drei verschiedenen Bedeutungen gebraucht wird, so ist es nicht überflüssig, wenn ich bemerke, dass ich denselben im Sinne BOVERI's anwende.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen sind mit SEIBERT'schen Apochromaten und ABBÉ'schem Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches gezeichnet.

Tafel XII.

Fig. 1. *Salmo salar*. 79 Stunden. Zelle am Rande der Keimscheibe, mit dem Periblast in Verschmelzung begriffen. 1/93.

Fig. 2. Gleiche Keimscheibe wie Fig. 1. Verschmelzung zweier Furchungszellen mit der Zwischenschicht in der Mitte der Keimscheibe. 1/93.

Fig. 3. *Salmo salar*. 114 Stunden. Durchschnitt. 1/31.

Fig. 4. *Salmo salar*. 140 Stunden. Sagittalschnitt. 1/31.

Fig. 5. *Salmo salar*. 150 Stunden. Sagittalschnitt, etwas lateral. 1/31.

Fig. 6. Embryonalrand des vorigen Schnittes. 1/93.

Fig. 7. Dieselbe Keimscheibe wie Fig. 5. Embryonalrand eines medianen Sagittalschnittes. 1/93.

Fig. 8. *Salmo salar*. 164 Stunden. Medianer Sagittalschnitt. 1/31.

Fig. 9. Embryonalrand des vorigen Schnittes. 1/93.

Fig. 10. Dieselbe Keimscheibe wie Fig. 8. Embryonaltheil eines seitlichen Sagittalschnittes. 1/93.

Fig. 11. *Salmo salar*. 174 Stunden. Embryonalrand eines medianen Sagittalschnittes. 1/93.

Fig. 12. Dieselbe Keimscheibe wie Fig. 10. Embryonaltheil eines lateralen Sagittalschnittes. 1/93.

Fig. 13. *Salmo salar*. 188 Stunden. Medianer Sagittalschnitt. 1/93.

Fig. 14. *Salmo irideus*. 110 Stunden. Medianer Sagittalschnitt. 1/93.

Tafel XIII.

Fig. 15. *Salmo irideus*. 125 Stunden. Lateraler Sagittalschnitt. 1/93.

Fig. 16. Dieselbe Keimscheibe wie Fig. 15. Medianer Sagittalschnitt. 1/93.

Fig. 17 und 18. *Salmo irideus*. 125 Stunden. Querschnitt. 1/93.

Fig. 19. *Salmo irideus*. 72 Stunden. Pathologische Keimscheibe. Querschnitt. 1/31.

Fig. 20. *Salmo irideus*. 72 Stunden. Pathologische Keimscheibe. Theil eines Flachschnittes. 1/372.

15.

16.

17.

18.

19.

20.