Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische.

Von

C. Kupffer,
Professor in Kiel.

Hierzu Tafel XVI, XVII und XVIII.

Die vorliegenden Untersuchungen hatten vorzugsweise die Ermittlung der ersten, grundlegenden Vorgänge bei der Entwicklung der Knochenfische zum Gegenstande und die Anregung war gegeben durch die vortreffliche Gelegenheit, die der Kieler Hafen bietet. In den Monaten Juni und Juli kann man täglich frische Eier von vier Arten haben, nämlich von *Gasterosteus aculeatus*, *Spinachia vulgaris*, *Gobius minutus* und *Gobius niger*. Und gerade diese Eier sind in vielen Stücken ganz ausgezeichnete Objecte, besonders interessant noch dadurch, dass dieselben innerhalb der mannichfachen Variationen, die die Knochenfische in den ersten Entwicklungsphasen zeigen, gleichsam Extreme repräsentiren. Dadurch bieten die übereinstimmenden Erscheinungen eine Gewähr allgemeiner Gültigkeit. — So denke ich, dass man in den mitgetheilten Resultaten einen merklichen Schritt vorwärts zur Erkenntniss des Bildungsgesetzes dieser Thierclassen finden wird. Sehr muss ich bedauern, dass eine empfindliche Lücke unausgefüllt bleiben musste, die Entwicklung des Darmes. In diesem Punkte liess mein Material mich im Stiche. Das Verhältniss des Darms zum Dottersack kann nicht anders, als am planen Querschnitt studirt werden, und gerade dazu waren diese Embryonen nicht geeignet. Eine Aussicht, die sich im Herbste bot,

durch die Gefälligkeit der Begründer einer Anstalt für künstliche Fischzucht in Lübeck Lachseier zu erhalten, wurde nicht realisirt, da sich die Sendungen aus dem Süden, von Hünningen und München, so verspäteten, dass die eintreffenden Embryonen bereits den geschlossenen Darm besaßen. Mit Genugthuung aber kann ich auf eine Arbeit hinweisen, die in diesem und andern Stücken eine erfreuliche Ergänzung bietet, auf die Inauguraldissertation des Dr. Alexander Rosenberg¹⁾ aus Dorpat, die die Entwicklung der Niere der Teleostier zum Gegenstande hat und dabei auch über die erste Anlage des Darms Aufschluss bietet. Trotzdem bleibt noch Manches in dieser Sache zu klären und ich denke das kommende Frühjahr nach Möglichkeit auszubeuten, um einen befriedigenden Abschluss bieten zu können.

Der Keim.

Ich muss leider diese Mittheilungen mit dem Geständniss einer Lucke in meinen Beobachtungen beginnen, die sich auf den Ursprung des Keimhügels bezieht, worüber mein nächster Vorgänger, Lereboullet, sich mit grosser Bestimmtheit ausspricht. Seine ausgedehnten Arbeiten über die Entwicklung des Hechtes, des Barsches²⁾ und der Forelle³⁾ geben ihm übereinstimmend das Resultat, in dem Keimbläschen den Bildungsheerd der Substanz des Keimhügels zu erblicken. — Es ist bekannt, dass C. Vogt zuerst dem Keimbläschen im Ei der Fische die Rolle zuschrieb, durch endogene Zellenbildung die Elemente zum Aufbau des Embryo zu liefern⁴⁾; diese sollten, durch das Platzen des Keimbläschens, ihrer Mutterzelle, befreit, direct zur Bildung des Keims (germe primitif) zusammentreten und der Furchungsprocess war damals für Vogt nur

1) Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostier-Niere. Dorpat 1867.

2) Recherches d'Embryol. comparée sur le developpement du brochet, de la perche et de l'ecrevisse. Paris 1862.

3) Recherches sur le developp. de la truite. Ann. des sc. natur. 4^{me} serie Tome XVI 1861.

4) Embryologie des Salmones. pag. 305.

der Ausdruck einer gruppenweisen Vermehrung der schon vorhandenen Zellen des Keims¹⁾. Seitdem war ein durchgreifender Umschwung der Anschauungen eingetreten und Lereboullet ist demselben nicht fremd geblieben. Er schildert die Vorgänge daher in einem wesentlichen Punkte abweichend von Vogt. Er lässt nämlich die endogen in dem Keimbläschen gebildeten Zellen, die Träger des »plastischen Stoffes« (*substance plastique*), gleichzeitig mit dem Keimbläschen bersten und ihren Inhalt, bestehend aus einer granulirten, feine glänzende Körnchen enthaltenden Substanz sich im ganzen Dotter verbreiten. Alle diese Körnchen und fein granulirten Massen sollen sich dann beim Hecht und Barsch²⁾ schon vor der Befruchtung, bei der Forelle³⁾ erst nach diesem Acte zu der mehr oder weniger erhöhten Scheibe an einem Pol des Eies sammeln und so den Keim (*germe*) bilden. Vogt sah bei *Coregonus Palaea* den Keim auch erst nach der Befruchtung auftreten, während K. E. von Baer⁴⁾ beim Guster (*Cyprinus blicca*) denselben am ungelegten Ei vorfand.

Ich kann über alle der Befruchtung vorhergehenden Verhältnisse nicht aus eigener Anschauung urtheilen und verzichte daher auch auf eine Kritik der Angaben Lereboullet's. Die jüngsten Eier, die ich erhielt, stammten von *Spinachia vulgaris* und wurden eine Stunde nach der Befruchtung untersucht. Ich kann diesen Termin so genau angeben, weil ich das Legen und die Befruchtung im Neste vom Boot aus verfolgte. Hier war die Keimscheibe bereits deutlich vorhanden, allein sie verdünnte sich nach der Peripherie hin zu so durchsichtiger Schicht, dass ihre Grenze auf der Dotterkugel nicht wohl unterscheidbar war. Die erste Furchungsrinne trat zwei Stunden nach der Befruchtung auf. Gleichweise habe ich von *Gasterosteus aculeatus* und zwei *Gobius*arten (*G. minutus* und *niger*) Eier erhalten, an denen die Furchung noch nicht begonnen hatte, ohne aber über den Zeitpunkt der Befruchtung hier eine Angabe machen zu können. In allen diesen Fällen war es mir nicht möglich, sicher zu bestimmen, ob die Keimscheibe in der Zeit bis zum Auftreten der ersten Furchungsrinne noch an Masse zunahm,

1) Embryol. des Salmones pag. 36.

2) l. c. pag. 28 §. 12

3) Ann. des sc. nat. 1861. pag. 122

4) Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig 1835. pag. 4.

d. h. ob noch aus dem Innern der Dotterkugel, wie Lereboullet will, Masse anschoss, oder ob die ganze Portion bereits auf der Oberfläche abgelagert war. Dagegen lässt sich mit voller Klarheit an jedem Ei beobachten, dass bis zur Furchung die Substanz der Keimscheibe sich stetig gegen den Pol hin, in den ihr Centrum fällt, — ich will denselben Keimpol nennen — concentrirt. Am schönsten war es an einigen Eiern von *Belone vulgaris* zu sehen, die ich ausserhalb der Kieler Bucht mit dem Schleppnetz erlangt hatte. Bis ich nach Hause kam verflossen sechs Stunden, nichtsdestoweniger bedeckte um die Zeit die Substanz der Keimscheibe in dünner Lage etwa die Hälfte der grossen pelluciden Dotterkugel. Die Substanz war sehr fein granulirt und leicht röthlich-gelb gefärbt, durchaus ohne gröbere feste Partikeln. Am Keimpol war die Schicht am stärksten, immerhin aber nur $\frac{1}{50}$ des Durchmessers der Dotterkugel einnehmend und lief dann gegen den Aequator der Dotterkugel so dünn aus, dass die Grenze nicht wahrzunehmen war. In den nächsten zwölf Stunden hatte sie sich zu einer Scheibe concentrirt, deren Durchmesser etwa 25° auf der Peripherie der Dotterkugel einnahm. Um die Zeit trat die erste Furche auf und gleich darauf die zweite, rechtwinklig darauf. Leider gingen mir diese schönen Eier zu Grunde, ehe die Furchung ganz abgelaufen war. — Aehnliches gewahrt man an den Eiern von *Syngnathus*, *Spinachia*, *Gasterosteus*, nur dass der Vorgang der Concentration sich bei den beiden letztern viel rascher, in ein bis zwei Stunden vollzieht. Diese vier Fische stimmen ferner darin überein, dass selbst beim Auftreten der ersten Furche der Rand der Keimscheibe sich noch nicht scharf abgrenzt. Erst nachdem durch die Kreuzfurche vier Furchungskugeln entstanden sind, rundet sich der Rand einer jeden bestimmt ab. — Anders ist es bei den Fischen, die einen im Verhältniss zur Dotterkugel grossen Keimhügel zeigen, wie bei *Gobius* und *Perca*. Die Fig. 15 zeigt das Ei von *Gob. minutus*, anderthalb Stunden vor Beginn der Furchung. Man sieht, der Keimhügel kommt der Dotterkugel an Ausdehnung mindestens gleich, ist fast kuglig concentrirt und umfasst nur ein vergleichsweise geringes Segment der Dotterkugel, auf der sein Rand sich deutlich abzeichnet. Die Verjüngung seiner Basis erfolgte, während ich das Ei beobachtete, es fand eine Zusammenziehung der Masse gegen den Mittelpunkt des Hügels statt.

Ich wäre darnach geneigt, diese Concentration als eine Wirkung

der Befruchtung anzusehen, indessen Lereboullet behauptet, dass beim Ei des Hechtes der Vorgang in ganz gleicher Weise erfolge, mag das Ei befruchtet sein oder nicht. Auch in letzterm Falle sah er, und zwar innerhalb derselben Zeit, einen Hügel sich erheben und sich sphärisch abrunden¹⁾. Da er ein reiches Material zu künstlicher Befruchtung besass, so lässt sich an dieser Angabe nicht zweifeln und es wird wahrscheinlich, dass die Einwirkung des Wassers auf das Ei ein wesentliches Moment hierbei abgiebt.

Der Zusammensetzung nach unterscheidet sich die Substanz des Keims bei *Gobius* und *Perca* von der der vorher genannten Fische dadurch, dass sich zahlreiche grössere feste Partikeln von rundlicher und eckiger Form darin finden, die den Hügel undurchscheinend machen und Zellen vortäuschen können, so dass man Eier vor der Furchung und nach vollständigem Ablauf derselben kaum zu unterscheiden vermag (cf. Fig. 15 und 17).

Ueber den Furchungsprocess gehe ich ebenfalls rasch hinweg, da ich zu dem Bekannten nichts hinzuzufügen habe, was neue Gesichtspunkte zur Beurtheilung des Processes eröffnete. Bei den Fischen der ersten Gruppe kreuzen sich die beiden ersten Furchen in der Regel im Centrum der Scheibe, aber doch nicht intmer, bisweilen tritt die zweite excentrisch auf. In seltenen Fällen erscheinen zuerst zwei Parallelfurchen. Trotz der gleichmässigen, durchscheinenden feingranulirten Beschaffenheit der Keimscheibe konnte ich bei diesen Fischen an den Furchungskugeln erst spät, am Ende des Processes, die Kerne entdecken. Bei *Gobius* dagegen sind schon an den ersten vier Kugeln die Kerne nicht zu übersehen (cf. Fig. 16, die ein etwas späteres Stadium darstellt). Sie lassen sich auch unschwer mit der Nadel isoliren und sind im frischen Zustande ganz wasserklare kuglige Blasen, mit meist zwei Kernkörperchen; in grösserer Zahl fand ich die letzteren nicht.

Ein Umstand ist bei jenen Fischen der ersten Gruppe constant zu beobachten, der auf eine directe Antheilnahme des Fettes im Dotter an dem Furchungsprocesse hindeutet. Dieses Fett bildet einen Haufen von Tropfen verschiedener Grösse, die bei *Syngnathus* die Keimscheibe unten und seitlich umgeben, wie Vogt es auch von *Coregonus*, Lereboullet vom Hecht schildert (*disque huileux*). Bei *Gasterosteus* und *Spinachia* flottiren die Tropfen lose an einander

1) l. c. pag. 32.

haftend ziemlich frei im Dotter und nehmen deshalb stets den höchsten Punct ein. Ein Theil des Fettes bleibt aber, wie man auch das Ei drehen mag, stets an der Unterfläche der Keimscheibe haften und zertheilt sich da staubartig in äusserst feine Partikeln, die man von unten her in die Substanz der Keimscheibe eindringen sieht. Da bildet es eine den untern Theil der Scheibe einnehmende Wolke, die bei der Furchung gleichmässig zerlegt wird, so dass jeder Furchungskugel ein Antheil zufällt. Sehr schön ist es bei *Gasterosteus* und *Spinachia* zu sehen, an denen bei acht vorhandenen Furchungskugeln diese sammtlich noch in einfacher Lage neben einander geordnet sind; jede Kugel zeigt dann einen dunklern feinpunctirten Fleck in ihrer untern Hälfte, von diesem Fett gebildet. Eine derartige Absonderung eines Theils des Dotterfettes und intime Anlagerung an einen eben in lebhafterer Entwicklung begriffenen Theil des Embryo sieht man auch später mehrfach constant an dem Hinterende, wenn dasselbe sich abgrenzt und aus der Keimhaut hervortreten beginnt; ein directes Eindringen der feinen Fettpartikeln wie hier in die Keimscheibe habe ich aber sonst nicht mit Bestimmtheit beobachten können.

Ich vermag *Lereboullet* nicht zu folgen, wenn er, wie mehrfach in seinen vorher citirten Arbeiten, so noch zuletzt in einer besondern Abhandlung¹⁾ einen complicirten Modus der Entstehung der Embryonalzellen vertritt, wonach sie nicht direct aus den Furchungskugeln herstammten. Die Fische, an denen ich die Furchung von Anfang bis zum Ende verfolgte, *Gasterosteus*, *Spinachia*, *Gobius*, boten mir keinen Anhaltspunct zu solcher Auffassung, bestätigten vielmehr die herrschende Ansicht, dass die Zellen, aus denen die Keimhaut sich bildet, die directen Endglieder des Furchungsvorganges sind, mit Ausnahme einer besondern Schicht, von der weiter unten die Rede ist.

Hinsichtlich eines andern Verhältnisses, das *Lereboullet* in seiner Darstellung besonders betont, muss ich zögern, ein bestimmtes Urtheil abzugeben. Es betrifft das Erscheinen einer Höhle in dem Keimhügel nach beendeter Furchung. Er schildert es beim Hechte²⁾ derart, als sei es ganz leicht, den durch angesäuertes Wasser coa-

1) *Nouvelles recherches sur la formation des premières cellules embryonnaires.* Ann. des sc. nat. Zool. II. 1864. pag. 5.

2) l. c. pag. 41.

gulirten Keim ohne Beschädigung von der Dotterkugel abzuheben und dann durch Zerreißen mittels Nadeln die Existenz eines spaltförmigen Hohlraums darzuthun. An einem spätern Stadium, nachdem sich der Keim bereits kappenartig über die Dotterkugel ausgebreitet hat, will er es dennoch erreicht haben, die Kappe nach erfolgter Coagulation intact von der Dotterkugel zu lösen, indem er das Ei anstach, es im Aequator halbirte und einen leichten Druck auf die Hälfte ausübte, die den Keim enthielt. Darnach liess sich das isolirte Object mit der Scheere der Dicke nach spalten und zeigte eine Zusammensetzung aus zwei durch einen Spalt getrennten, an dem Rande in einander umbiegenden Blättern¹⁾. Die dieses Verhältniss illustrirende Abbildung²⁾ lässt an Deutlichkeit des Spalts wenig zu wünschen übrig. Dieselbe Angabe hält er auch beim Barsch und der Forelle aufrecht und sieht demnach in der Keimhaut von Anbeginn zwei separirte Blätter. Vogt hat bekanntlich bei *Coregonus distincte* Keimblätter nicht wahrgenommen und erwähnt auch mit keiner Sylbe einer etwa zeitweilig vorhandenen Furchungshöhle. Es bedarf nicht vieler Worte, um ein gewisses Misstrauen gegenüber der Angabe zu rechtfertigen, dass sich mit solcher Leichtigkeit ein so präcises Resultat erlangen lasse. Die mir zugänglichen Eier boten bei Prüfung dieser Frage Hindernisse dar, die ich bisher nicht zu überwinden vermochte. Solche lagen theils in der Kleinheit der Eier, wie bei *Gobius*, theils in der Festigkeit und Prallheit der äussern Eihaut, wie bei den *Gasterosteii*, die eine behutsame Eröffnung nicht gestattet. Direct von aussen her an dem in normaler Lage befindlichen Keim habe ich eine Höhle nicht wahrgenommen. Der gefurchte Keim von *Gobius niger* liess sich durch mit Schwefelsäure leicht angesäuertes Wasser in eine Consistenz versetzen, dass eine Halbirung mittels der Schneide einer Staarnadel unter dem Mikroskope möglich war, ohne dass das Object zerbröckelte oder gequetscht wurde, und einige Mal sah ich da allerdings einen Hohlraum in der Mitte. Indessen gewährt das keine Sicherheit dafür, dass man es mit einer präformirten Höhle zu thun hat. Denn das Ansäuern des Keims schafft leicht die mannichfachsten Difformitäten, partielle Hervortreibungen, Spaltungen etc., besonders ist Chromsäure hier gefährlich. Sicherheit

1) l. c. pag. 43.

2) pl. 1. 27.

böte in dieser Hinsicht nur der Nachweis einer regelmässigen Anordnung der Furchungselemente um die Höhle. Natürlich bin ich weit entfernt, diesen Misserfolg als Argument gegen Lereboullet zu verwenden, ich bin im Gegentheil der Meinung, dass seine Angabe der sorgfältigsten Prüfung werth ist, nachdem durch die wichtige Arbeit von Kowalewsky über die Entwicklung des Amphioxus eine Furchungshöhle bei diesem Thiere nachgewiesen ist, die eine hohe Bedeutung für die fernere Entwicklung hat, indem sie sich zur Leibeshöhle umgestaltet ¹⁾. Lereboullet's zweiblättrige Keimhaut des Hechteies, die aus einer Hohlkugel hervorgehend in Becherform den Dotter umspannt, hat grosse Analogie mit dem ebenfalls aus der Hohlkugel durch Einstülpung entstehenden zweiblättrigen Becher, wie der Embryo von Amphioxus zuerst erscheint. Eine wesentliche Störung erwächst für diese Vergleichung indessen daraus, dass nach Lereboullet's bestimmter Versicherung das innere Blatt des Bechers nicht als Darmblatt (*feuillet muqueux*) aufzufassen ist, sondern dem mittleren Keimblatte der höhern Thiere zu vergleichen wäre ²⁾, während das eingestülpte Blatt bei Amphioxus zum Darm wird. Damit würden die beiderlei Furchungshöhlen incomparabel, die von Lereboullet beschriebene hätte dann keine andere Bedeutung, als die des Spalts zwischen Hornblatt und mittlerem Blatte der höhern Thiere. Allein die Acten sind darüber wohl noch nicht geschlossen. Auch mit der vergänglichen und ihrer Bedeutung nach räthselhaften Furchungshöhle der Batrachier und Cyclostomen ³⁾ würde sich, soweit die beiderseitigen Angaben reichen, eine directe Vergleichung nicht durchführen lassen.

Die Keimhaut.

Ich habe hier damit zu beginnen, die Aufmerksamkeit auf einen Vorgang hinzulenken, der beim Ei der Stichlinge in sehr klarer Weise der Beobachtung sich darbietet und mir von höherer Bedeutung zu sein scheint.

Die zu besprechende Phase wird ungefähr durch Fig. 1 repräsentirt. Der Keimhügel prominirt halbkuglig, die Furchung ist

1) Ztschr. f. rat. Med. Jahresb. f. 1865. pag. 208.

2) *Recherches d'Embr. comp.* pag. 44.

3) Max Schultze, *Entwickl. von Petromyzon Planeri*. Naturk. Verhandl. 12 Deel. 1856.

so weit vorgeschritten, dass die Oberfläche des Hügels ein glattes Aussehen hat, die Basis des Hügels ist aber nicht ausgedehnter als am Beginn der Furchung, die Furchungszellen haben Membranen erhalten, zeigen deutlich, etwas glänzende Kerne, theilen sich aber noch fortwährend. Um diese Zeit nun sieht man sowohl bei *Gasterosteus*, als bei *Spinachia*, besonders schön bei letzterm Fisch, auf der Oberfläche der Dotterkugel, rings um den Rand des Keimhügels Kerne auftreten, die in ganz regelmässiger Weise angeordnet sind. Es sind wasserklare, runde Bläschen, ohne irgend welche Körnchen im Innern, die in concentrischen Kreislinien, auf das Centrum des Keimhügels bezogen, sich gruppieren. Der Abstand der einzelnen Bläschen von einander ist durchaus ein gleicher in allen einzelnen Reihen und beträgt etwa das Dreifache des Durchmessers der Bläschen selbst; um eben so viel stehen die einzelnen Reihen von einander ab. Die Stellung in den Reihen ist eine derartige, dass für je zwei benachbarte Reihen sie regelmässig alterniren (cf. Fig. 1). Es wird zunächst die dem Rande des Keimhügels nächste Reihe sichtbar, dann successive die folgenden. Mehr als fünf Reihen konnte ich nicht zählen, denn dann begann die Ausbreitung des Keimhügels und es wälzte sich die Masse seiner Zellen über diese Bildungen hinweg, die von da an verdeckt blieben. Bevor aber diese Zone der Beobachtung entzogen wird, vermag man noch einen weiteren Fortgang des Processes bestimmt zu constatiren. Man sieht nämlich zwischen den bläschenartigen Kernen zarte Contouren auftreten, die genau an einander schliessende polygonale Felder umgrenzen, deren Mittelpunkte die Kerne einnehmen, kurz es entsteht eine Lage eines regelmässigen, aus hexagonalen Zellen gebildeten Plattenepitheliums. Da die Zellcontouren sehr zart sind und in derselben Reihenfolge hervortreten, als es bei dem Erscheinen der Kerne der Fall war, nämlich zuerst an der dem Rande des Keimhügels nächsten Reihe und successive an den folgenden, so übersieht man dieselben leicht und es ereignet sich auch, dass die Zellen des Keimhügels darüber hingehen, sobald eben an der ersten Reihe die Contouren auftreten. Untersucht man mehrere Eier desselben Stadiums, so wird man die Contouren nicht vermissen. — Die erste Vermuthung hinsichtlich dieser Bildungen, die sich dem Leser aufdrängen dürfte, bevor ihm die Gelegenheit zu eigener Beobachtung dargeboten ist, wäre wohl die, dass es die ersten die Ausbreitung beginnenden Zellen des Keimhügels seien. Dem widerspricht einmal die

Genese, und dann Differenzen in Grösse und Aussehen dieser Zellen und der des Keimhügels vor und nach Beginn der Ausbreitung. Auf den Ursprung muss ich hier das Hauptgewicht legen, es treten ganz entschieden zuerst nur die Kerne auf und diese sind grösser, als die in den Zellen des Keimhügels zur selben Zeit. Das Erscheinen der Kerne gleicht demselben Vorgange in der flüssigen Blastenschicht der Insecteneier (*Musca*, *Chironomus*), aus der die Keimhaut dort entsteht. In eine solche flüssige oder halbflüssige Substanzschicht müssen natürlich auch hier die Kerne eingebettet sein, die Lage ist aber zu dünn, als dass sie an der Peripherie des Dotters wahrgenommen werden könnte. Wenn die Zellcontouren um die Kerne auftreten, zeigt sich, dass die einzelnen Zellen um ein Beträchtliches, um das Doppelte und Mehrfache grösser sind, als die später am Rande der Keimhaut vorhandenen, von denen weiter unten die Rede ist. — Ich muss nach Allem annehmen, dass diese besonderen Zellen nicht aus den Furchungszellen herzuleiten sind und kann dieselben, so weit meine Beobachtung reicht, nur auf einen Vorgang zurückführen, der in die Kategorie der »freien Zellenbildung« fällt.

Nachdem ich diese Beobachtung gemacht, gewann eine Angabe von Lereboullet, die ich vorher als vage und unsicher glaubte ignoriren zu müssen, einiges Gewicht. Ich will seine betreffenden Mittheilungen, die sich zerstreut finden, gedrängt zusammenstellen:

Als ersten Effect der künstlich ausgeführten Befruchtung des Hechteies schildert er eine Scheidung der Elemente des Keims in zwei Gruppen; die obere Portion bildet den sich furchenden Theil des Keims und wird durch diese Scheidung klar und durchsichtig, die untere Portion wird von Dotterkugeln (globules vitellins) gebildet, die vorher als feste Partikeln von verschiedener Grösse in der Substanz des Keims suspendirt waren und nun an der untern Fläche desselben sich sammelnd eine besondere Lage zwischen dem sich furchenden Keim und dem Dotter herstellen¹⁾. Weiterhin heisst es²⁾, diese Dotterkugeln bildeten sich zu Zellen um, die als dünne Membran unter der aus den Furchungszellen gebildeten Keimhaut, gleichmässig mit dieser fortschreitend, das Ei umwächst.

1) Embryol. compar. pag. 34. Ann. sc. natur. IV. Ser. zool. T. XX. 1863. pag. 180 seqq.

2) l. c. pag. 44.

Und an einer andern Stelle¹⁾:- Die Zellen dieses innersten Blattes sind rund oder oval und stehen von einander ab, indem eine amorphe Masse die Zwischenräume ausfüllt. Den Nachweis will Lereboullet dadurch geführt haben, dass er an dem mit Säure behandelten Ei die coagulirte Keimhaut mit Nadeln abhob, dann blieb angeblich jene Membran noch intact an der Dotterkugel haften. — Von der Forelle wird gar gesagt²⁾, die unter dem Keim gelegene Membran sei homogen, granulirt, die Mitte derselben sehr zart und durchsichtig, der Rand dagegen beträchtlich stärker und ausgezeichnet durch die Menge und Grösse der darin enthaltenen Tropfen flüssigen Fettes. Beim weitem Wachsthum schreite der Rand dieser Membran (*membrane sousjacent, ou feuillet muqueux*) der Keimhaut immer voraus³⁾, und zeige in seiner Zusammensetzung grosse granulirte Zellen, untermischt mit zahlreichen Fetttropfen. Etwas weiter ist aber von Zellen in dieser Schicht nicht mehr die Rede, sondern es heisst, die Fetttropfen seien in die granulirte Masse⁴⁾ eingebettet, aus welcher diese Schicht zu dieser Epoche bestehe.

Ich finde nun zwar in dieser Beschreibung meine regelmässig gestellten Kerne nicht wieder und vermag auch in der erläuternden Abbildung, die Lereboullet giebt, nicht die geringste Aehnlichkeit mit dem Bilde, das mir vorlag, zu entdecken. Seine Zeichnung giebt, entsprechend der Beschreibung, von einander abstehende Zellen wieder, die nach Gestalt und Anordnung nicht regelmässig sind. Kurz, wir haben nicht dasselbe gesehen. Es ist mir ferner eine so gebaute Membran, wie er sie zeichnet und schildert, verdächtig, denn in den ersten Bildungen schliesst sich doch stets Zelle an Zelle und es liegt nahe, daran zu denken, dass solche zerstreute Zellen, die durch eine granulirte Zwischenmasse zusammengehalten werden, Reste des coagulirten und mechanisch vom Dotter abgelösten Keims sind, die bei dieser Procedur auf dem Dotter zurückblieben und durch Gerinnungsproducte zu einer continuirlichen Schicht verbunden werden. — Indessen andererseits kann ich das besprochene Phänomen doch auch nur dahin deuten, dass unter dem sich furchenden Keime, respect. der Keimhaut, ein besonderes Blatt sich

1) l. c. pag. 48.

2) *Developp. de la truite etc.* l. c. pag. 134.

3) l. c. pag. 136.

4) l. c. pag. 139.

bilde, das nicht aus den Furchungszellen herzuleiten ist, denn die Zellen desselben entstehen frei in einer den Dotter bekleidenden dünnen Blastenschicht, indem als Erstes die Kerne derselben erscheinen. Es scheint mir ganz zweifellos, dass diese Bildung nicht auf die Zone beschränkt bleiben kann, in der ich sie erblickte, sondern über die ganze Oberfläche des Eies sich ausbreiten muss, denn jene Zone hat für die weitere Entwicklung gar keine besondere Bedeutung; die Ausdehnung wird aber verhüllt durch den sich darüber ausbreitenden Keim.

Ob dieses Blatt wirklich zum Darmdrüsenblatt wird, muss dahingestellt bleiben, vielleicht ist es nur eine vorübergehende Bildung, was aber wohl unwahrscheinlich. Lereboullet hat natürlich auch keinen andern Grund für diese Deutung als den, dass es die innerste, dem Dotter unmittelbar aufliegende Lage abgibt.

So werde ich genöthigt, eine Angabé zu stützen, gegen die ich von vornherein widerstrebte und die mir in den Einzelheiten von Seiten ihres Urhebers mangelhaft begründet erschien. Allein die Bilder, die ich in häufiger Wiederkehr zur Beobachtung erhielt, waren so deutlich, als man irgend zum Beweise wünschen kann, so dass ich ohne Rückhalt aussprechen muss: ein innerstes, unmittelbar den Dotter überziehendes Blatt entsteht anders als die übrige Keimhaut; während diese letztere aus den Furchungszellen sich zusammensetzt, entsteht jenes aus Zellen, die nicht unmittelbare Derivate der Furchungszellen sind, sondern »frei« in besonderer Blastenschicht auftreten.

Der nächstfolgende Vorgang ist die Abflachung und Ausbreitung des Keimhügels über die Dotterkugel. Im Wesentlichen ist dieser Vorgang von allen frühern Beobachtern übereinstimmend geschildert worden und man kann denselben kurz dahin resumiren: die aus der Furchung hervorgegangene Zellenmasse, die hügelartig an dem einen Pol des Eies — Keimpol — angesammelt ist, umwächst gleichsam ausfliessend als membranartige Lage — Keimhaut — die Dotterkugel und zwar vollständig, so dass sie am entgegengesetzten Pol zum Schlusse kommt. Der letzte Act der Umwachsung vollzieht sich bei den Einen (Gobii) rascher, bei den Andern (Gasterostei) langsamer, so dass bei den letzteren am Schwanzpol längere Zeit hindurch eine kreisrunde, von einem Wall der Keimhaut umgebene Oeffnung zu sehen ist, in deren Grunde man die noch unbedeckte Dotterkugel erblickt. C. Vogt nannte diese Oeffnung *trou vitellaire*

und ich will daher die Bezeichnung Dotterloch wählen. Ich befinde mich mit K. E. von Baer, Vogt und Lereboullet in Uebereinstimmung, wenn ich dieser Lücke keine besondere Bedeutung beilege. Da nach Max Schultze¹⁾ bei Petromyzon der Schluss nicht erfolgt, sondern das Loch zum After sich gestaltet, Rusconi's Lehre vom primordialen After der Batrachier damit eine Stütze erhält, so betone ich es noch besonders, dass auch bei den von mir beobachteten Knochenfischen jedenfalls ein primordialer After sich nicht bildet.

Während diese Umwachsung des Dotters durch die Keimhaut erfolgt, treten in der letztern Sonderungen und Neubildungen auf, die den Grund zur Bildung des Embryo legen. Ich freue mich, constatiren zu können, dass ich mich hinsichtlich der Elementarvorgänge, die jetzt zur Besprechung kommen sollen, mit Lereboullet in Uebereinstimmung finde. Um den Gang der Darstellung nicht zu unterbrechen, werde ich die Vorgänge im Zusammenhange beschreiben, wie ich sie an den beiden Fischgattungen, die mir zu Gebote standen, beobachtet habe, am Schlusse des Abschnittes dann Coincidenz und Abweichung unserer beiderseitigen Wahrnehmungen hervorhebend.

Bei den Gasterostei erfolgt die Anlage des Embryo im engeren Sinne, bevor die Keimhaut die halbe Dotterkugel überzogen hat. Der Vorgang wird folgendermassen eingeleitet: Sobald die Keimhaut soweit ausgedehnt ist, dass ihr freier Rand etwa 45° vom Keimpol absteht, tritt ein Unterschied hervor zwischen den Zellen des Randes und denen der mittlern Region. Die letztern flachen sich ab, werden durchsichtig, fügen sich nach Art eines Pflasterepitheliums in polygonal umgrenzten Contouren an einander, die Randzellen bleiben rund, locker über einander geschichtet und haben, wenn auch nicht gleich anfangs, doch späterhin einen merklich geringern Durchmesser. Sehr bald grenzt sich so eine Randzone gegen ein helleres Mittelfeld deutlich ab, es erhält die Keimhaut einen Saum, den ich den Keimsaum (*bourrelet blastodermique Lereb.*) nennen will. Derselbe tritt nicht allein durch die Gestalt und Besonderheit seiner Zellen hervor, sondern durch eine merkliche, anfangs ringsum gleiche Wulstung (Fig. 2 und 3). — Während an den Zellen des Keimhügels selbst, nachdem derselbe bereits sich abzuflachen

1) a. a. O.

begonnen hat, deutlich eine Nachfurchung zu beobachten ist, hört dieser Process, sobald die Scheidung in Keimsaum und Mittelfeld erfolgt ist, an den polygonalen epithelartigen Zellen des letztern auf, an den Zellen des Saumes dagegen hält eine rege Vermehrung durch Theilung noch lange an, man gewahrt vielfach eingeschnurte und doppelte Kerne und bisquitförmig eingeschnurte Zellen. Vom Keimsaume geht die Embryonalanlage aus: An einer Stelle beginnt der Saum sich zungenförmig gegen den Pol vorzuschieben, in das helle Mittelfeld hinein (Fig. 2 von der Fläche aus, Fig. 3 im Profil) und dieser Fortsatz wächst bis zum Pol vor, so dass die Axe desselben in einem Meridian des Eies liegt. Gleichzeitig wulstet sich der Keimsaum stärker in dem Abschnitte, von dem jener Fortsatz seinen Ausgang nimmt, während am entgegengesetzten Umfange die Wulstung abnimmt; die Hauptmasse der Zellen des Saumes zieht sich nach der Stelle hin, wo die neue Bildung ihren Ausgang nimmt. Diese werde ich als Embryonalschild bezeichnen (*bandelette embryonnaire Lereb.*).

Wie die Fig. 4 lehrt, die den Embryonalschild in der Profilansicht vorführt, ist die Basis desselben, nachdem die Spitze den Pol erreicht hat, seitlich nicht scharf abgesetzt gegen den Keimsaum, sondern geht ausgeschweift allmähig in den obern Rand desselben über; in der Axe ist die Anlage am stärksten gewölbt, gegen die Seitenränder hin allmähig abfallend. Dieselben runden Zellen des Keimsaumes setzen auch den Schild zusammen, nur dass sie gegen die Axe desselben hin allmähig an Durchmesser abnehmen. Es hebt sich dadurch die Anlage gegen das helle Epithelialfeld der Keimhaut eben so scharf ab, als gegen den Keimsaum hin die Grenze verschwimmt.

Zu derselben Zeit, wo die Keimhaut weiter wachsend mit dem freien Rande ihres Saumes an den Aequator des Eies gelangt, hat der Embryonalschild den Pol erreicht, der nicht überschritten wird. Das Längenwachsthum der Anlage ist nunmehr blos von dem weitem Vorrücken der Keimhaut gegen den entgegengesetzten Pol hin abhängig. Gleichzeitig indessen beginnen innerhalb des Embryonalschildes selbst die Vorgänge, die die Differenzirung der einzelnen Organanlagen einleiten. — So gestalten sich diese vorbereitenden Processe bei *Gasterosteus* und *Spinachia*; nur geringe Abweichungen lassen sich zwischen beiden Gattungen wahrnehmen; der Keimsaum ist bei *Gasterosteus* etwas stärker gewulstet, als bei *Spinachia*, die

Ausdehnung der Keimhaut erfolgt bei dem erstern Fisch etwas rascher, wobei aber die Ausbildung des Embryonalschildes im Verhältniss dazu ein wenig gegenüber *Spinachia* zurücksteht. Indessen die Differenz ist so unwesentlich, dass man von beiden aussagen kann: Sobald die halbe Dotterkugel umwachsen ist, der Keimsaum mit dem Aequator zusammenfällt, tritt in der Axe des Embryonalschildes die Andeutung weitergehender Processe auf. Diese darzustellen verschiebe ich, um zunächst die den bisher geschilderten analogen Vorgänge an dem Ei der Gattung *Gobius* zu erläutern.

Die Entwicklung verläuft hier bis zur Bildung des Embryonalschildes dem äussern Anschein nach so abweichend von dem oben auseinandergesetzten Gange, dass man Mühe hat, das gemeinschaftliche Grundgesetz zu ermitteln. Ein solches ist aber, wie ich mich bestimmt überzeugen konnte, vorhanden.

Die zwei Arten, die ich untersuchte, *Gobius niger* und *minutus*, weichen in der äussern Eiform, in der Gestalt des Chorion ab. Bei *G. minutus* ist es birnförmig und trägt am dicken Ende den Strang, mittels welchem es beim Legen angeheftet wird (Fig. 15). Das Ei des *G. niger* ist lang, fast walzenförmig, an beiden Enden sich gleichnässig zuspitzend. Im Einhalte ist dagegen keine Differenz, abgesehen von der verschiedenen absoluten Grösse. Das Verhältniss von Keimhügel und Dotterkugel ist übereinstimmend und dem entsprechend harmoniren auch die ersten Phasen der Entwicklung. Ich beschränke mich deshalb in der Beschreibung auf *G. minutus*, dem auch die Abbildungen entnommen sind.

Der Keimhügel hat vor und nach der Furchung fast dasselbe Aussehen, die grossen dunkeln Dotterpartikeln machen denselben fast undurchsichtig und man muss ihn nach der Furchung zerkleinern, um die Zellen wahrnehmen zu können.

Die Ausbreitung des Keims beginnt nicht mit gewulstetem Rande, sondern in dünner Schicht (Fig. 17). Sobald aber der Rand dem Aequator der Dotterkugel sich nähert, ändert sich das Verhältniss rasch: die bisher in der Polgegend angehäuften Hauptmasse der Zellen drängt zum Rande hin, verdickt denselben beträchtlich, während die Keimhaut am Pol von nun an bis zur vollendeten Umwachsung sich stetig verdünnt. Der gewulstete Rand schnürt die Dotterkugel in der Mitte beträchtlich ein, so dass sie fast biskuitförmig erscheint (Fig. 18). Gleichmässig rücken nun der Rand der Keimhaut und die Einschnürung dem entgegengesetzten Pole

näher, es gleicht sich die Einschnürung aber, jemehr von der Dotterkugel umspannt wird, um so mehr aus, die Bisquitform des Dotters geht in eine Birnform über (Fig. 19), und wenn ein, eben noch wahrnehmbares, kleines Segment der Dotterkugel aus der Oeffnung der Keimhaut, dem Dotterloch, hervorsieht, erscheint auf dem Rande der Keimsaum (Fig. 19) als eine von der übrigen Fläche der Keimhaut unterschiedene Zone von Zellen. Indessen ist dieses Object zur Wahrnehmung des Saumes lange nicht so günstig, als das Ei der Stichlinge. — Diese Erscheinung tritt also hier am Schlusse des Processes der Umwachsung auf, dort gleich am Beginn. Im wesentlichen Punkte tritt aber die Uebereinstimmung wieder hervor: hier wie dort leitet das Auftreten des Saumes die Bildung des Embryonalschildes ein. Nach dem abweichenden Verhältnisse von Keimhaut und Keimsaum zur Dotterkugel vollzieht sich hier der Process auch eigenthümlich.

Unmittelbar nachdem der Saum sichtbar geworden ist, beginnt eine Verschiebung der Zellen desselben; bis dahin ringsum in gleicher Mächtigkeit rücken sie nach der einen Seite zusammen, verdicken aber nicht bloß den Rand bei entsprechender Verdünnung der entgegengesetzten Seite, sondern die Anhäufung beginnt sofort sich gegen den Keimpol vorzuschieben: die Bildung des Embryonalschildes ist eingeleitet (Fig. 20). Um dieselbe Zeit bedeckt sich das noch freie Segment des Dotters; die Zellenanhäufung ist dort aber noch eine so beträchtliche, dass nachdem die innern Lagen den Dotter schon vollständig überzogen haben, äusserlich noch eine kraterförmige Vertiefung eine Zeit lang wahrnehmbar bleiben kann. Auch diese verstreicht indessen, ehe der Embryonalschild bis zum Pol vorgerückt ist und damit verschwindet denn auch der Keimsaum.

Das Bild der analogen Vorgänge bei beiden besprochenen Gruppen gewinnt dadurch namentlich ein so verschiedenes Ansehen, dass die als Embryonalschild bezeichnete Wucherung nach Zeit und Art so abweichend auftritt: In der ersten Gruppe am Beginn, in der zweiten am Schlusse der Umwachsung, dort mithin in der Nähe des Kopfpols des Eies, hier vom entgegengesetzten Pol aus. Hat man nicht die Gelegenheit, die letztern Eier continuirlich von Stunde zu Stunde zu beobachten, so kann man leicht hinsichtlich des Ausgangspunktes der Bildung sich täuschen, denn die Vorgänge drängen sich hier beim Schlusse des Dotterloches so rasch auf einander, dass,

während man zuletzt noch den gleichmässigen, ringförmigen Wulst um das Dotterloch erblickte, nach zwei bis drei Stunden bereits jede Spur der Stelle, wo die Schliessung erfolgte, verwischt ist und man statt des gewulsteten Ringes, der einen Parallelkreis einnahm, jetzt einen nur das halbe Ei umgreifenden Wulst in einem Meridian wahrnimmt, an dem man nicht zu entscheiden vermag, von welcher Stelle aus seine Bildung begonnen hat. — Eine weitere Differenz, die zu Irrthümern Veranlassung geben kann, liegt in der flüchtigen Existenz des Keimsaumes bei Gobius. Man sieht denselben nur ein Paar Stunden lang, in der letzten Phase der Umwachsung, trotzdem dass die Keimhaut schon lange vorher den stark gewulsteten Rand hat; aber Keimsaum und Randwulst dürfen nicht identificirt werden, erst wenn die Zellen des Randwulstes sich von denen der übrigen Keimhaut mit scharfer Grenze absetzen, nenne ich die Bildung »Saum«, und das ist es, was hier so spät auftritt.

Es möge nun hervorgehoben werden, was von meinen Vorgängern über die eben geschilderten Verhältnisse beobachtet und mitgetheilt ist.

Den älteren Autoren sind die Einzelheiten der Vorgänge an der Keimhaut entgangen, die die Bildung des Embryonalschildes einleiten. K. E. von Baer¹⁾ schildert die Umwachsung der Dotterkugel durch den Keim bei *Cyprinus blicca* ganz ähnlich dem Vorgange, wie er bei Gobius stattfindet. Er hat die Einschnurung der Dotterkugel durch einen Randwulst deutlich gesehen, aber nicht die erste Anlage des Embryo. Er sagt nur, die Embryobildung beginne, nachdem die Keimhaut den Dotter umwachsen habe und das Erste, was man vom Embryo sehe, sei die Rückenfurche²⁾. — C. Vogt bringt in diesem Stücke auch keinen Fortschritt, im Gegentheil, er verwirrt meiner Meinung nach die Anschauungen, indem er in einem gewissen Gegensatze zum Embryo eine Bildung auftreten lässt, von der weder ich selbst etwas gesehen, noch auch in den Angaben der übrigen Bearbeiter des Gegenstandes eine Spur zu entdecken vermag. Das Erste, was nach ihm die beginnende Bildung des Embryo andeutet, ist die Scheidung des Keims in zwei Abtheilungen, den Embryo und die Dotterblase (*vessie vitellaire*)³⁾.

1) l. c. pag. 10

2) l. c. pag. 12

3) l. c. pag. 39.

Unter dieser »Dotterblase« ist aber nicht etwa der Dottersack zu verstehen, d. h. die die Dotterkugel sackförmig umkleidende Keimhaut, so weit sie nicht zum Embryo im engern Sinne wird, sondern eine besondere abgegrenzte Blase, die sich aus der im Uebrigen flachen Keimhaut hügelartig, wie der Embryo, erheben und mit einer klaren Flüssigkeit erfüllt sein soll. Vogt hebt es ausdrücklich hervor¹⁾, erst mit dieser Scheidung beginne die Entwicklung des Embryo und das trete ein, wenn der Keim den Dotter zur Hälfte überzogen habe. Diese sogenannte Dotterblase soll aber in keiner Verbindung mit dem Embryo stehen, sondern sich genau auf der entgegengesetzten Seite des Eies befinden, d. h. wenn der Embryo einen Halbkreis einnimmt, so liegt die Dotterblase am entgegengesetzten Ende des Durchmessers des Eies, der durch die Mitte des Embryo gezogen wird. Beim ersten Auftreten sollen beide Bildungen sich fast im Keimpol berühren, dann aber auseinanderrücken. Bevor diese Scheidung im Keime erfolge, soll bereits die eine Hälfte des Keims dicker sein, als die andere²⁾, ohne dass aber gesagt wird, aus dieser Verdickung ginge der Embryo hervor, indessen kann man das aus den Figg. 116 bis 120 schliessen. Es wird nicht gesagt, wie sich diese »Dotterblase« gegen den membranösen Theil der Keimhaut abgrenzt, noch auch, was denn eigentlich aus derselben wird und welche Bestimmung sie hat. Nach den Abbildungen zu urtheilen, würde sie erst spät verschwinden. Die Abbildungen aber, die dieses Verhältniss illustriren, sind auf zwei Tafeln vertheilt. Die Figg. 116 bis 120 auf Tab. 5 betreffen frühere Stadien und entsprechen ungefähr meinen Figg. 3 bis 5. Nach diesen würde ich die blasenartige Erhebung auf der dem Embryo entgegengesetzten Seite allenfalls zu erklären vermögen. Ich habe nemlich auch an den von mir beobachteten Eiern nicht selten bemerkt, dass auf diesen Entwicklungsstadien, wo der freie Rand der Keimhaut die Dotterkugel fest umspannt, der von der Keimhaut bekleidete Theil des Dotters etwas seröse Flüssigkeit abscheidet, die den dünnern, d. h. den dem Embryonalschilde entgegengesetzten Abschnitt der Haut blasig hervorhebt; namentlich ist das der Fall, sobald man Kälte auf das Ei einwirken lässt. Immerhin aber kann von einer bestimmt abgegrenzten, ringsum geschlossenen Blase nicht die Rede

1) l. c. pag. 42.

2) l. c. pag. 38, 39.

sein. — Ganz unverständlich aber sind mir die Figg. 20 bis 31 auf Tab. 1 des Vogt'schen Werkes. Sie stellen spätere Stadien vor, der Embryo ist an einigen schon geschwänzt und die »Dotterblase« sitzt wie ein kegelförmiger Pfropf dem Dotter auf, umgeben von einem Kranz von Zellen (Fettbläschen?). Man könnte an eine Verwechslung mit dem Dotterloch kurz vor der Schliessung desselben denken, wo der Dotter aus der Oeffnung pfropfartig hervorragt, wenn nicht Vogt selbst mit Schärfe beobachtet hätte, dass das Dotterloch mit dem Hinterende des Embryo zusammenfällt und er als der Erste dieses Verhältniss deutlich beschrieben hätte. So fehlt mir durchaus der Schlüssel zur Deutung dieser Bilder. — Jedenfalls hat Vogt einen besonders gestalteten Saum der Keimhaut nicht beobachtet.

Der Erste, der es hervorhob, dass die Bildung des Embryo vom Rande der Keimhaut ausgehe, ist Lereboullet; seine Schrift¹⁾ wurde bereits im Januar 1854 gekrönt. Coste veröffentlichte Abbildungen zur Entwicklung des Stichlings in dem grossen Atlas zu seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte²⁾, ohne in dem Texte bis zur Behandlung des Gegenstandes zu gelangen. Das Werk trägt die Jahreszahl 1847—1859 und ich vermuthe daher, dass der die erwähnten Abbildungen enthaltende Fascikel nach Lereboullet's vorläufiger Publication seiner Untersuchungen³⁾ erschienen ist. — Die Abbildungen zeigen den Saum sehr deutlich und den Zusammenhang des Embryo mit demselben. Dabei ist auch die Besonderheit der Zellen des Saumes hervorgehoben. — Allein gerade auf diesen Punct, der mir von besonderer Bedeutung zu sein scheint, legt Lereboullet kein Gewicht, er betont nur den Wulst am Rande der Keimhaut beim Hecht, von dem die Bildung des Embryonalschildes (*bandelette embryonnaire* Ler.) ausgehe⁴⁾. Deshalb findet er denn auch, dass beim Barsch ein »anneau embryonnaire« fehle⁵⁾, weil die Bildung des Embryonalschildes da erst erfolgt, nachdem die Umwachsung vollendet und der starke Randwulst verstrichen ist. —

1) *Recherches d'Embryol. compar. etc.*

2) *Hist. gener. et partic. du Developp. des corps organisés.* Paris 1847—1859.

3) *Ann. des sc. nat.* 1854.

4) *Ann. des sc. natur.* IV Serie Zool. Tme I, 1854 pag. 248.

5) *l. c.* pag. 360.

Mir scheint nun gerade das Ei des Barsches ein Object zu sein, an dem die Bedeutung des Saumes in dem oben definirten Sinne besonders hervortritt. Denn auch hier erscheint der Saum, d. h. eine scharf begrenzte Randzone besonderer Zellen im letzten Augenblicke, wie bei Gobius, während vorher, wo die Wulstung des Randes viel beträchtlicher war, derselbe vermisst wird. Lereboullet scheint die intacten Eier unter zur geringer Vergrößerung betrachtet zu haben, davon zeugen auch seine Abbildungen, die alles Detail vermissen lassen. — Im Uebrigen, was die Form und das Hervorwachsen des Embryonalschildes aus dem Rande der Keimhaut gegen den Keimpol anlangt, so habe ich in meiner Beschreibung nur die Darstellungen Lereboullet's bestätigt.

Man muss erst ein so deutliches, klares Object vor Augen gehabt haben, wie das Stichlingsei, um dann auch an minder günstigen Eiern den Saum nicht zu übersehen. — Es fragt sich aber, wodurch ist das Bild des Saumes morphologisch bedingt? Dass es nicht die Wulstung des Randes ist, die der Erscheinung im Wesentlichen zu Grunde liegt, geht deutlich aus Verhältnissen hervor, wie die Fig. 13 sie darstellt: der Saum hat eine bestimmte obere Grenze, der Wulst aber verstreicht ganz allmählig. — Beim Ei der Stichlinge bietet die Scheidung der Keimhaut in Keimsaum und Epithelialfeld keine Schwierigkeit für die Erklärung des morphologischen Vorganges, der dieselbe verursacht. Hier verhält es sich folgendermassen: die Zellen vom Charakter des Plattenepithels leiten den Fortschritt in der Entwicklung ein, indem sie sich abplatten und polygonal an einander fügen, während die Zellen des Saumes in dem bisherigen Zustande verharren und als rundliche Elemente locker neben und über einander gelagert bleiben. Und diese locker vereinigten und deshalb eben leicht an einander verschiebbaren Elemente sind es, die zur Bildung des Embryonalschildes sich gruppieren. — Wahrscheinlich findet bei letzterm Vorgange zweierlei statt, eine rapidere Vermehrung der Zellen in loco und eine Wanderung derselben aus dem ganzen Bereiche des Keimsaumes nach der Stelle der neuen Bildung. Dass das Wandern aber die Hauptrolle dabei spielt, ist mir gar nicht zweifelhaft. Die Massenverschiebung, wie die Figg. 19 und 20 vom Gobius es darstellen, findet nemlich nicht selten in der kurzen Zeit von einer Stunde statt und es lässt sich die Abnahme der Masse auf der entgegengesetzten Seite des Saumes nicht anders als durch ein Verschieben erklären. Der gleichmässigen Ent-

fernung der Elemente vom Centrum, wie es bei der Ausbreitung des Hügels zur Keimhaut vor sich geht, folgt eine Attraction gegen ein neues Centrum, das in dem entstehenden Embryonschilde liegt.

Bei *Gobius* ist es viel schwerer zu sagen, wodurch sich eigentlich die Grenze des Saumes ausprägt, denn der Unterschied in der Form der Zellen, wie er bei den Stichlingen sich zeigt, rundliche Zellen im Saum, platte, polygonale im Epithelialfelde, ist hier lange nicht so in die Augen fallend, dass dadurch die Abgrenzung sich erklären würde. Der Form, Grösse und Durchsichtigkeit nach wird man sie schwerlich unterscheiden. Ich habe nur gefunden, dass die Saumzellen entschieden bestimmtere Contouren hatten und deshalb wie eine aufgelagerte Zone erschienen. Es ist mir wahrscheinlich, dass auch hier dasselbe statt hat, dass nemlich die Abgrenzung der Saumzellen nicht sowohl auf das Auftreten neuer Elemente zu beziehen ist, als vielmehr darauf, dass die übrigen Zellen sich dichter an einander schliessen und dadurch ihre Contouren unbestimmter werden.

Ehe ich mich dem weitem Fortgange der Entwicklung zuwende, habe ich noch eine Differenz hervorzuheben, die zwischen der Form des Embryonschildes bei den Stichlingen und der Gattung *Gobius* hervortritt. Bei den erstern bleibt derselbe gleichmässig gewölbt und lässt in der Profilansicht wie im optischen Querschnitt betrachtet keine Abtheilungen oder secundäre Unebenheiten gewahren, dagegen nimmt man bei *Gobius* bald nach dem Erscheinen des Schildes einen prominirenden Scheitel daran wahr, der einen vordern Kopftheil von einem hintern Rumpftheil trennt. Dieser Scheitel nähert sich bei der Vergrösserung der Anlage dem Pol, bleibt aber in einiger Entfernung von dem letztern stehen und verursacht durch seine Prominenz, dass der Kopftheil sich fast rechtwinklig gegen den Rumpftheil absetzt (vergl. Fig. 20, 21). So früh also, ehe noch irgend welche weitere Differenzirung eingeleitet ist, prägt sich hier bereits die Sonderung beider Abtheilungen des Embryonalkörpers aus. Und doch ist jedenfalls diese Bildung dem in Fig. 4 dargestellten Schilde des Stichlings, dem der Kopfhöcker vollkommen fehlt, genetisch gleichwerthig, denn die weiteren Vorgänge verlaufen ganz parallel in beiden Fällen.

Entwicklung innerhalb des Embryonalschildes.

Vor Allem wäre hier die Bezeichnung Embryonalschild zu rechtfertigen, die ich auf die beschriebene, vom Keimsaume ausgehende Bildung angewandt habe. Vogt¹⁾ und Lereboullet²⁾ wählen eine andere Bezeichnung; der Erstere nennt den Theil »bande primitive«, der Zweite »bandelette embryonnaire« und fügt zur Erläuterung hinzu: bande primitive de Baer. Also Beide denken dabei an den Primitivstreif des Hühnchens und gehen zugleich von der Voraussetzung aus, dass im Primitivstreif nach Baer die erste Spur des Embryo gegeben sei, was nicht zutrifft, indem bekanntlich Baer³⁾ die schildförmig verdickte Mitte der Area pellucida als Anlage des Embryo bezeichnet (»der innerste Hof ist der Embryo«). Dieser Anschauung haben sich von den späteren Embryologen Remak, Bischoff, Kölliker und neuerdings Dursy im Wesentlichen angeschlossen. Es wurde sich also bei der Vergleichung von Fisch und Hühnchen darum handeln, zu ermitteln, ob bei den erstern auch eine mehr flächenhaft ausgebreitete Verdickung das Hauptmaterial für die Anlage des Embryo bietet, worin dann nachher eine lineäre Bildung — Primitivstreif — die Lage der Axe des Embryo markirt. Mir scheint, dass das unzweifelhaft bejaht werden muss. Schon beim Stichling ist es eine Bildung von beträchtlicher Flächenausdehnung, deren Basis fast den halben Umfang des Eies beträgt, bei Gobius und bei Perca nimmt die Verdickung geradezu die halbe Keimhaut ein. Von andern Fischen kenne ich dies Stadium nicht aus eigener Anschauung; allein was Lereboullet vom Hecht sagt, stimmt ganz damit überein. Nur von der Forelle heisst es⁴⁾, die bandelette embryonnaire entwickle sich aus dem Wulst der Keimhaut als schmaler Cylinder. Das kann aber eine abweichende Anschauung nicht bedingen, wenn, wie aus dem weiteren Verlaufe ersichtlich, diese cylindrische Zellenanhäufung der flächenhaft ausgebreiteten ganz gleichwerthig ist und beide darin namentlich übereinstimmen, das Material zur vorläufigen Anlage der wesentlichsten Theile des Embryo zu enthalten. So weit ich sehe,

1) l. c. pag. 44.

2) Ann. sc. nat. IV Serie. Zool. Tome I pag. 255.

3) Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Thl. pag. 69.

4) l. c. pag. 147.

werden daraus alle Organe mit Ausnahme des Darms entwickelt. Ein Unterschied ist allerdings vorhanden, der bezieht sich auf die Stelle der Bildung: der Schild des Huhnchens liegt in der Mitte der Keimscheibe, beim Fische geht die Bildung vom Rande aus, wächst gegen die Mitte, d. h. den Keimpol vor und überschreitet denselben nicht merklich. Das wäre die Eigenthümlichkeit der Classe.

Bevor dann die weiteren Vorgänge besprochen werden, die an dem Embryonalschilde und zwar in beiden Gruppen parallel und übereinstimmend vor sich gehen, sei es gestattet, einen Blick auf die Beschaffenheit des Eies zu werfen zu dem Zeitpunkte, bis zu welchem die Entwicklung bisher verfolgt war.

Das Stichlingsei ist noch nicht ganz bis zum Aequator von der Keimhaut überzogen, der Keimsaum erscheint auf der einen Hälfte als regelmässige Zone, die andere Hälfte des Saumes trägt den als seine unmittelbare Fortsetzung erscheinenden, zungenförmig gegen den Pol hin sich verjüngenden Embryonalschild, der gleichmässig der Quere und Länge nach gewölbt erscheint. Das Ei des Gobius ist vollständig überzogen, die Stelle, wo das Dotterloch sich schloss, ist verstrichen, von einem Keimsaume daher nichts mehr zu erblicken, die eine Hälfte des Eies zeigt die Keimhaut beträchtlich mächtiger als die andere, d. h. sie trägt den nicht durch deutliche Grenzen bezeichneten Embryonalschild, der, im Profil gesehen, von einem Pol zum andern reicht, am Kopfpol die stärkste Massenanhäufung enthält und bereits Kopf- und Rumpftheil unterscheiden lässt. Die Zellen sind wegen eines feinkörnigen Inhalts undurchsichtig, von undeutlichen Contouren, erscheinen in den beiden Hälften nicht so verschieden, als es beim Stichling der Fall. — Soweit verschieden nach der äussern Erscheinung befinden sich die Eier doch auf derselben Entwicklungsstufe hinsichtlich der nunmehr an dem Embryonalschilde auftretenden Vorgänge.

Das nächste nemlich, was den weitem Fortschritt einleitet, ist das Auftreten eines kielartigen Vorsprungs an der untern, dem Dotter zugewandten Fläche des Embryonalschildes, wodurch an der Dotterkugel eine Furche eingedrückt wird.

Am Stichlingsei verräth sich das Erscheinen des Kiels zuerst bei der Ansicht des Embryonalschildes von oben (von der Fläche her). Es treten da zwei dunkle Linien auf, die parallel der Mittellinie des Schildes verlaufend einen hellen Mittelstrich begrenzen

(cf. Fig. 6). Vorn gehen beide bogenförmig in einander über, so dass der Mittelstreif ein deutlich umschriebenes, von der vordern Grenze des Schildes ein wenig abstehendes, abgerundetes Vorderende zeigt, während nach hinten zu, gegen den freien Rand des Keimsaumes hin, die Erscheinung verschwimmt. — Das ist also der Primitivstreif des Stichlingeies, wenn man diesen Namen in allgemeinem Sinne als Bezeichnung für die erste Bildung anwenden darf, die die Lage der Axe des Embryo angiebt. Man vermag hier nun bald die optische Erscheinung auf ihre Ursache zu beziehen. Durch Heben und Senken des Tubus überzeugt man sich, dass dieselbe nicht an der Oberfläche des Schildes zu suchen ist, die Linien erscheinen erst bei etwas tieferer Einstellung; senkt man dann den Tubus noch weiter, so treten sie stets näher zusammen und verschmelzen schliesslich zu einer. Giebt man aber dem Ei eine Stellung, wie sie sich in der Fig. 6 ausspricht, wobei man das vordere Ende des Embryonschildes von der Fläche aus sieht, also den Primitivstreif erblickt, an der Peripherie des Eies aber bei Senkung des Tubus einen weiter zurückgelegenen Theil des Embryonschildes im optischen Querschnitt betrachten kann, so überzeugt man sich einmal von dem Vorhandensein des Kiels und ferner davon, dass die dunklen Linien, die den Primitivstreif begrenzen, auf die Seitenflächen des Kiels zurückzuführen sind. Der von beiden dunklen Linien eingefasste Mittelstreif bedeutet also nicht eine Verdünnung des Axentheils, sondern ihm correspondirt im Gegentheil die durch den Kiel verursachte Verdickung. Die begrenzenden Linien aber lassen sich nur aus einer Ablenkung des von unten her durchfallenden Lichtes an den Seitenflächen des Kiels herleiten. Sehr bald kann der Kiel auch in der Profilansicht zur Wahrnehmung gebracht werden; die Durchsichtigkeit des Dotters gestattet ihn vollkommen zu übersehen. Es zeigt sich, dass derselbe nicht in der ganzen Länge des Embryonschildes, der jetzt mehr als einen Viertelkreis bedeckt, vorhanden ist, sondern nur in der vordern Hälfte (Fig. 5, die übrigens ein späteres Stadium zeigt).

Das Auftreten des Kiels vollzieht sich bei *Gobius* in ganz entsprechender Weise. Die Erscheinung, die am Stichlingsei bei der Ansicht von der Oberfläche her als Primitivstreif sich bemerklich macht, ist hier allerdings kaum wahrnehmbar. Die Ursache davon liegt in der relativ viel beträchtlichern Mächtigkeit der Masse des Schildes und der geringern Durchsichtigkeit von Keimhaut und

Dotter. Am deutlichsten erblickt man den Kiel hier, wenn man das Ei so stellt, dass das Vorderende des Embryonalschildes in die Axe des Mikroskops fällt. Man sieht ihn dann so, wie die Fig. 24 es zeigt, fast ebenso deutlich auch im Profil (Fig. 22). Wie beim Stichling ist er auch bei *Gobius* nur in der vordern Hälfte des Schildes vorhanden. Gegen den Schwanzpol des Eies tritt er gar nicht hervor.

Diesen Kiel haben nur K. E. von Baer und Coste so früh beobachtet, denn ich finde bei Vogt und Lereboullet erst später Andeutung desselben. Coste zeichnet denselben beim Stichlingsei in der oben citirten Tafel, die ohne Text geblieben ist, ganz deutlich. Baer sagt, nachdem die Rückenfurche aufgetreten sei, dränge in ihrer Mitte ein schärferer Kiel gegen den Dotter hinein. Der Kiel ist aber das Erste und wird nur stärker, sobald die Furche erscheint. Beim Barsch tritt die Bildung noch ausgeprägter auf, als es bei *Gobius* der Fall ist. Wenn dieser Kiel bei der Ansicht des Embryonalschildes von oben her nicht durchschimmerte, so würde ich nicht auf eine Vergleichung desselben mit dem Primitivstreif des Hühnchens geleitet sein, bei dem Bilde aber, das das Ei des Stichlings bietet, drängt sich die Vergleichung auf und es ergibt sich bei genauerer Untersuchung, dass eine Parallele sehr wohl statthaft ist. Es ist also hier wie dort eine lineäre Verdickung in der Mitte des flächenhaft ausgebreiteten Schildes, die die Lage der Axe des Embryo andeutet. Und wie im Primitivstreif des Hühnchens (Axenplatte, Remak) das obere und mittlere Keimblatt verwachsen sind, so zeigt sich auch hier, wie das Folgende lehren wird, dass an der untern Kante des Kiels die beiden analogen Blätter des Fischeies verwachsen sind, während sie seitlich davon deutlich getrennt erscheinen. Allerdings scheint hierbei eine Differenz obzuwalten, denn während beim Hühnchen nach Remak¹⁾, Hensen²⁾ und Dursy³⁾ die ursprünglich getrennten Keimblätter erst im Primitivstreif verwachsen, scheint beim Fisch erst nach Bildung des Kiels die Trennung beider Blätter von einander zu erfolgen und nur in der Mittellinie die Verbindung erhalten zu bleiben. Ich muss aber ausdrücklich bemerken, dass ich nicht mit der Schärfe, die allein

1) Untersuchungen etc.

2) Arch. f. pathol. Anat. Bd. XXX pag. 179.

3) Der Primitivstreif des Hühnchens. Lahr 1867. pag. 26.

der feine Querschnitt bietet, davon mich habe überzeugen können und dass bei meinem Verfahren, der Betrachtung des Embryonalschildes in situ vom Vorderende her, eine feine Trennungslinie bei festem Aneinanderliegen der Blätter immerhin sich der Wahrnehmung entziehen kann. Eine weitere Uebereinstimmung würde sich ergeben, wenn die bisherige Lehre vom Primitivstreif ihre Geltung behielte, wonach daraus die Axenorgane des Embryo thatsächlich hervorgingen. Beim Fisch ist das der Fall. Allein die alte Lehre wird durch Dursy's¹⁾ überraschende Mittheilungen stark erschuttert. Nach seinen eingehenden Untersuchungen wäre der Primitivstreif ein räthselhaftes Gebilde, das etwa nur die Bedeutung einer Richtungslinie hätte und mit den Organanlagen des Embryo nicht in directer Beziehung stände. Es versteht sich von selbst, dass die fernern Schicksale des Kiels nicht als eine Stütze für die bisherige Anschauung von der Bedeutung des Primitivstreifs herangezogen werden können, denn es handelt sich hier nicht um verschiedene Deutungen derselben Beobachtung, sondern um ganz disparatē Wahrnehmungen und die Angelegenheit muss an demselben Objecte, das die Veranlassung zur Differenz gab, auch zum Austrag kommen.

Die nächste Erscheinung besteht in einer muldenförmigen Einsenkung der Oberfläche des Embryonalschildes im Verlaufe der Mittellinie, die ebenfalls vorn am deutlichsten ist, sowohl in Bezug auf Breite als Tiefe. In dem Maasse, als die Mulde sich vertieft, senkt sich der Kiel tiefer in den Dotter ein (cf. Figg. 5 und 25). Dieselbe ist von allen Beobachtern gesehen worden, Baer nennt sie Rückenfurche, Vogt und Lereboullet bezeichnen sie als *sillon dorsal*.

Mit dem Auftreten dieser Furche complicirt sich die Entwicklung mehr und mehr. Es beginnen vom Kopfe aus Vorgänge, die einerseits eine Sonderung im Embryonalschilde der Quere nach einleiten, indem die in der Axe auftretende Anlage des Centralnervensystems sich von den seitlichen Wirbelanlagen scheidet, andererseits aber gleichzeitig eine Sonderung der Tiefe nach sich vollzieht, wodurch drei deutlich getrennte Blätter erst nur im Bereich des Embryonalschildes, weiterhin in der ganzen Ausdehnung der Keimhaut sichtbar werden. Mit diesen Vorgängen im engsten Zusammenhange steht das sehr frühzeitige Auftreten der Augenanlagen. Dann erscheinen noch zwei andere Organe um dieselbe Zeit,

1) a. a. O.

die isolirt entstehen und nach der Art und Weise ihres Auftretens von jenen allgemeinen Sonderungsvorgängen weniger abhängig zu sein scheinen, als die Augenanlagen. Aber es schlagen zugleich die Processe jetzt einen Weg ein, der die Entwicklung der Knochenfische in wesentlichem Grade von der der höhern Wirbelthiere unterscheidet, während bis dahin, in den fundamentalen Processen, ich eine grössere Uebereinstimmung angetroffen hatte, als sich nach den frühern Arbeiten voraussetzen liess.

Von diesem Stadium an, das mit dem Erscheinen der Furche eingeleitet wird, divergiren meine Beobachtungen in wichtigen Stücken, vornehmlich hinsichtlich der Weise der Bildung des Centralnervensystems und seiner Adnexa, von denen der mehrfach citirten Autoren. Wenn diese selbst auch vielfältig unter einander abweichende Darstellungen geben, so stimmen sie doch darin überein, dass sie die erwähnte Furche sich schliessen lassen. Ich muss aber glauben, dass sie zu dieser Auffassung nicht sowohl durch die klare und bestimmte Wahrnehmung des Vorganges bewogen sind, als vielmehr durch die vorgefasste Meinung, dass, nachdem bis hierher den Hauptzügen nach ein analoger Gang der Entwicklung eingehalten war, diese Furche der Rückenfurche des Hühnchens im Sinne von Baer gleich zu achten sei und sich übereinstimmend verhalten müsse. Dass diese Auffassung ihre Berechtigung hatte, ist nicht zu bestreiten und ich habe selbst mit Hartnäckigkeit die gleiche Ueberzeugung festgehalten, bis mich zwingende Thatsachen dahin führten, sie, wenn auch mit Widerstreben, aufzugeben.

Ich werde voranstellen, was meine Vorgänger darüber aussagen, ehe ich im Zusammenhange meine Beobachtungen wiedergebe.

Baer ¹⁾ sagt, »das Erste, was er vom Embryo sehe, sei eine breite und flache Furche, die von niedrigen Rückenwülsten begrenzt sei. Allmählig wurden die Wülste schmaler und höher, im Grunde der dadurch vertieften Furche trete die Wirbelsaite auf. Dann erscheine an der Spitze des Kopfes die Furche als überdeckter Canal; aber auch weiter nach hinten gehe ein sehr dünnes Häutchen darüber weg. Unter diesem Häutchen glitten die Ränder der Rückenwülste emander entgegen und verschmolzen, den Canal schliessend.« Von dem Häutchen heisst es, bei *Cyprinus erythrophthalmus* wäre deutlich zu erkennen gewesen, dass es die innere Auskleidung der

1) l. c. pag. 12.

Rückenfurche sei, die sich abhebe und nun sich über die Ränder der Furche hinspanne. Dann folgt aber eine Deutung des Häutchens, die mir unverständlich ist, denn es wird als analog der Dotterhaut des Vogeleies hingestellt und gleichsam zur Stütze dieser Deutung wird dann hervorgehoben, dass nicht hier allein sich schon eine Oberhaut abhebe, sondern sie sei auch schon an der entgegengesetzten Seite des Eies, der Bauchseite des werdenden Thieres zu sehen. Baer hat also die Epidermis (Hornblatt) gesehen, fasst sie aber als Dotterhaut auf. — Jene Angabe, dass sich über die noch offene Furche eine Oberhaut brückenartig hinspanne, ist für mich von grossem Interesse. Es giebt ein Stadium, in dem dieses Verhältniss zu beobachten ist, wo über die klaffende Medullarfurche die Epidermis straff gespannt hingeht. Nur ist hier ein Versehen vorgekommen: diese überbrückte Furche darf mit der primären nicht identificirt werden, sie entsteht ganz spontan, nachdem die erste verstrichen ist. — Die Eier, an denen Baer arbeitete, haben sich ungemein rasch entwickelt und es konnte das Versehen dem scharfen Blicke des Altmeisters nur dadurch unterlaufen, dass er nicht ein und dasselbe Ei in fixirter Stellung zusammenhängend beobachtete und so bei den rasch sich drängenden Veränderungen zwei nicht unmittelbar auf einander folgende ähnliche Erscheinungen für eine und dieselbe nahm. — Es heisst dann weiter, dass, nachdem der »Rücken« sich geschlossen, die Wirbeltheilung beginnt und es wird vermuthet, dass an dem geschlossenen Canal die innere Schicht als Rückenmark sich abblättere, während die äussere zu Wirbelschenkeln und Muskeln werde. Auge und Ohr sollen dann aus dem Canal durch Ausstülpung hervorgehen.

C. Vogt¹⁾ schildert diese Vorgänge im Ganzen übereinstimmend mit Baer, namentlich das Auftreten der Rückenwülste und das erste Erscheinen der Furche. Von dieser sagt er, dass sie erst flach sei und allmählig sich verenge und vertiefe, indem die Rückenwülste sich erheben und gleichzeitig mit den Basen sich einander näherten. Wenn die Furche bereits tief und schmal erscheint, hat auch Vogt eine Haut brückenartig darüber gespannt gesehen und erklärt die Erscheinung derselben abweichend von Baer folgendermassen: zweierlei Zellen setzen die gesammte Keimhaut, die Embryonalanlage mit inbegriffen, zusammen, epidermoidale Zellen vom

1) l. c. pag. 45 seqq.

Charakter des Plattenepitheliums, ohne Kerne, und zweitens embryonale Zellen, kaum halb so gross, wie jene, nicht abgeplattet und mit deutlichem Kern, aber ohne Kernkörperchen¹⁾. Anfänglich sind beiderlei Zellen gleichmässig in der ganzen Keimhaut vertheilt, die erstern in mehrfacher Lage zu oberst, die andern darunter; dann sammeln sich aber die embryonalen Zellen, unter der Epidermis zusammenrueckend, zur Embryonalanlage (*bande primitive*) und aus diesen entstanden dann die Rückenwulste. Die Epidermis soll anfänglich den Erhöhungen und Vertiefungen folgen, aber wenn die Wulste sich stärker erhoben haben, löst sich die dadurch gezerzte Epidermis vom Boden der Furche ab und spannt sich als freie Decke darüber hin, den obern Rändern der Rückenwulste aufliegend²⁾. Unter der Epidermis sollen dann die Rückenwulste zur Vereinigung streben, was aber erst spät geschieht; vorher grenzen sich an der noch offenen Röhre die drei Hirnabtheilungen deutlich von einander ab und es treten die Sinnesorgane hervor, die Augen aus den Seiten des Mittelhirns als nach oben offene Schalen (*gouttières*), die Gehöranlagen als geschlossene Bläschen, die aus der Seitenwand des Hinterhirns sich hervordrängen. Die Haut soll sich an der Bildung des Ohrs gar nicht betheiligen. — Die Epidermis-lage, wie Vogt sie auffasst und schildert, darf also durchaus nicht mit dem obern Keimblatt der höhern Wirbelthiere im Sinne Remak's verglichen werden, sie hat mit der Bildung des Centralnervensystems nach Vogt gar nichts zu thun. Ich will hier gelegentlich bemerken, dass wenn Vogt als bestimmten Charakter der Epidermiszellen hervorhebt, sie wären kernlos, dies natürlich nur dahin zu verstehen ist, dass bei jenem Fisch die Kerne blass und undeutlich waren; beim Stichling sind sie an den Epidermiszellen deutlich zu sehen.

Lereboullet giebt die detaillirtesten Angaben vom Hechte³⁾: Die Rückenfurche trete mehr in der Mitte auf und schreite dann nach vorn und hinten fort. Vorn existire sie nicht lange, sondern erscheine bald als Blase, wobei die Art und Weise des Verschlusses von L. nicht mit Bestimmtheit angegeben wird, entweder erfolge es durch Aneinanderlegen der Ränder oder durch Bildung einer

1) l. c. pag. 40.

2) l. c. pag. 54.

3) l. c.

neuen Masse darüber. Darnach bekomme der Embryo einen Kiel an der Unterfläche gegen den Dotter. Jederseits sollen nun zwei Blätter erscheinen, die an den Kiel befestigt sind, nach aussen aber freie Ränder haben; das obere dieser beiden Blätter, das sich an die Keimhaut (!) (blastoderme) anlehnt, sei im Kopftheil doppelt, das untere schmalere sei hinten an die Peripherie des Dotterloches (anneau caudal) befestigt. Später, heisst es weiter, verschmolzen diese beiden Blätter in einiger Entfernung vom Embryo; die Rückenwülste, d. h. die erhabenen Ränder der Furche werden durch quere Spalten, die bis zu ihrer Basis durchschneiden, in die Urvirbel zerlegt.

Ganz absonderlich wird die Bildung der Augen geschildert: die mittlere Hirnblase theile sich durch Längsscheidewände in drei Regionen, die beiden seitlichen schnüren sich von der mittlern ab und werden zu den Augen. Darnach sollen die Hirnblasen anfangen, sich von aussen nach innen durch neue Zellen zu füllen, die durch Kleinheit und röthliche Tinction sich von den Zellen unterscheiden, die die Wände bilden. Später soll dieselbe Masse auch im Rumpftheil der Rückenfurche auftreten und da zwei am Boden der Furche verlaufende parallele Stränge oder Röhren (tubes) bilden, das seien die zwei Hälften des Rückenmarks; die Rückenwülste legten sich darüber und verschmolzen mit einander, sie bildeten mithin ein Rohr, das die Stränge im Innern enthalte. Die Rückenwülste sind nicht die Anlage des Rückenmarks, sondern die Vorläufer der Musculatur der Wirbelsäule. — Die Angaben über den Bahrsch und die späteren über die Forelle lauten fast wörtlich ebenso, nur dass bei diesen Fischen blos von zwei Blättern die Rede ist, dem »blastoderme« und dem »feuillet muqueux«; von dem letzten heisst es aber, dass es nicht aus Zellen bestehe, sondern aus einer amorphen granulirten Masse, die einzelne fetthaltige Zellen eingeschlossen enthalte ¹⁾. Ueberhaupt sind Lereboullet's Angaben über die Blätter höchst unklar und widersprechend. Am Anfange unterscheidet er drei Blätter, von denen zwei die Keimhaut zusammensetzten, das dritte sich besonders hinzubilde. Bald darauf heisst es, die Zellen der Keimhaut schieden sich in zweierlei Art, Epidermiszellen, die eine continuirliche Membran bildeten, und Embryonalzellen, die die beiden Blätter darunter zusammensetzten, dazu käme

¹⁾ Ann. sc. natur. IV Ser. Zool. Tme XVI. 1861. pag. 141.

dann noch das *feuille muqueux* ¹⁾. Also ehe noch eine Spur vom Embryo gebildet ist, wären so schon vier Blätter vorhanden, über deren Verhältniss zu den Rückenwülsten etc. nichts gesagt wird. Endlich ist dann, wie eben erwähnt, von den zwei Blättern, die am Kiel angeheftet sind, die Rede und die vom »blastoderme« unterschieden worden, ohne dass aber irgend zu ersehen wäre, wie und ob diese von den früher erwähnten herzuleiten sind. — Die Anlage des Ohrs ist nach L. erst eine solide Kugel, die sich unabhängig von der dritten Hirnblase zur Seite derselben bilde; später wird die Masse im Innern hohl; so entstehen die Gehörbläschen.

Nach meinen Beobachtungen geht die Entwicklung in folgender Weise vor sich:

Wenn die Furche erscheint, indem die Mittellinie des Embryonalschildes sich einsenkt und gleichzeitig der Kiel um ein Entsprechendes tiefer in den Dotter eindringt, treten die ersten Andeutungen zweier Organe auf. Das eine zeigt sich im Kiel, ganz nahe dem untern Rande desselben in der Gegend seiner stärksten Prominenz, also im vordern Theile des Embryonalschildes (cf. Figg. 5 und 22), das andere hinten, am Ende des Kiels und nicht innerhalb der Substanz desselben, sondern zwischen diesem und dem Dotter, scheinbar dem letztern unmittelbar aufliegend. Beide erscheinen als kleine Blasen, der Lichtbrechung nach zu urtheilen mit einer mehr wässerigen Flüssigkeit gefüllt. Beim Stichling jetzt nur erst in der Profilansicht, die zweite dagegen am Beginn deutlicher von der Oberfläche her, wo sie durch die mässigere Lage der Zellen des Keimsaumes durchschimmert (Fig. 7). Später ändert sich das Lageverhältniss, der Kiel flacht sich ab, es tritt daher die erste Blase der Oberfläche näher und lässt sich ebenfalls von oben her durch die Dicke des Embryo erblicken, während nunmehr das Hinterende an Mächtigkeit zugenommen hat, die zweite Blase tiefer in den Dotter hineingedrängt wird und so auch von der Seite her vollständiger übersehen werden kann (Fig. 9). Unter allen Umständen kann man beide Organe bei sorgfältiger Beobachtung durch die folgenden Stadien continuirlich so lange verfolgen, bis über die endliche Bestimmung derselben kein Zweifel mehr bleibt. Es ergibt sich, dass die vordere die Anlage des Herzbeutels ist, die hintere diejenige Blase ist, die ich in einer frühern Publica-

1) Ann. sc. nat. 1854. pag. 248.

tion als Vorläufer der Harnblase beschrieben und als Allantois benannt habe ¹⁾).

Beide Blasen trifft man der Zeit und Lage nach entsprechend bei *Gobius* an, deutlicher die Anlage des Herzbeutels als die Allantois, weil in der Gegend der letztern sich ganz beständig Fetttropfen ansammeln, die sie von der Seite her verdecken und zugleich Verwechslungen veranlassen können, die Mächtigkeit und Undurchsichtigkeit der Embryonalanlage aber ein Durchschimmern für den Blick von oben her nicht erlaubt. Ich untersuchte die Eier von *Gobius*, nachdem ich mich am Stichling über diese Verhältnisse vollkommen orientirt hatte, so vermochte ich bald die Allantois auch da zu unterscheiden; deutlicher sieht man sie bei *Perca*, am schönsten immer bei *Gasterosteus* und *Spinachia*. Wer an weniger günstigem Objecte die Arbeit beginnt, wird es schwerer haben, Sicherheit zu erlangen. Die Herzbeutelanlage aber kann man bei *Gobius* und *Perca* nicht minder leicht am Rande des Kiels auffinden, als beim Stichling.

Ueber diese Verhältnisse berichtet keiner der bisherigen Bearbeiter des Gegenstandes, der Blase am Hinterende geschieht überhaupt nicht Erwähnung und die Herzanlage hat Keiner so früh erblickt, d. h. bevor noch das Centralnervensystem sich abgrenzt. *Coste* ²⁾ giebt eine Abbildung aus einem späteren Stadium als dem hier in Rede stehenden, wo der Embryo fast schon einen Halbkreis einnimmt. Da sieht man zwei Blasen in den Kiel hineingezeichnet, von der vordern sagt die Erläuterung zur Tafel, es sei das Herz, die zweite wird vermuthungsweise als Schwimmblase gedeutet. Diese ist jedenfalls nicht die von mir als Allantois beschriebene, denn sie liegt nach der Zeichnung ungefähr in der Mitte des Embryo, während die Allantois sich, so lange nicht der Schwanz des Embryo über die Dotterkugel hinausgewachsen ist, am Hinterende der Anlage findet. Die letzte Figur der Tafel, eine noch ältere Entwicklungsstufe darstellend, zeigt auch die Allantois ziemlich richtig in ihrer Lage, aber sonderbarerweise findet sich in der Figur selbst kein Zeichen bei diesem Organ und die Erläuterung zur Tafel schweigt auch davon. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob *Coste* dieser Blase eine bestimmte Deutung beilegte. Es ist auffallend, dass er

1) Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II. 1866.

2) a. a. O.

sie nicht in der Figur darstellte, in der er zuerst die Herzanlage zeichnet, denn die ist einer Altersstufe entnommen, wo die Allantois nicht wohl übersehen werden durfte, da sie zu der Zeit schon eine Epithelialwand enthält. Ich vermuthe, dass die Zeichnung nicht unmittelbar nach dem Object angefertigt ist, sondern nach einer Skizze späterhin ausgeführt sein mag, dabei kann denn die zweite Blase, die am Hinterende liegt, zu weit nach vorn gerückt sein. Denn ich habe, obgleich ich mir in Würdigung des scharfen Blickes, den Coste überall zeigt, grosse Mühe darum gab, eine dritte Blase zwischen den beiden ersten nicht finden können. Es treten bisweilen zwischen Embryonalanlage und Dotterkugel im Laufe der Entwicklung zeitweilig Zwischenräume auf, möglich auch, dass ein solcher zu dem Irrthum Veranlassung gab. Was die Deutung derselben als Schwimmblase anlangt, so könnte sie wohl der Lage nach, die sie in der Zeichnung einnimmt, dafür genommen werden. Ich habe aber in Bezug auf die Entstehung dieser die Richtigkeit der frühern Angaben bestätigen können, sie geht secundär aus dem Darmcanal hervor. Von einem Darm ist aber in den Stadien, um die es sich hier handelt, noch lange nicht die Rede.

Diese Bildungen treten also jedenfalls so früh auf, dass ich bestimmt sagen kann: die beiden Blasen, von denen ich die vordere als Anlage des Herzbeutels, die hintere als Allantois deute, sind die ersten überhaupt an dem Embryonalschilde zur Wahrnehmung kommenden Organe.

Ich wende mich zu den Erscheinungen, die, am Kopfbende beginnend, die Sonderung des Embryonalschildes in Blätter, die Abgrenzung des Centralnervensystems von den Wirbelanlagen und die Entstehung der Augen bedingen.

Sieht man den Embryonalschild von der Fläche an, so bemerkt man, dass das Bild, welches die Fig. 6 bietet, allmählig in dasjenige übergeht, das in der Fig. 7 dargestellt ist: der von parallelen Linien begrenzte, vorn abgerundete Mittelstreifen verändert sich wesentlich am Kopfbende, die beiden dunklen Linien weichen vorn auseinander und umschreiben ein rundliches Feld. Dann ändert sich weiterhin der optische Charakter dieser Linien, sie erscheinen nicht mehr als Schattenlinien, sondern als durchsichtigere Streifen, als ob ihnen entsprechend die Substanz dünner geworden wäre, namentlich ist das zu beiden Seiten des Kopfbendes der Fall. Man vermag nun zu constatiren, dass diese Linien mit den obern

Kanten der Rückenwülste zusammenfallen. — Das zuerst gleichmässig rundliche Feld des Kopfendes gliedert sich darauf in die zwei Abschnitte, die in der Fig. 7 wiedergegeben sind; der vordere Abschnitt ist von einem hellern Hofe umgeben, seine Seiten wölben sich in den Hof hinein vor, der hintere, mehr dreieckige Abschnitt geht weiter in den unveränderten schmalen Mittelstreif continuirlich über. Jener vordere Abschnitt entspricht der Anlage der beiden vordern Hirnabtheilungen (Prosencephale und Mesencephale *C. Vogt*) sammt den Augenanlagen, der dreieckige Abschnitt dem Hinterhirn (Epencephale *V.*) der hinterste schmale Streifen dem Rückenmark. Der Hirnabschnitt der Anlage hat also beim Stichling zunächst zwei Abtheilungen und nicht drei.

So prägen sich die Vorgänge am Stichlingsei bei der Ansicht von der Fläche her aus. Klarer vermag man dieselben zu durchschauen, wenn man das Kopfende im optischen Querschnitt betrachtet, während diese Prozesse sich vollziehen. Das gelingt, wenn man die Eier derart unter dem Mikroskope fixirt, dass das Kopfende eben über den Horizont¹⁾ des Eies vorragend mit der Axe des Mikroskops zusammenfällt. In einem Uhrglase mit Seewasser, das einen kleinen Fetzen von *Ulva lactuca* enthielt, vermochte ich mehrmals ein und dasselbe Ei continuirlich durch zwei Tage zu beobachten, ohne dass die Entwicklung gestört wurde, wie der Vergleich mit andern Eiern derselben Portion lehrte. Während der Beobachtung musste durch vorsichtiges Nachfüllen von destillirtem Wasser aus der Spritzflasche die Concentration des Seewassers conservirt werden, in den Pausen der Beobachtung genügte das Aufheben im feuchten Raum unter der Glocke. Die Fixirung in derselben gewünschten Stellung ergiebt sich bei den Eiern von *Gasterosteus* und *Spinachia* durch die Verklebung derselben unter einander beim Legen. Man löst aus dem ganzen Klumpen eine zusammenhängende Lage von fünf, sechs und mehr Eiern ab und kann sich aus den mannichfachen Lagerungen, die eine solche Gruppe bietet, jede gewünschte Stellung aussuchen, die dann, da das Ei innerhalb des Chorion durchaus keine Bewegungen ausführt, so lange unverändert bleibt, bis der Embryo sich zu bewegen beginnt. Die Eier vom *Gobius* machen es dem Beobachter nicht so leicht, da sie nur locker durch

1) Unter »Horizont« ist der bei der jeweiligen Lage des Eies horizontale Umfang desselben zu verstehen.

netzförmig verfilzte Fäden an dem einen Ende an einander geheftet sind; hier ist aber der raschere Verlauf der Entwicklung förderlich und wenn man eine Nacht opfert, kann man in Zeit von 24 Stunden die ganze Reihe der Vorgänge, die gleich besprochen werden sollen, vom Beginn bis zum Schluss an demselben günstig liegenden Eie überschauen.

Da diese Vorgänge übereinstimmend beim Stichling und *Gobius* verlaufen, so kann ich mich in der Beschreibung auf die Reihe von Abbildungen der Figg. 24—29, die dem *Gob. minutus* entnommen sind, beziehen.

Man hat also zunächst, noch vor dem Auftreten der schon besprochenen Furche, das Vorderende des Embryonalschildes vor sich als einen dicken, an der Oberfläche etwas abgeplatteten Körper, der seitlich ziemlich steil abfällt und von dessen unterer Mittellinie der Kiel gegen den Dotter vorspringt. Dann vertieft sich die Oberfläche des Schildes muldenförmig, der Kiel senkt sich noch tiefer abwärts, zugleich aber hebt sich die Portion zu beiden Seiten des Kiels leicht gewölbt vom Dotter ab, so dass daselbst freiere Räume entstehen. Das gewölbte, vom Dotter abgehobene Blatt ist aber nicht die gesammte Keimhaut, sondern es bleibt hierbei ein tieferes Blatt auf der Dotterkugel zurück, das mit dem untern Rande des Kiels in Verbindung steht. Die Spaltung der Keimhaut in Blätter geht also von der untern Mittellinie des Schildes, vom Kiel aus. Aber nur unmittelbar zur Seite des Kiels klaffen beide Blätter auseinander, in der übrigen Ausdehnung der Keimhaut erfolgt die Spaltung ohne Auseinanderweichen. Man sieht also, dass der Kiel gegenwärtig als eine Verdickung des obern Blattes erscheint, die nur in der untern Mittellinie den Zusammenhang mit dem zweiten Blatte bewahrt. — Dies ist das Verhältniss, auf welches ich oben hinwies, wo ich den Kiel mit dem Primitifstreif des Hühnchens verglich.

Da aus dem verdickten Theil des obern Blattes, resp. dem Schilde, der zwischen den beiden die obere Furche seitlich begrenzenden Wülsten liegt, das Centralnervensystem hervorgeht, so kann dieser Theil der Medullarplatte des Hühnchens gleichgeachtet werden, wenn auch die weitere Umbildung einen abweichenden Gang einhält. Das gesammte übrige obere Blatt, die Seitentheile des Schildes einbegriffen, werde ich als Hornblatt bezeichnen.

Das zweite Blatt entspricht nicht, wie ich in einer vorläufigen

Mittheilung vermuthungsweise aussprach, dem untern, sondern dem mittlern Blatt der höhern Wirbelthiere.

Jetzt wachsen, ehe die Furche verschwunden ist, von den Seiten des Kiels aus gewölbte Körper in den intermediären Raum zwischen Hornblatt und mittlern Blatte hinein: die Anlagen der Augen. Sie sind also beim ersten Erscheinen schon vom Hornblatte an der äussern Seite bekleidet und ruhen nach unten dem mittlern Blatte auf (Fig. 26). In dem Maasse, als die Augenanlagen stärker werden, sich der Halbkugelform nähern, wird der ganze Kopftheil des Embryonschildes höher, das bis jetzt schräg zur Seite abfallende Hornblatt schmiegt sich der Wölbung der Augen an, der Kiel hebt sich mehr aus dem Dotter hervor, die Furche an der Oberfläche gleicht sich dadurch nicht allein aus, sondern es erhebt sich der Boden der Furche, also die Medullarplatte, zu einem nach der Oberfläche gewölbten Strange, die Gestaltung des Kopfendes, die Fig. 26 zeigt, geht in die der Fig. 27 über. Dieser Process schreitet nun continuirlich vom Kopfende zum Schwanzende hin weiter, aus der Medullarplatte wird ein Medullarstrang, der sowohl nach oben, als nach unten (Kiel) prominirt. Noch hängt aber das Hornblatt, das als gesonderter Ueberzug die Augen bekleidet, mit diesem Medullarstrange an der Oberfläche innig zusammen, der also nichts Anderes, als eine strangförmige Verdickung des obern Keimblattes darstellt.

Nachdem sich während dieser Processe die gesammte Embryonalanlage aus dem Dotter mehr emporgehoben hat, vermag man bei dieser Ansicht vom Vorderende her, noch deutlicher aber in der Profilansicht kurz vor dem Kopfe, ein drittes den Dotter unmittelbar überziehendes Blatt unter dem mittlern Keimblatt zu unterscheiden. Später, nachdem durch die vorgeschrittene Entwicklung des Herzens und die Vergrösserung der Höhle des Herzbeutels das Kopfende noch höher gehoben ist und die Entwicklung des Blutes an der Oberfläche des Dottersackes eingeleitet worden, ist das dritte Blatt sowohl bei den Stichlingen, als bei *Gobius* und *Perca* gar nicht zu übersehen.

Wenn ich in der erwähnten vorläufigen Mittheilung ¹⁾ nur von zwei Blättern sprach und das zweite dem Darmdrüsenblatt verglich, so geschah das nicht, weil ich dies dritte Blatt übersehen

1) Götting. Nachrichten. Juli 1867 pag. 317.

hatte, sondern ich glaubte damals den schwierig zu ermittelnden Ursprung des Darmes nicht aus dem dritten Blatte herleiten zu dürfen. Dasselbe schien mir vielmehr ein den Fischen eigenthümliches zu sein und eine besondere Bestimmung zu haben; ich vermuthete, dass die Bildung der Peritonealhöhle hier abweichend vor sich gehe und das dritte Blatt zum Epithelium des Peritoneums sich gestalte, daher erschien es mir wahrscheinlicher, dass der Darm aus dem zweiten Blatte seinen Ursprung nehme. Seitdem habe ich mich aber überzeugen können, dass das letztere nur als mittleres Keimblatt aufgefasst werden kann.

So bestimmt ich nun von dem mittlern Blatte aussagen kann, dass es bei diesen Fischen in der oben geschilderten Weise durch Spaltung von dem Hornblatte entsteht, so zurückhaltend muss ich mich hinsichtlich der Entstehung des dritten Blattes äussern. Ich habe oben bei Schilderung der Vorgänge, die der Ausbreitung des Keimhügels unmittelbar vorausgehen, die Gründe angegeben, die mir für die Ansicht Lereboullet's zu sprechen schienen, dass dies dritte Blatt auf ganz abweichendem Wege sich bilde und unterhalb der Keimhaut, aus der die beiden obern Blätter hervorgehen, als eine von Anbeginn separirte einfache Zellenlage den Dotter überkleidet. Meine Beobachtungen genügten aber nicht, diese Anschauung über allen Zweifel zu erheben, da das Phänomen, worauf ich dieselbe stutzte, nicht lange genug beobachtet werden konnte und bisher auch nur bei *Gasterosteus* und *Spinachia* sich erblicken liess. Dass man dies Blatt bei den Eiern, die mir vorlagen, erst so spät erblickt, spricht noch nicht für seine späte Entstehung, denn bei *Gobius* wird erst um diese Zeit das Hornblatt so durchsichtig, dass es den Durchblick gestattet und bei den Stichlingen liegt die Keimhaut so prall dem Dotter an, dass nur in der nächsten Umgebung des Embryo, nachdem der sich zu dem eben besprochenen Zeitpunkte von dem Dotter emporgehoben hat, die Lagen unterschieden werden können. — Ich muss diesen Punct unentschieden lassen.

Ich werfe jetzt noch einen Blick auf die Embryonalanlage, wie dieselbe bei der Flächenansicht erscheint. Zuerst die schon besprochene Fig. 7 vom Stichlinge, die jetzt verständlicher wird. Aus dem, was die Betrachtung des Kopfes im optischen Querschnitt gelehrt hatte, geht also hervor, dass die Anlage des Centralnervensystems, die auf diesem Stadium noch muldenförmig gestaltete

Medullarplatte, mit dem Hornblatte noch ein Continuum bildet, der Streifen aber, der die Platte vorn und seitlich begrenzt, ist der Ausdruck des Zwischenraums, der dadurch entsteht, dass sich an der Grenze der Medullarplatte das Hornblatt vom mittlern Blatte abhebt. Vorn bildet sich so ein breiterer heller Hof, entsprechend der beträchtlichern Weite des Raumes, in den die Augenanlagen hineinwachsen, die im Bilde eben als mässige Hervorwölbungen sich andeuten.

Während all' dieser Prozesse hat sich das Gefüge der Zellen innerhalb der Medullarplatte so consolidirt, dass bei der Flächenansicht die einzelnen Elemente nicht mehr deutlich unterschieden werden können, dagegen erscheint der periphere Theil des Embryonalschildes noch in der bisherigen Verfassung, zeigt locker neben einander gelagerte rundliche Zellen und sticht dadurch sehr deutlich von dem in der Entwicklung mehr vorgeschrittenen Axentheile ab. Da dieser Abschnitt des Schildes noch mehrfach zur Berücksichtigung kommen muss und seine weitem Schicksale nicht eine Bezeichnung gestatten, die sich in der embryologischen Terminologie bereits eingebürgert hat, so wähle ich für denselben den Namen Embryonalsaum. Derselbe erscheint als eine directe Fortsetzung des Keimsaumes rings um den Embryo.

Der weitem Entwicklungsstufe, die die Fig. 28 im optischen Querschnitt des Kopfendes wiedergibt, correspondirt bei der Flächenansicht die Fig. 8 vom Stichling. Die Anlage des Centralnervensystems präsentirt sich als convexer Medullarstrang, der, wie die Vergleichung mit Fig. 7 lehrt, im Hirntheil beträchtlich schmaler geworden ist, während er sich emporhob. Die Augenanlagen treten als selbstständige Körper hervor und beginnen sich zunächst hinten an ihrer Basis vom Medullarstrange abzuschneiden, das Hornblatt schmiegt sich den Augen an und dadurch verschwindet der helle Hof des Kopfendes, den die Fig. 7 zeigte. Nur vom hintern Ende der, von oben gesehen, länglichen Augenanlagen spannt sich das Hornblatt straffer hinüber zu den Seiten des Medullarstranges und es entsteht so ein von oben dreieckig erscheinender freier Raum hinter den Augen, den man längere Zeit hindurch vorfindet. Der Embryonalsaum ist merklich schmaler geworden, indem die ganze Anlage in die Länge gewachsen ist. Noch ist indessen der Schluss des Dotterloches nicht erfolgt, aber nahe bevorstehend. In der hintern Hälfte der Anlage erscheinen jetzt

seitlich vom Medullarstrange, hart nach aussen von dem durchsichtigern Streifen, der denselben begrenzt, die Segmente der Urwirbel unterhalb des Hornblattes. Gleichzeitig wird die Chorda sichtbar.

Der mit dem Keimsaume zusammenhängende Embryonalsaum, der jetzt noch sichtbar ist, aber allmähig verschwindet, ist eine Erscheinung, die eine Erörterung verlangt. Es war erwähnt, dass diese Region dadurch sich bemerklich macht, dass im Bereich derselben rundliche Zellen locker neben einander gestellt vorhanden sind, wie in dem Keimsaume auch. Nachdem nun drei Keimblätter sich gesondert haben, fragt es sich, welchem dieser Blätter, oder ob allen dreien oder zweien derselben jene Zellen angehören. Aus dem Gange, den die Entwicklung genommen hat, geht hervor, dass dieselben Reste derjenigen Zellen sind, aus denen ursprünglich der ganze Schild sich zusammensetzte. Diese allein sind in einem Zustande losern Zusammenhangs verblieben. Es lässt sich nun leicht constatiren, dass die drei Keimblätter im Bereich des Embryonalsaums ebenso deutlich gesondert sind, als ausserhalb desselben. Man braucht nur einen Embryo aus der Altersstufe, die Fig. 8 darstellt, in der Profillage zu betrachten, so sieht man, wenn derselbe die Stellung einnimmt, wie der ältere Embryo in Fig. 9, hart vor dem Kopfe das mittlere Blatt, das von der untern Fläche herührt, sich an das Hornblatt anfügen und von da an weiter zwei Blätter innig an einander liegend verlaufen, indem zugleich das dritte Blatt hart auf der Dotteroberfläche verbleibt und gerade an jener Stelle, hart vor dem Kopfe, wo sich ja ebenfalls der Embryonalsaum zeigt, geben sich mittleres und drittes Blatt mehr von einander, so dass an eine etwaige Verschmelzung der Blätter speciell in der Breite jenes Saumes nicht zu denken ist. Man vermag nun, wenn an einem Ei der Zwischenraum zwischen mittlern und drittem Blatte sich etwas geräumiger gestaltet, was wechselnd ist, bei dem einen Individuum früher, bei dem andern sich später einstellt, mit befriedigender Sicherheit sich zu überzeugen, dass die fraglichen Zellen in diesem Intervall, also an der untern Fläche des mittlern Blattes liegen. Die Fig. 11 giebt das Verhältniss im optischen Querschnitt des Kopfendes, also von vorn gesehen, getreu wieder. So stellen sie gewissermassen eine selbstständige Schicht dar, es ist mir aber wahrscheinlich, dass sie bei der ursprünglichen Spaltung des Keimblattes innig mit dem zweiten Blatte verbunden sind und

erst nachträglich, indem sich zugleich etwas Flüssigkeit zwischen jenem und dem dritten Blatte einfindet, von demselben sich lösen und dem letztern sich auflagern. Dabei ist aber natürlich nicht an die Spaltung des mittlern Blattes in Hautplatten und Darmfaserplatten zu denken, denn sie finden sich eben auch rings um den Kopf herum, also auch unter dem Theil des mittlern Blattes, der mit Remak's Kopfplatten zu vergleichen ist.

Wenn nun auch bei der Flächenansicht dieser Embryonalsaum der also durch die zwei obern Blätter hindurch erblickt wird, mit dem Keimsaume am freien Rande der Keimhaut continuirlich zusammenhängt, so verhält es sich mit dem letztern doch nicht ebenso, da liegen dieselben Zellen in mehrfacher Schichtung über einander und sind in der ganzen Dicke zu gleichartig, als dass ich irgend einen Anhalt für die Entscheidung gewinnen konnte, ob die Sonderung in Blätter auch hier durchgeht. Der günstige Umstand, der am Kopfende die Blätter isolirt zur Wahrnehmung bringt, das Auftreten von Intervallen zwischen denselben, fällt hier fort.

So hat sich der ursprünglich gleichartige Schild der Dicke und Breite nach gegliedert. Die einzelnen Abschnitte können jetzt in bestimmter Bezeichnung unterschieden werden und es ist weiterhin von dem Embryonalschilde im Ganzen nicht mehr die Rede.

Entwicklung einzelner Organe.

Centralnervensystem. Die Entwicklungsstufe, bis zu welcher das Centralnervensystem verfolgt war, zeigt dasselbe als einen gewölbten Strang durch die ganze Länge der Anlage reichen, der vom Hornblatte gedeckt war, das an der obern Mittellinie noch continuirlich mit der Masse des Stranges zusammen hing. Mit der Unterfläche ruht der Strang am Kopftheil dem mittlern Keimblatte (Kopfplatte *Remak*), am Rumpftheil der Chorda dorsalis auf. Beim Stichling lassen sich am Hirnabschnitt weder im Profil, noch von oben deutliche Abtheilungen gewahren, die beträchtlichere Breite des Hirnthails, so lange die ganze Anlage noch als vertiefte Platte sich darbot, hat sich verloren, der Strang ist fast walzenförmig, jedenfalls sitzen die Augen, wenn man nach einer schwachen, hinter denselben auftretenden Auftreibung, zwei Abtheilungen unterscheiden will, der vordern an. Ausgeprägter zeigen sich bei *Gobius* drei Abtheilungen (Fig. 23 und 30); die mittlere entspricht dem schon so früh am Embryonalschilde auftretenden Kopfhöcker, davor liegt das

durch eine leichte Einsenkung geschiedene Vorderhirn, das Hinterhirn ist ebenfalls durch eine mässigere Einsenkung vom Mittelhirn abgegrenzt. Die Augen sitzen dem Vorderhirn an. Es hiesse den Verhältnissen Gewalt anthun, wollte man mit C. Vogt das kurze Stück, um welches der Hirnstrang die Augen nach vorn überragt, als Vorderhirn auffassen. Wenn nun die Augen die schon angedeutete Abschnürung beginnen, wobei sie sich von hinten her von ihrer breiten Basis ablösen, so tritt ihre Beziehung zum Vorderhirn noch deutlicher hervor. Die Abschnürung schreitet nämlich so weit vor, dass sie vorn nur durch einen schmalen Stiel dem Hirn verbunden bleiben, dabei rückt dann das Auge bei *Gobius* noch im Ganzen etwas vorwärts, so dass der Stiel sich fast an das ausserste Vorderende inserirt. (Fig. 30.)

Die Augen leiten nun die weitere Entwicklung des Centralnervensystems ein, werden hohl und die Linsenbildung nimmt ihren Anfang. Das Hohlwerden beginnt am Stiel der Augen und hat ganz den Anschein eines von aussen eindringenden Spalts (Fig. 30); aber dieser anscheinende Spalt geht nicht über den Stiel hinaus, er verschwindet vielmehr bald und betrachtet man dann die Augen von oben, so gewahrt man im Innern des Organs einen der Länge nach hingehenden engen Hohlraum, der sich nicht etwa erweitert, sondern stets so eng bleibt. Unmittelbar darnach zeigt sich die erste Spur der Linse. Man erblickt sie zunächst bei der Ansicht von der Seite als einen zart angedeuteten Kreis in der Mitte des Auges, bald kann man dann auch von oben (Fig. 10) und von vorn (Fig. 29) die Verdickung des Hornblattes, die den Kreis bedingt, bemerken. Diese Erscheinungen sind ganz dieselben beim Stichling, bei *Gobius* und bei *Perca*.

Ich muss auf diesen Zeitpunkt besonders hinweisen, da der erste Beginn der Linsenbildung zusammenfällt mit einem Vorgange am Medullarstrange, durch welchen das bisher solide Organ die Veränderung zur Röhre einleitet. Diese Coincidenz scheint allgemein zu sein, wenigstens fand ich sie ganz übereinstimmend bei fünf Arten aus drei Familien. Der Verlauf besteht darin, dass sich erst am Vorderhirn, dann gleichmässig nach hinten fortschreitend das Hornblatt von dem Medullarstrange an der obern Mittellinie ganz löst und nun unter dem als Epidermis erhobenen Blatte eine Furche sich bildet, die von oben her in den Strang eindringt. Sieht man von der Rückseite her darauf, so vermag man

die Epidermis nicht zu unterscheiden und es hat den Anschein, als wenn die Furche nach oben ganz offen wäre, veränderte Stellung des Eies überzeugt aber leicht, dass die Epidermis als Brücke hinübergeht. Die Ablösung der Epidermis schreitet der Furchenbildung so nahe voraus, dass wenn man eine Lage des Embryo zur Beobachtung wählt, wie die Fig. 10 darstellt, man am Hinterhirn noch den Zusammenhang erblickt, während am Vorderhirn die Furche schon sichtbar ist. Am schärfsten kann man diese Vorgänge beobachten, wenn man dem Ei die Stellung giebt, dass man das den Dotter etwas überragende Vorderende von oben (der Rückseite) her ins Auge fasst. Man wird dann die Stadien, die in Fig. 13 und 14 wiedergegeben sind, in Zeit von fünf bis sechs Stunden allmählig auseinander hervorgehn sehn. — Die Furchenbildung streicht rasch über den Hirntheil des Stranges hin, langsamer über das Rückenmark; dann schliesst sich die Furche bald am Vorder- und Mittelhirn, indem die obern Ränder sich einander zuneigen und verschmelzen, weiterhin bleibt sie längere Zeit offen.

Nimmt man tiefere Einstellung, so findet man im Vorderhirn eine rhombische Erweiterung, das vordere Hirnbläschen (Fig. 14). An den seitlichen Ecken dieses Rhombus stellt sich die Communication zwischen der Hirnblase und den spaltförmig engen Augenblasen her. (Fig. 31.)

Die Entwicklungsstufen des Auges, die leicht wahrnehmbar sind, geben den besten Anhalt für die entsprechende Ausbildung des Centralnervensystems: das erste Auftreten der Augenhügel erfolgt bei muldenförmig vertiefter Medullarplatte. Beginnt die Abschnürung der Augen von ihrer Basis, so ist der gewölbte solide Medullarstrang vorhanden; wird das Auge hohl, so beginnt das Hornblatt sich vom Medullarstrange abzulösen, die Linsenbildung fällt mit dem Erscheinen der medianen Furche zusammen, deren Schluss der Centralcanal bildet.

Das ist die Bildung des Centralcanals nach meinen Beobachtungen.

K. E. von Baer und Vogt haben beide die in den Figg. 12, 14, 31 dargestellten Verhältnisse gesehn, eine über die Furche brückenartig hingespante Lamelle, und deuten den Spalt als die durch Erhebung der Ränder verengte primäre Rückenfurche, haben dabei aber übersehn, dass das nächst vorhergehende Stadium nicht eine weitere Furche zeigt, sondern den soliden Strang, an dem diese

Furche erst ganz schmal beginnt und nur in dem Maasse, als sie in die Tiefe dringt, an der Oberfläche weiter auseinander klafft. Lereboullet's Angaben sind zu unklar, als dass sie hier in Betracht kämen.

Mit der auftretenden Linsenbildung fällt ziemlich genau auch das Erscheinen des Gehörbläschens zusammen. Es tritt zur Seite des Mittelhirns, nicht, wie Vogt meint, als Ausstülpung des dritten Hirnbläschens, sondern als solide Wucherung des Hornblattes, die erst nachträglich hohl wird, wie Lereboullet schon angiebt. Sobald die Höhlung erscheint, ordnen sich die Zellen der Wand als einfach geschichtetes Cylinderepithelium und das Hornblatt trennt sich von der äussern Fläche desselben (Figg. 10 und 31).

Das Hohlwerden der Augen möchte ich ebenso auffassen, das heisst, als ein Auseinanderweichen der Zellen in der Axe des länglichen Organs. Dabei bleibt mir aber der erste Spalt an der Aussen-seite des Augenstiels räthselhaft, besonders da derselbe auf eine so kurze Strecke beschränkt bleibt und weder auf das Auge selbst, noch auf das Hirn sich fortpflanzt. Ich habe versucht, denselben in den Fig. 9 und 31 möglichst getreu wiederzugeben, wie er durch das darüber hinstreichende Hornblatt hindurch erblickt wird. Nach dem Verstreichen desselben, oder, richtiger gesagt, nach dem Verschluss erscheint die Axe des Stiels hohl.

Ueber die nächst folgende Entwicklung des Auges kann ich das schon Bekannte bestätigen: Die an Stärke zunehmende Linse drängt die secundäre Augenblase ein, wobei die Wand derselben an Mächtigkeit stark wächst, während die der primären dahinter sich gleichmässig verdünnt. Wenn die Linse im Wachsthum die Form der Halbkugel schon überschritten hat, dann erblickt man im Centrum der äussern Fläche derselben eine kleine nabelförmige Vertiefung (Fig. 31), in welche die Epidermis gleichsam hineingezogen erscheint — das Loch der Linse. An dieser Stelle währt der Zusammenhang mit der Epidermis am längsten und bei der schliesslichen Trennung ist auch das Loch gefüllt.

Die Anlagen der Riechgruben zeigen sich, wie die Linse, als convexe Verdickungen der Innenfläche des Hornblattes zu beiden Seiten des als kurzer Schnabel die Augen nach vorn überragenden Hirnendes.

Urwirbel und Chorda dorsalis.

Ueber diese Theile kann ich leider nur so viel aussagen, als sich bei der Flächenansicht wahrnehmen lässt und das ist nicht viel. Man kann eben nur feststellen, dass die Chorda bei ihrem Auftreten gleich unter der Medullarplatte liegt und dass die feinen Spalten, die die Urwirbel trennen, nicht bis zur Oberfläche reichen, sondern vom Hornblatte gedeckt werden. Ueber das Verhältniss beider Gebilde zu den Keimblättern konnte ich nicht zu befriedigender Klarheit gelangen. Denn obgleich der Stichlingsembryo dieser Epoche so durchsichtig ist, dass man an dem aufrecht gestellten von jeder Querebene desselben, die sich im Horizont des Eies befindet, ein überraschend deutliches Bild erhält, so will ich solche Bilder, die aus der Mitte des Leibes gewonnen werden, doch nicht planen Querschnitten an Beweiskraft gleichstellen und vermisste hierbei ganz besonders die Gelegenheit, Querschnitte anfertigen zu können. Das Bild zeigt nur so viel mit Deutlichkeit, dass die Chorda in der Berührungslinie des mittlern Blattes und der Medullarplatte entstand, ob aus dem erstern selbst, konnte ich nicht mit Sicherheit ergründen, ich halte es aber für wahrscheinlich.

Die Urwirbel erscheinen in dem Interstitium zwischen dem Hornblatte und mittlern Blatte. Bevor das erstere von der Oberfläche des Medullarstranges sich löst, bemerkt man schon deutlich eine Trennungslinie zwischen demselben Blatte und den Urwirbeln, vorher scheint Continuität da zu sein, deshalb neige ich zu der Ansicht, das Hornblatt als Ausgangspunct anzusehn.

Herz und Herzbeutel.

Die Blase, die im vordern Theil des Embryonalschildes innerhalb des Kiels, aber hart an seinem untern Rande so früh schon erscheint, habe ich als Anlage des Herzbeutels bezeichnet. In meiner vorläufigen Mittheilung sah ich sie als Anlage des Herzens selbst an. Die erstere Bezeichnung ist correcter, obgleich damit zugleich die Anlage des Herzens gegeben ist. — Ich hatte anfänglich nur constatirt, dass diese Blase an der Stelle sich befindet, an welcher, wenn man die Entwicklung Schritt für Schritt verfolgt, um die Zeit der beginnenden Linsenbildung das Herz seine Pulsationen einleitet und ich schloss daher darauf, dass die Blase zum Herzen selbst sich gestaltet. Würde der Kiel stets in der Lage verharren, die er am

Anfange zeigt und so tief nach unten vorragend seine Seitenfläche dem Blicke frei darbieten, wie in den Figg. 5 und 22, so wäre es ein leichtes, die weiteren Veränderungen im Detail zu ermitteln. Das ist nicht der Fall, sondern indem die Medullarplatte sich zum gewölbten Strange erhebt, steigt auch der Kiel aus dem Dotter hervor und es kommt sein unterer Rand und damit jene Blase auf der Oberfläche des Dotters zu liegen, so dass sie bei der Profilsansicht durch die Ablenkung des Lichtes an der Peripherie des Dotters in Schatten gestellt wird. Bevor man so die deutliche Ansicht verliert, lässt sich noch erkennen, dass das erst rundliche Blaschen sich der Axe entlang in die Länge zieht, mehr spaltförmig wird.

Aber es beginnt bald der Embryo mit dem Theil des Vorderendes, unter welchem die Blase liegt — beim Stichling ist es das Hinterhirn, die Gegend, in der das Gehörbläschen erscheint, bei *Gobius* liegt die Stelle mehr nach vorn zu, unter dem Mittelhirn, in dem Winkel, den der Kopftheil mit dem Rumpfe bildet — der Theil also beginnt sich über den Dotter zu erheben und man nimmt wahr, dass die Ursache der Erhebung in der Vergrößerung desselben Organs liegt, das noch jetzt als eine in die Länge gezogene, nach vorn und hinten sich zuschärfende Blase erscheint, von deren oberer Wand aber ein stumpf konischer Körper in die Höhle hineinragt (Fig. 9). Dieser Körper zeigt, bald nachdem man seiner ansichtig wurde, einen centralen Hohlraum und an den Pulsationen, die später beginnen, erkennt man denselben als Herz. Der geschlossene Raum, in dem er liegt, ist also der Herzbeutel. Da aber, wie erwähnt, eine Zeit lang diese Gegend in Schatten gestellt ist, derart, dass man nur erkennen kann, es liegt da ein hohles Organ zwischen Medullarstrang und Dotter, so wäre es immerhin denkbar, dass die erst erscheinende Blase zum Herzen selbst wird und der Herzbeutel sich zu jener Zeit in irgend welcher Weise um das Herz herum bildet, wenn nicht das Verhältniss des Herzbeutels zum mittlern Keimblatte, wie ich es erst an ältern Entwicklungsstufen erkannte, die Entscheidung zu Gunsten der ersten Auffassung gäbe. Dies Verhältniss ist ausgedrückt in den getreu nach der Natur entworfenen Figg. 32 und 33; die erstere ist vom Barsch entnommen und zeigt den Herzbeutel in der Seitenansicht, die zweite von *Gobius niger* und stellt eine Ansicht von der Bauchseite dar. Beide Fische lassen auf dieser Entwicklungsstufe an Klarheit nichts zu wünschen übrig, besonders beim Barsch, wo der geräumige Herzbeutel so weit

nach vorn zu liegt, dass er noch über den Kopf des Embryo hinausragt, sieht man aufs Schönste, dass die obere und untere Wand des Herzbeutels sich direct in das mittlere Blatt fortsetzen, d. h. die Höhle des Herzbeutels muss aus einer Spaltung des mittlern Blattes hergeleitet werden. Ja man kann beim Barsch das Fortschreiten dieser Spaltung direct beobachten, wenn man an jüngern Stadien, als dem abgebildeten, beginnt. Da liegt der Herzbeutel noch etwas weiter zurück, so dass vor dem Auge das ungetheilte Blatt verläuft und sich am äussersten Kopfe an die Unterfläche des Hornblattes anlegt. Nun vergrössert sich der Herzbeutel nach vorn, indem seine Höhle in den bisher ungetheilten Abschnitt vordringt, so dass nun Auge und Kopfe direct auf der obern Wand des Herzbeutels zu liegen kommen. Diese Wand besteht zur Zeit aus einer einfachen Lage platter, etwas in die Länge gezogener kernhaltiger Zellen. Die Spaltung betrifft also den Theil des mittlern Keimblattes, der als Kopfplatte zu bezeichnen wäre. Für die Untersuchung der frühern Stadien eignet sich der Embryo von *Gobius* nicht, weil der Herzbeutel erst sehr eng ist; die abgebildete Entwicklungsstufe fällt der Zeit nach zusammen mit der Abschnürung der Linse von der Epidermis. Bei *Gasterosteus* liegt das Organ weiter zurück, reicht nicht bis in die Gegend der Augen, man kann also nicht so frei vor dem Kopfe die Continuität mit dem mittlern Keimblatte wahrnehmen.

Nun wird man sich erinnern, dass die erste Erscheinung des hohlen Organs in die Zeit der beginnenden Bildung der Rückenfurche und der Lösung des mittlern Blattes vom Hornblatte fiel; da der Kiel dann tief vorspringt, kann man bei dem pelluciden, von festen Partikeln völlig freien Dotter des Stichlings denselben deutlich von der Seite sehn, kann ferner die Trennungslinie zwischen Kiel und mittlern Blatte erblicken und sieht zugleich diese Trennungslinie hart über der Blase hinzieh'n, d. h. die Blase liegt im Bereich des mittlern Blattes. Die Entstehung derselben ist nicht anders aufzufassen, als dass in beschränkter Ausdehnung Flüssigkeit zwischen den Zellen des Blattes ausgeschieden wird und einen Hohlraum bildet. Da dieser nun noch länglich wird, ehe die Hebung des Kiels ihn der Beobachtung entzieht, so stimmt auch die Form mit der spätern des Herzbeutels überein. — Das sind die Gründe, die mich veranlassen, die primäre Blase als Herzbeutel anzusehn.

Bietet derselbe sich dann später beim Stichling wieder dem Blicke frei dar (Fig. 9), so erhält er, wie erwähnt, im Innern die Anlage des Herzens. Die Masse hängt mit breiter Basis der obern Wand an. Ich kann die Bildung nur auffassen als eine Wucherung der Zellen eben dieser Wand. Es wäre ausser dieser Auffassung nur noch eine Möglichkeit a priori denkbar, dass nämlich Zellen des Medullarstranges von oben her sich einstulpten, denn andere Elemente giebt es da nicht. Aber, abgesehn von der innern Unwahrscheinlichkeit, bietet auch die Beobachtung gar keinen Anhalt dafür und eine Einstulpung müsste sich in der veränderten Stellung der obern Wand kundgeben. Das ist nicht der Fall, die Membran liegt eng dem Medullarstrange an. — Wenn die Spitze der Herzanlage die untere Wand der Perikardialhöhle erreicht, zeigt sie schon eine enge Höhle. Contractionen sah ich erst auftreten, nachdem die Anheftung an die untere Wand erfolgt war. Es wird bei den Contractionen die dünne Lamelle erst unmerklich, dann immer deutlicher gehoben. — Wie die Eröffnung der Herzhöhle in den Raum unter dem Perikardium zu Stande kommt, d. h. in dem Raum, der später zum Sinus venarum communis wird, das habe ich nicht eruiren können. Es ist ja nur die Alternative denkbar, dass entweder an der Verwachsungsstelle durch Lösung der Zellen von einander der Herzbeutel perforirt wird, oder dass derselbe sich von unten her beutelförmig in die Herzhöhle einstulpt. Ich muss aber die Entscheidung offen lassen.

Ueber diese Vorgänge liegen von den frühern Beobachtern abweichende Angaben vor.

Baer erwähnt der ersten Bildung des Herzens nicht. Vogt spricht ausführlich darüber, aber aus seinen Angaben erhellt, dass die *Palea* ein sehr ungünstiges Object abgiebt. Er sagt, dass man zwischen dem Embryo und dem Dotter, in der Mitte zwischen Auge und Gehörbläschen, — zu einer Zeit, wo die Linse bereits abgeschnurt ist und der Embryo einen beträchtlichen Schwanz hat — eine Ansammlung wahrnimmt, die aus embryonalen und Epidermiszellen gemischt ist. Diese scheiden sich darauf von einander, aus den innern, embryonalen werde das Herz, die Epidermiszellen bildeten später einen Sack darum, das Perikardium. Das Herz ruhe als solider Körper mit seiner Basis dem Dotter auf und beginne die Contractionen lange bevor es hohl werde. Auf der Oberfläche des Dotters befinde sich eine besondere Schicht von Zellen, couche

hematogène, die unter der Epidermis liegt; daraus bildeten sich die Gefäße und das Blut an der Dotteroberfläche; das Blut entstehe indessen nicht bloß da, sondern überall, wo Gefäße gebildet würden, ebenso im Innern des Herzens, überall da lösten sich Zellen von der Wand ab und gelangten in den Strom. Erst nachdem die Herzwand und die Gefäße consolidirt sind, fände nur noch in der couche hematogène in besondern Heerden Neubildung von Blutkörperchen statt, indem die Zellen der Schicht direct als Blutzellen sich in Bewegung setzten, oder diese erst endogen erzeugten.

Lereboullet sagt vom Hechte, dass die Bildung des Herzbeutels der des Herzens vorausgehe, beim Barsch dagegen soll das Herz vorher da sein (eine Angabe, die sich daraus erklärt, dass beim Barsch, ähnlich wie bei *Gobius* (Fig. 30) zur Zeit des Erscheinens des Herzens der Herzbeutel sehr eng ist). Dann heisst es vom Hechte, der Herzbeutel bilde sich durch eine Depression des Dotters unter dem Kopfe und durch Verdoppelung eines der beiden embryonalen Blätter (*par dédoublement de l'un des deux feuillets embryonnaires*). Der Zeit nach würde das spät geschehn, erst soll die Linse das Auge einstulpen und das Gehörbläschen entstehen, also zu einer Zeit, die der Entwicklungsstufe des Stichlings in Fig. 9 entspräche. Lereboullet ist erst durch das Erscheinen des Hohlraums zwischen Embryo und Dotter auf diese Bildung aufmerksam geworden. Vom Herzen sagt er, dass es als solider Konus an der Unterfläche des Kopfes durch Zellenvermehrung entstehe. Dann wird überraschender Weise angegeben, das Herz löse sich von seiner Basis am Kopfe ab und steige in den Herzbeutel hinab, der zur Aufnahme vorbereitet ist (*se détache de la base de la tête et descend dans la poche, préparée pour le recevoir*). Und vom Barsch wird gar gesagt, das in gleicher Weise, wie beim Hecht gebildete Herz schlage, erhalte eine Höhle und diese eröffne sich an dem untern Ende, Alles bevor das Herz in den Herzbeutel gelangt ist. — Ich war erst geneigt, unter dem Ausdrucke »*dédoublement*« eine Spaltung des Blattes zu verstehn — die Abbildungen geben keine Aufklärung —, aber die folgende Beschreibung des Herabsteigens in die zur Aufnahme vorbereitete Tasche machen es wahrscheinlich, dass mit dem Ausdruck eine Duplicatur durch Faltung gemeint ist, die Bildung eines nach oben offenen Sackes, dessen erst geschlossener Grund dem Dotter aufrucht. Wahrscheinlicher wird dies noch durch jene Angabe, dass beim Barsch das fertige Herz dies Hinabsteigen bewerkstellige.

Lereboullet hat die obere Wand des Perikardiums nicht gesehen, überhaupt das Verhältniss des Kopftheils zum mittlern Keimblatte nicht erkannt.

Bei der Forelle verzichtet Lereboullet ganz auf Ergründung dieser Bildungen wegen Ungunst des Objects. Für kaum günstiger muss ich indessen den Hecht halten, wenn es darauf ankommt, die ersten Anlagen zu ermitteln, nach dem, was Aubert¹⁾ berichtet. Er findet die gemeinsame Anlage von Herzbeutel und Herz in einer Zellenmasse, die sich an der bezeichneten Stelle zwischen Embryo und Dotter ansammelt und rasch vergrössert. Es sollen runde, durchsichtige Zellen sein, grösser als die übrigen Embryonalzellen, zwischen denen sich eine Intercellularsubstanz ansammle, die im Centrum massenhafter und vielleicht flüssig sei, so dass derart ein innerer heller Raum gebildet werde, in welchen von hinten und oben ein dunkler dreieckiger massiver Körper hineinrage, das Herz. Dasselbe werde bald cylindrisch, stelle sich aufrecht und es entwickle sich darin eine Höhle, in derselben Weise, wie im Herzbeutel, indem eine im Centrum abgeschiedene Flüssigkeit die Zellen auseinander dränge.

Da diese Zellen in der Mitte zwischen Embryo und Dotter auftreten, so meint Aubert, es spräche das für die Existenz eines besondern Gefässblattes. Die Präexistenz des Herzbeutels ist ihm also entgangen. Was er über die Bildungsweise der Höhle im Herzen mittheilt, muss ich durchaus bestätigen, ein centraler Spalt entsteht da, indem die Zellen auseinanderweichen und die durchsichtige Masse in dem Cavum ist aller Wahrscheinlichkeit nach gleich, jedenfalls später, flüssig.

Ein specielles Erörtern der Frage, ob die Contractionen des Herzens beginnen, ehe dieser Hohlraum auftritt, oder erst nachher — das Erstere behaupten Vogt und Lereboullet, das Andere Aubert — scheint mir ganz müssig, da man ja nicht entscheiden kann, ob die Höhle nicht bereits da ist, ehe sie erblickt wird und da andererseits bei Embryonen derselben Art sehr beträchtliche Unterschiede bestehn.

Beim Stichling habe ich in der Regel die Bewegung eintreten sehn gleich nachdem ich die Höhle wahrgenommen, aber es konnte dieselbe auch 24 und mehr Stunden lang vorhanden sein, ohne dass

1) Ztschrft. f. w. Zool. Bd. VII. 1856.

sich Pulsationen zeigten, obgleich die Entwicklung im Uebrigen stetig fortschritt. Jedenfalls kann ich die Angaben aller drei Forscher, Vogt's, Lereboullet's und Aubert's, darin durchaus bestätigen, dass die regelmässige Pulsation in Gang kommt, bevor noch irgend von circulirenden Blutkörperchen die Rede sein kann. Darüber noch Näheres im folgenden Abschnitt.

Sehr eingehend hat sich nach allen den bisher citirten Autoren Reichert¹⁾ über die Bildung des Blutsystems bei den Fischen geäussert und dabei einen durchaus abweichenden Standpunct eingenommen, dem ich indessen in den wenigsten Stücken mich anschliessen kann. Doch freut es mich, dass ich für seine theoretisch abstrahirte Ansicht von der Bildungsweise des Perikardiums die Bestätigung zu bieten vermag, wenn auch vielleicht nicht ganz in seinem Sinne.

Er sagt, das Perikardium sei ihm niemals anders, als in Form einer schon fertigen, mit Liquor pericardii gefüllten Höhle vorgekommen, die ersten Anfänge entzögen sich der Beobachtung, indessen könne aus allgemeinen Gründen nicht daran gezweifelt werden, dass es sich damit ebenso verhalte, wie bei den höhern Thieren. Das Perikardium sei da ein Theil der Rumpfhöhle, die sich erst nachträglich in Perikardium, Pleurahöhle und Peritonealhöhle scheide und in der Weise entstehe, dass sich das Amnios (Cutis und Umhüllungshaut) vom Stratum intermedium spalte. In Remak's Sprache übersetzt bedeutet das die Spaltung der Hautplatte von der Darmfaserplatte, also Spaltung des mittlern Keimblattes. Schwierig, meint Reichert, sei die Entscheidung, wie sich das Perikardium von der Rumpfhöhle abkammere, es spielten dabei wohl, wie bei dem Diaphragma, die Bauchplatten eine Rolle.

Nun, eine Abkammerung ist bei den Fischen nicht erforderlich, denn es erfolgt zunächst die Spaltung hier nur im Bereich des Perikardiums; es ist ein ganz partieller Vorgang, auf dem diese Bildung beruht, aber im Grunde übereinstimmend mit der Bildungsweise der Peritonealhöhle. Dass die letztere bei den Fischen auch so entstehe, habe ich zwar selbst nicht beobachtet, aber Alexander Rosenberg²⁾ giebt in einer trefflichen Abhandlung über die Bildung der

1) Studien des physiol. Instituts zu Breslau. Leipzig 1858. pag. 11.

2) Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostier-Niere. Inaugural-Dissertation. Dorpat 1867.

Niere der Teleostier eine Darstellung des Vorganges, die die Uebereinstimmung mit den höhern Thieren darthut. Allein diese ausge dehntere Spaltung, die sich von der erstern getrennt vollzieht, erfolgt viel später.

Das Herz selbst erblickt Reichert auch gleich im Perikardialsack, hat die ersten Anfänge nicht beobachtet, zweifelt aber nicht daran, dass dasselbe zugleich mit den Organen der Bauchhöhle (!) aus einer Schicht übrig gebliebener Bildungsdotterzellen hervorgehe, die sich zwischen Wirbelsystem und Nahrungsdotter fände. Es scheint darnach, dass Reichert ein Darmdrüsenblatt bei den Fischen nicht statuirt, denn unter den Organen der Bauchhöhle muss doch zunächst an den Darm gedacht werden. Diese Vorstellung hat deshalb keine Schwierigkeit für ihn, weil die Form der abgeschlossenen Höhle, als welche das Perikardium erscheint, sobald es über dem Dotter sichtbar wird, nach seiner Meinung eine secundäre ist und ein Theil des supponirten allgemeinen Bildungsmaterials für sämtliche Organe der Rumpfhöhle bei der Abkammerung mit abgetheilt werden könnte.

Wenn sich aber das Perikardium als selbständige Höhle durch beschränkte Spaltung einer bestimmten membranösen Lage bildet, in welcher anfänglich eine Spur des Herzens nicht erblickt wird, dann bleibt nichts Anderes übrig, als entweder die von Reichert selbst mit Recht perhorrescirte Annahme einer Einstulpung von oben her, oder aber die, dass die Wand des Perikardiums selbst durch Zellenvermehrung an ihrer Innenfläche das Bildungsmaterial für das Herz liefere. Ich erwähnte bereits, dass ich nach meinen Beobachtungen am Stichlinge mich für den letztern Bildungsmodus erklären muss.

Was dies restirende Material an Bildungsdotterzellen anlangt, auf das Reichert sich beruft, so könnte davon nur in der Region hinter dem Perikardium die Rede sein, im Bereiche der Chorda und der Urwirbel. Ueber dem Perikardium findet sich — ich spreche hier natürlich nur von einem bestimmten Zeitpunkte, dem, wo das Herz als Konus in der Perikardialhöhle erscheint (Fig. 9) — nur das Centralnervensystem.

Blutbildung und Beginn der Circulation.

In dieser delicates Frage nach dem Orte und der Art der Entstehung der ersten Blutkörperchen herrschen in den bisherigen Mittheilungen mannichfache Widersprüche und Unklarheiten, während sich hinsichtlich der andern Punkte, nämlich der Einleitung der Circulation, der Bildung der ersten Gefässe in der weitem Entwicklung des Systems, eine ebenso überraschende, als erfreuliche Uebereinstimmung kund giebt. K. E. von Baer, Vogt, Lereboullet, Aubert sind darin einig, dass als Erstes ein von Blutkörperchen freies Plasma in Bewegung gesetzt wird und dass Blutkörperchen erst später, zunächst vereinzelt, dann immer zahlreicher im Stroma auftreten, darin ferner, dass dieselben kleine sphärische Körperchen ohne Kern sind, von der Grösse der späteren Kerne entwickelter Blutzellen, dass diese Körperchen nach dem Ausschlüpfen des Embryo allmählig sich abplattten, elliptisch werden und einen Kern erhalten, und endlich darin, dass die ersten Blutbahnen keine eigenen Wände besitzen, die sich erst nachträglich von der Umgebung differenziren.

In allen diesen Stücken muss ich beistimmen.

Hinsichtlich der Gefässwände beschränke ich mich Vorsichtshalber nur auf das an der Dotteroberfläche auftretende Canalsystem, denn nur hier bot sich mir die genügende Klarheit der Beobachtung, um positiv behaupten zu können, dass erst die Strömung in freien weiten Räumen vor sich geht, aus welcher dann in besonderer Weise, die Aubert richtig angegeben hat, sich netzförmig verbundene Bahnen herstellen, an denen schliesslich die eigene Wand erscheint. Dabei muss beachtet werden, dass dieser Dotterkreislauf, der bei einigen Fischen so reich sich entwickelt, bei andern fast gar nicht zur Ausbildung kommt. Reichert¹⁾ hat zuerst darauf hingewiesen. In die erste Gruppe gehören Fische mit relativ grossem Nahrungsdotter, der noch nach dem Ausschlüpfen als grosser, sogenannter äusserer Dottersack vorhanden ist, auf dem der Embryo abgeschnürt aufsitzt. Dahin sind zu rechnen: *Esox*, *Perca*, *Coregonus*, *Salmo*, *Blennius*, *Gasterosteus*, *Spinachia*, *Syngnathus*. Bei der andern Gruppe ist der Dotter klein, wird bis zum Ausschlüpfen fast ganz aufgezehrt, der Rest liegt in der mässig erweiterten Bauchhöhle,

1) l. c. pag. 3.

deren Form er sich accomodirt; man hat in diesem Falle von innerm Dottersack gesprochen. Ein Repräsentant des letztern ist Gobius, auch die Cyprinoïden gehören dahin. — Es liegen diesen Differenzen keine wesentlichen Abweichungen in den Grundzügen der Entwicklung zu Grunde, sondern nur quantitative; da beim Gobius zur Zeit der Gefässbildung schon der grössere Theil der Dottermasse consumirt ist, kommt es nicht mehr zur Bildung des Gefässnetzes an der Oberfläche desselben. Für die Beobachtung der Blutbildung jedoch sind die Differenzen sehr wichtig. — Die Unterscheidung von äusserm und innerm Dottersack ist, wie ich hier gelegentlich bemerken will, eine ganz haltlose, so lange nicht bei der Entwicklung des Darms Unterschiede in dem Verhältniss desselben zum Dotter nachgewiesen sind, was bisher nicht der Fall.

K. E. von Baer lässt die Blutkörperchen aus dem Plasma entstehen. Vogt nimmt eigentlich zweierlei Entstehungsweisen an, die Ablösung von der Innenwand des Herzens und der in Bildung begriffenen Gefässe und dann die Entstehung in besondern Heerden der Couche hematogène auf der Dotteroberfläche. Von dieser Schicht heisst es, sie cohärire mit der Epidermis, ihre Elemente seien grosse, durchsichtige, kernhaltige Zellen und die Kerne, vielleicht auch Tochterzellen derselben, würden zu den Blutkörperchen. Wenn diese letztere Vermehrungsweise energisch vor sich gehe, so sammelten sich Haufen neugebildeter Körperchen an, besonders in der Nähe des Sinus Cuvieri.

Lereboullet giebt eigentlich keine positive Auskunft, er stellt nur in Abrede, dass die Blutkörperchen aus besondern präformirten Zellen entstanden. Sie sollen zuerst im Herzen erscheinen, ohne aber von den Wänden desselben zu stammen.

Am nächsten schliessen sich meine Beobachtungen an diejenigen Aubert's¹⁾ an. Für die Entscheidung der Frage sind die auf der Dotteroberfläche vor sich gehenden Bildungen die wichtigsten, die er vom Hecht folgendermassen beschreibt. Um die Zeit der Herzbildung (nach meiner Darstellung des Sichtbarwerdens der Herzbeutelhöhle über dem Dotter) erscheinen an der Dotterkugel unter der Epidermis zwei Arten kleiner Körper von der Grösse des Kerns der Embryonalzellen, die einen sind unregelmässig, die andern rund und etwas kleiner. Die Couche hematogène von Vogt deutet Aubert

1) a. a. O.

als Substanz der Bauchplatten, da sitzen nun die unregelmässigen Körperchen in der Schicht, die runden darunter, zwischen den Bauchplatten und der Dotterkugel; aus den erstern werden Pigmentzellen, aus den andern die ersten Blutkörperchen. Vorzugsweise erscheinen diese auf der rechten (unter dem Mikroskope linken) Oberfläche des Dotters. Das Herz hat unterdessen seine Pulsationen eröffnet, man sieht die auf der Dotteroberfläche dem Herzen zunächst gelegenen Blutkörperchen als die ersten in das Herz eintreten und nun etabliert sich der Kreislauf derart, dass die untere Schwanzvene (*vena caudalis inferior*) das Blut am hintern Ende des Dotters in den Raum zwischen den Bauchplatten und dem Dotter ergiesst, wo dasselbe frei über die ganze rechte Dotterhälfte ausgebreitet bis zum Vorhof gelangt. Diese freie Blutbahn wird dadurch zu einem Netz von Canälen umgestaltet, dass sich innerhalb des strömenden Blutes helle Inseln bilden, deren Herkunft und histiologischer Charakter unermittelt blieb. Jedenfalls war aber auch nach dem Erscheinen der Inseln eine die Canäle begrenzende Wandschicht nicht nachweisbar.

Aber Aubert will doch nicht annehmen, dass sich auf dem Dotter allein die Blutkörperchen bildeten, er schliesst sich darin an Vogt an, dass sich von der Innenwand des Herzens und überhaupt von den Grenzflächen der in Entstehung begriffenen Gefässe überall Zellen lösten. Das Letztere stützt er damit, dass die Innenwand des Herzens erst höckerig erscheint, nachher aber glatt, mithin die erst hervorragenden Zellen fortgerissen sein müssten, und ferner dadurch, dass er, wie Vogt auch, an der Stelle der zweiten Kiemenarterie (Vogt sah es an der siebenten) eine Reihe ruhender Blutkörperchen wahrnahm, während durch das erste Paar der Strom mit den Körperchen bereits frei passirte, allmählig kam die ruhende Reihe auch in Bewegung und Aubert sieht darin einen Beleg dafür, dass sie sich dort gebildet.

Beide Beobachtungen sind als Stützen seiner Ansicht wohl nicht stichhaltig. Die erste Erscheinung beruht darauf, wie bei continuirlicher Beobachtung sehr leicht zu constatiren ist, dass sich die Zellen des Endokardiums allmählig abplatten, und was die zweite Erscheinung betrifft, so ist doch zu erwägen, dass die Kiemenarterien sich successive bilden, dass, während die ersten Bögen bereits seit längerer Zeit Blutkörperchen passiren lassen, die folgenden, wie alle neu hinzutretenden Gefässe erst nur Plasma führen, also am An-

fange der Eröffnung entschieden zu eng sind, um den Körperchen den ungehemmten Durchgang zu gestatten; zweifellos wird darauf das Kaliber nur allmählig zunehmen und es ist daher wahrscheinlich, dass unter den ersten Blutzellen, die sich hindurchzwängen, eine oder die andere stecken bleibt und hinter sich mehrere nachfolgenden zum Stocken bringt, bis dann zunehmende Erweiterung die Lösung giebt. Mir scheint die Deutung, dass die stockende Reihe hergeführt ist, viel näher zu liegen, als dass sie sich in loco gebildet. Wäre das Letztere die Regel, so könnte sich bei der Beschaffenheit der ersten Blutkörperchen, ihrem stärkern Lichtbrechungsvermögen, diese der Eröffnung des Gefässes voraufgehende Aufreihung bei Gefässen, die der Beobachtung so zugänglich sind, wie die Kiemenarterien, nicht entgehn. Allein Vogt und Aubert haben es ja einmal beobachtet, ich habe es nie gesehn.

Wenn ich daher Alles zusammenfasse, was an sicherer Beobachtung in dieser Frage vorliegt, so muss ich sagen: bestimmt festgestellt ist nur die Bildung der Blutkörperchen in der Wand des Dottersackes, alle Angaben über anderweite Entstehung beruhen auf vagen Wahrnehmungen oder vorgefasster Ansicht.

Die Eier von *Gasterosteus* und *Spinachia* sind für diese Beobachtungen sehr geeignet, die von *Gobius* sehr ungünstig.

An den erstern sah ich zu der von Aubert angegebenen Zeit, die ziemlich genau mit der in Fig. 9 dargestellten Entwicklungsstufe zusammenfällt, die von ihm beschriebenen kleinen runden, stark lichtbrechenden, kernähnlichen Körperchen auftreten, aus denen, wie ich bestatige, sowohl die Blutkörperchen als auch Pigmentzellen der Haut entstehn. Am Anfang sind sie alle ganz gleichmässig rund, dann fangen die Einen an kleine Spitzen zu treiben, platten sich dabei etwas ab, werden allmählig sternförmig, verlieren den Glanz, lassen ihre Kerne dann hervortreten und entwickeln noch vor dem Ausschlupfen Pigment. Die Andern bewahren ihre erste Beschaffenheit, bis sie in Circulation gesetzt werden. Dann beginnt allmählig die Röthung; die Gestaltveränderung, wodurch sie sich den entwickelten nähern, tritt nicht gleichzeitig, sondern später ein. Die erste Form ist die kugelrunder, kleiner Körper, die prall und glänzend aussieht, einen Kern nicht erblicken lassen. Wenn Aubert die beiderlei Gebilde der Tiefe nach verschieden gelagert sein lässt, die Pigmentzellen in der Substanz der Bauchplatten, die Blutzellen darunter, so trifft das später wohl zu, am ersten Anfange liegen sie

aber bei diesen Fischen in gleichem Niveau, nämlich zwischen dem mittlern und dem dritten Blatte, auf beiden Dotterhälften; die Vermehrung erfolgt dann lebhafter auf der rechten.

Das mittlere Keimblatt, so weit es die Dotterkugel überzieht (Cutis und Stratum intermedium *Reichert*, Bauchplatten *Aubert*, Couche hematogène *Vogt*), besteht um die Zeit grösstentheils aus einer doppelten Lage abgeplatteter, sehr durchsichtiger, einen Kern zeigender Zellen, die jetzt noch wie ein Pflasterepithelium sich an einander fügen und keine Intercellularsubstanz zeigen. Die Epidermiszellen sind im Allgemeinen höher, als die des zweiten Blattes. Die Kerne in den Zellen beider Blätter sind viel blasser, will sagen schwächer lichtbrechend, als die Blutkörperchen und etwas platter, eine Verwechselung beider ist nicht wohl möglich.

Mehrfach geschichtet ist das zweite Blatt in der Umgebung des Schwanzpols, im Keimsaume, wo eben um diese Zeit der Schluss des Dotterloches erfolgt (Fig. 9). Ich sagte bereits, dass mir die Mittel gefehl! haben zu entscheiden, ob innerhalb des Keimsaumes die Blätter sich überhaupt getrennt haben; wahrscheinlich ist es mir, aber die Elemente der beiden obern sind so gleichartig, dass man beim Durchblick von oben Schichten nicht unterscheiden kann. Kurz vor dem Schlusse werden die erst rundlichen Zellen des Saumes länglich-gestreckt, ordnen sich radiär um das Centrum der Oeffnung und verdicken durch Zusammenrücken den umgebenden Wall. Das Schwanzende des Embryo ragt dann in diesen Wall hinein und die Schlussstelle fällt meist auf die Rückseite des Schwanzendes, selten in das hintere Axenende.

Nach dem Schlusse verschwindet der Kranz besonderer Zellen, den der Keimsaum bis zuletzt um das Dotterloch gebildet hatte. Zum Theil dadurch, dass die Zellen die Beschaffenheit der Epidermiszellen und Zellen des mittlern Blattes annehmen, platter, daher in der Fläche grösser werden, an Glanz und Lichtbrechungsvermögen einbüssen, zum Theil aber auch durch Zerstreuung. Dasselbe gilt von dem den Embryo umgebenden Embryonalsaume. Wir hatten schon gesehen, dass die oberflächlichen Zellen desselben bei der Spaltung des Schildes in die Blätter die ursprüngliche Beschaffenheit aufgaben, nur eine tiefere Lage blieb noch in der frühern Verfassung übrig, fügte sich dem mittlern Keimblatte nicht ein, sondern lagerte zwischen diesem und dem dritten. Anfangs erblickt man sie nun noch durch die oberflächlichen Lagen hindurch, je näher

es aber dem Zeitpunkte kommt, von dem eben die Rede ist, verliert sich auch dieser Rest, indem die Zellen sich in dem Raume zwischen mittlerm und drittem Blatte zerstreuen. Die beiden Keimblätter liegen nämlich ganz locker auf einander und stehn an einzelnen Stellen, namentlich zu beiden Seiten des Herzbeutels merklich von einander ab. Diese Interstitien enthalten eine geringe Menge Flüssigkeit, das zuerst circulirende Plasma.

Ich kann nun nicht sagen, dass es mir gelungen ware, an der einzelnen Zelle die Locomotion zu beobachten, durch welche sie von der bisherigen Lagerstätte sich entfernt. Aber man sieht im Verlauf eines Tages sie undichter werden, die äussersten jetzt weiter von der Grenze des Embryo und von der Schlussstelle des Dotterloches abstehn, als vorher. Hierbei erfolgt zugleich eine eigenthümliche Vermehrung, die namentlich bei *Spinachia* gut zu sehn ist, aber auch bei *Gasterosteus*, dem die Fig. 9 entnommen wurde: Von den länglichen Zellen des Keimsaumes geht eine Vegetation aus, die durch unvollständige Theilung reihenweis geordnete Glieder vorschiebt, ein Knospungsprocess, durch den, wie bei Algen und Pilzen, aus einer Zelle einfache, oder selbst verästelte Reihen entstehn (Fig. 9). Hat das Gebilde eine gewisse Länge erreicht, so lösen sich die Glieder von einander und es bleiben nun die gelösten Zellen zurück; aber auch diese müssen sich nun noch weiter bewegen, denn wenige Stunden nach dem Schluss des Dotterloches ist die Vertheilung über die Dotterfläche gleichmässig erfolgt und es ist an der Stelle des Schwanzpols nichts mehr von einer Anhäufung zu bemerken. Auch von einzelnen Zellen des Embryonalsaumes aus gewahrt man durch Knospung gegliederte Reihen sich bilden, aber seltener, die Reihen sind hier kürzer, erzeugen nur drei bis vier Glieder.

Die so zerstreuten und vermehrten Zellen sind es, die Aubert bereits bemerkte, aus ihnen werden die Pigmentzellen und Blutkörperchen.

Das Hechtei aber, das ich nicht kenne, muss ein vergleichsweise ungünstiges Object abgeben, da Aubert gar nicht vom Keimsaume spricht, obgleich er Eier beobachtete, die noch nicht vollständig umwachsen waren. Ich muss Alle, die sich von diesem interessanten Factum aus eigener Anschauung überzeugen wollen, auf die von mir benutzten Eier hinweisen. Unterschiede existiren allerdings zwischen einzelnen Eiern hinsichtlich der Lebhaftigkeit

jener Vermehrung, wie ja auch in Bezug auf die Blutmenge am Beginne der Circulation beträchtliche individuelle Abweichungen beobachtet werden. Wer aber eine grössere Zahl untersucht und namentlich den richtigen Moment, die Schliessung des Dotterloches nicht versäumt, wird die eben geschilderten Vorgänge nicht vermissen.

Die Einleitung der Circulation vollzieht sich, wie Vogt es von der *Palea*, Aubert vom Hecht beschreibt, und ich finde da wenig zu ergänzen, wenn ich von unwesentlichen Differenzen absehe. Das Herz des Stichlings pulsirt also bereits, wenn die vereinzelt Blutkörperchen gleichmässig vertheilt vorhanden sind, ist an die Unterwand des Herzbeutels befestigt und hebt diese bei jeder Contraction vom dritten Blatte etwas ab. Je lebhafter die Pulsationen werden, um so energischer gestaltet sich dies Heben, und es muss so eine Saugwirkung, die alles Bewegliche hierher zieht, ausgeübt werden. Bald sieht man dann die Herzhöhle an der Unterfläche des Herzbeutels geöffnet und es vermehrt sich die Flüssigkeit zwischen mittlerm und drittem Blatte in der Nähe des Herzbeutels. Aber die einzelnen Blutkörperchen gerathen nicht alle gleich ins Flottiren, sondern die dem Herzen nächsten zuerst, gelangen in den Raum an der Unterfläche des Perikardium, der durch Erhebung des letztern bei jeder Systole erweitert wird, schwanken da eine Zeit lang hin und her, die Excursionen werden stets ausgedehnter, plötzlich schiesst dann eins in die Herzhöhle hinein, passirt entweder das Herz gleich oder wird noch mehrfach zurückgeworfen, bis endlich die Bahn oberhalb des Herzens frei geworden ist und die Körperchen einzeln durchgehn. Ebenso einzeln treten sie dann wieder durch die *Venae caudales inferiores* vor dem After auf die Dotterkugel über und treiben nun in dem freien Raume langsam dahin, dem Herzen sich wieder nähernd, indem sie in gewundenem, hie und da stockendem Verlaufe sich ihre Bahn suchen. Man sieht so einige, während die grössere Zahl noch festsitzt, sich langsam durchwinden und nur im Allgemeinen die Richtung zum Herzen einhalten. Viel weniger lässt sich darüber vom *Gobius* berichten. Vergleichsweise spät, nachdem das Herz schon längere Zeit in voller Action war, sah ich die ersten, übrigens ganz wie beim Stichling gestalteten Blutkörperchen zwischen den beiden Keimblättern auftreten, ohne irgend etwas über ihre Herkunft ermitteln zu können. Die Undurchsichtigkeit des Dotters verhinderte es, zu erblicken,

was auf der Oberfläche desselben vor sich ging. Da hier der Keimsaum schon sehr früh verschwindet, so müssen grosse Differenzen zwischen diesem und den Stichlingen obwalten.

Das Herz lässt bei Beginn der Circulation deutlich ein äusseres und inneres Epithel und ein zwischen beiden gelagertes Gewebe erblicken, das in einer durchsichtigen Intercellularsubstanz runde Zellen eingebettet zeigt, es sind die Bildungszellen der Muskelsubstanz. Die Zellen des Endokardiums und äussern Epithels sind ebenfalls rund und ragen daher erhaben über die Fläche vor (Fig. 32. 33). Die Wand des Perikardialsackes besteht aus einer einfachen Lage glatter Zellen, die von der Kante gesehn länglich spindelförmig erscheinen, so ist der Uebergang zwischen diesen und denen des äussern Herzepithels ein ziemlich Schroffer. Die Bildung begrenzter canalartiger Bahnen für den Blutlauf auf der Dotterkugel wird durch eine Vermehrung der Zellen des mittlern Keimblattes eingeleitet, das dritte Blatt participirt daran nicht, was übrigens von vornherein wahrscheinlich. Man kann, nachdem schon ein vollständiges Gefässnetz entwickelt ist, mit der Präparirnadel alle drei Blätter von einander sondern. Die Epidermis, hier aus einfacher Zellenlage bestehend, löst sich nicht so leicht von dem mittlern Keimblatte, als dieses von dem dritten, das ganze Gefässnetz sammt dem Blute hebt sich mit dem mittlern Blatte zugleich ab. Da nun zuerst das Blut auf der Oberfläche des dritten Blattes sich befand, so müssen sich Zellen, die aus dem mittlern Blatte stammen, dazwischen lagern und dieser Vorgang beginnt durch die von Aubert schon beschriebene Inselbildung. Diese hellen Inseln sind nichts Anderes, als partielle Wucherungen des mittlern Blattes gegen das dritte hin, durch die der Blutbahn die ersten seitlichen Grenzen gesetzt werden. Von diesen aus muss sich dann die Wand unten ergänzen. — Specielles darüber anzugeben verschiebe ich, bis ich die Schicksale des dritten Blattes und die Darmbildung klarer zu übersehn vermag, als es mir bisher möglich war.

Allantois. Ich habe die Blase, die so früh bereits am hintern Ende des Embryonalschildes sichtbar wird. in meiner ersten Mittheilung ¹⁾ als rudimentäre Allantois bezeichnet, verschwieg mir aber nicht, dass diese Parallele ihre bedenkliche Seite hat. Was

1) Archiv f. mikrosk. Anat. 1867.

mich zu der Bezeichnung veranlasst, war die endliche Bestimmung dieses Organs, es gestaltet sich zur Harnblase.

Das Missliche für die Deutung lag aber in der Entwicklungsweise, denn diese anscheinend freie Bildung des Organs, lange bevor beim Fischembryo der Darm entsteht, harmonirt nicht mit dem vom Hühnchen bekannten Ursprunge der Allantois. Neuerdings hat Alexander Rosenberg ¹⁾ aus Dorpat die Allantois der Fische geleugnet. Er hatte an Hechtembryonen seine Untersuchungen angestellt, sah das von mir beschriebene Organ nicht, hatte dann durch gleichzeitige Untersuchungen am Hühnchen Remak's Darstellung durchaus bestätigen können, dass der Epithelialsack der Allantois als eine Ausstülpung des Epitheliums des Hinterdarms entsteht und schloss daher, wenn jene Blase beim Stichling auch wirklich sich findet, so kann sie doch um deswillen nicht als Allantois betrachtet werden, weil sie nicht aus dem Darm entsteht. Was dieser Zurückweisung meiner Deutung noch ein besonderes Gewicht verlieh, war Folgendes: Ich sah beim Stichling an dieser Blase, nachdem dieselbe ein deutliches scharf gezeichnetes Epithel als Auskleidung erhalten hatte, eine Spitze nach vorn auftreten und dann einen Canal, der sich weiterhin daran schloss. Ich deutete diesen Canal als zunächst unpaaren Urnierengang und sprach die Ansicht aus, dass derselbe, an die Allantois sich anlehnend, nach vorn hin sich verlängere und so möglicherweise diese der Ausgangspunkt der Bildung des ganzen uropoëtischen Systems sei. Ausdrücklich aber hob ich hervor, dass es nicht so aufzufassen sei, als verlängerte sich die Blase selbst zum Canal, sondern derart, dass die Bildung des Canals sich an die Blase anschloss. Rosenberg ist nun der Erste, der gelungene Querschnitte von Fischembryonen angefertigt hat und zwar von solchen, die bereits einen kurzen Schwanz hatten. Aus seinen Präparaten bewies er einmal die Existenz dreier Keimblätter auf jener Entwicklungsstufe, dann die Bildung des Darms durch eine rinnenförmige Abschnürung vom dritten Blatte und endlich die Entstehung paariger Urnierengänge durch Rinnenbildung in den Hauptplatten (obere Lage der Seitenplatten), ähnlich der Weise, wie Remak es vom Hühnchen beschreibt. Diese Urnierengänge konnte er zu der Zeit ihrer Bildung nicht bis zum hintern Ende verfolgen und blieb im Unklaren darüber, wie sich ihre Vereinigung

1) a. a. O.

gestaltet. Später, an Embryonen, die ein 1,5 bis 2 Mm. langes freies Hinterende besaßen, fand er beide hinten zu einem unpaaren Canal vereinigt, der eine Erweiterung besaß, die Harnblase, und schliesst daraus, dass diese, eben wie Rathke es angab, als einfache Erweiterung des unpaaren Stücks entsteht. Meine Angabe von der Bildung eines unpaaren Urnierenganges von der Allantois aus erschien somit irrthümlich.

Ich glaube nun, dass unsere Beobachtungen nicht so unvereinbar sind, als es auf den ersten Blick das Ansehn hat.

Zunächst erkläre ich, dass ich gar nicht daran zweifle, es verhalte sich mit der Bildung der Urnierengänge, wie Rosenberg es schildert, allein meine Beobachtung bleibt trotzdem bestehen, dass zu einer Zeit, die mit derjenigen, von welcher aus Rosenberg zu arbeiten begann, ungefähr zusammenfällt, der am Hinterende gelegenen Blase nach vorn zu ein unpaarer Canal ansitzt, meine Deutung aber, dass dieses unpaare Stück von hinten nach vorn wachsend möglicherweise durch Spaltung zu den zwei Urnierengängen wird, war voreilig. Ich sah damals die Keimblätter am Stichlinge nicht klar und war in der von Vogt vertretenen Vorstellung der freien Bildung der Niere befangen.

Andererseits aber ist es eben so positiv, dass am Hinterende in einer viel frühern Zeit, als die, zu welcher nach Rosenberg die Bildung der Urnierengänge sich einleitet, eine Blase isolirt entsteht, welche wächst, ein Cylinderepithelium erhält und schliesslich zur Harnblase wird. Ich habe diese bei *Gasterosteus*, *Spinachia*, *Perca fluviatilis* deutlich gesehen; der erste Blick auf ein Stichlingssei genügt sie aufzufinden, denn es ist in früher Zeit das entwickeltste Organ.

Bei *Gobius* sieht man sie schwer, findet sie aber doch. Ich glaube daher, dass sie allgemein vorhanden, wenn auch nicht gleich deutlich nachweisbar ist. — In letzter Zeit habe ich Eier von *Platessa vulgaris* durch Samen von *Platessa flesus* befruchtet. Die Eier waren schön klar, die ersten Bildungen etwas blass, so dass man mit schiefer Beleuchtung arbeiten musste, die Entwicklung ging genau, wie beim Stichling vor sich, Bildung des Keimsaumes, des Embryonalschildes, Alles, wie ich es oben beschrieben und gezeichnet, so dass man dieselben Figuren gelten lassen könnte. Leider dauerte die Freude nicht lange, auf dem Stadium, das der Fig. 5 entspricht, starben die Eier alle ab, ich konnte nur

noch die Bildung der in Rede stehenden Blase constataren.

Mit dieser Blase müssen die durch Abschnürung von den Hauptplatten sich bildenden Urnierengänge nachträglich in Communication treten, wie? — das bleibt noch zu ermitteln.

Es fragt sich also nur, soll man die — Vorsichts halber will ich sagen — bei einem Theil der Fische auftretende Blase als rudimentäre Allantois, oder als isolirt sich bildende Harnblase bezeichnen. Alle zur Entscheidung der Frage erforderlichen Daten liegen noch nicht vor. Erstens wissen wir ja nur vom Hühnchen bestimmter, wie der Vorgang der Allantoisbildung sich vollzieht, über Amphibien und Säugethiere nichts Genaueres, dann sind auch meine Beobachtungen noch lückenhaft.

Ich kann zu meiner ersten Mittheilung nur so viel hinzufügen: Nachdem die Blase ein deutliches Epithel erhalten und bei ihrer Vergrößerung so weit gegen den Dotter hervorgetreten ist, dass man sie in der Profillage zu übersehn vermag, zeigt sich, dass sie über dem dritten Keimblatte liegt, zwischen diesem und dem mittleren Blatte dagegen habe ich über die speciellen Beziehungen zu dem einen oder andern nichts ermitteln können. Die Möglichkeit muss offen bleiben, dass dieselbe aus dem dritten Blatte durch Ausstülpung und nachträgliche Abschnürung entsteht. Wäre das der Fall, dann würde sich die Bildungsweise sehr wesentlich derjenigen der Allantois nähern.

Weiterer Beobachtung bleibt die Entscheidung überlassen.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel XVI, XVII und XVIII.

Alle Figg. sind bei 60facher Vergrößerung gezeichnet, nur Fig. 33 bei 80facher.

Die Figg. 1 bis 14 und 31 sind von *Gasterosteus aculeatus*, die Figg. 15 bis 29 von *Gobius minutus*, Fig. 30 und 33 von *Gobius niger*, Fig. 32 von *Perca fluviatilis*.

In allen Figuren bedeutet:

a. Das helle Epithelialfeld der Keimhaut des Sticlilings.	b. Keimsaum.
	c. Embryonalschild.

d. Rückenfurche.	p. Urwirbel.
e. Augenanlagen.	q. Hornblatt.
f. Kiel.	r. Mittleres Keimblatt.
g. Anlage des Herzbeutels.	s. Bildungszellen des Blutes und Pigmentes.
h. Allantois.	t. Centralnervenspalt.
i. Embryonalsaum.	u. Drittes Keimblatt.
ch. Chorda dorsalis.	v. Anlage der Riechgruben.
k. Linse.	w. Höhle des Vorderhirns.
n. Herz.	
o. Gehörbläschen.	

Fig. 1. Keim am Ausgange des Furchungsprocesses. An der Peripherie desselben auf dem Dotter eine Zone von Kernen und eigenthümlich sich bildender Zellen (drittes Keimblatt?).

- » 2. Keimhaut am Beginn der Ausbreitung von oben gesehen.
- » 3. Dasselbe in der Profilansicht.
- » 4. Dasselbe bei weiter vorgeschrittener Bildung.
1, 3 und 4 zeigen die Fetttropfen im Dotter den höchsten Punkt einnehmend.
- » 5. Dasselbe nach Umwachsung der grössern Hälfte der Dotterkugel, die Zellen des hellen Feldes sind weggelassen. Die Anlage des Embryo tritt hervor
- » 6. Vorderes Ende des Embryonalschildes (c.) vor Beginn der Augenbildung, von oben gesehen. An der Peripherie des Dotters sieht man die Masse des Schildes im optischen Querschnitt und gewahrt den Kiel f, als dessen Ausdruck bei der Ansicht von oben der mittlere helle Streif erscheint, den die beiden dunklern Linien begrenzen (Primitifstreif).
- » 7. Embryonalschild von oben gesehen, in der Entwicklung Fig. 5 entsprechend. Die Mitte zeigt die vorn breitere, hinten schmalere Medullarplatte, die muldenförmig vertieft ist; der helle Hof am Vorderende ist ein freier Raum unter dem Hornblatte, in den die Augen hineinwachsen.
- » 8. Späteres Stadium bei derselben Stellung, wie in 7; das bereits enge Dotterloch liegt unter dem Horizont. Am Hinterende ist die Chorda dorsalis im Querschnitt durchschimmernd zu sehn.
- » 9. Embryo in der Profillage zur Zeit der Schliessung des Dotterloches.

dd. Dotterloch sich schliessend.

e. Spalt im Augenstiel.

- » 10. Kopfbende eines Embryo von oben, etwas jünger als der in Fig. 9.
- » 11. Dasselbe von vorn gesehen, kurz vor dem Erscheinen des Centralnervenspals. Die eben beginnende Verdickung des Hornblattes zur Linse liegt etwas weiter zurück, als dass sie erblickt werden könnte.

Fig. 12. Kopfe von vorn und oben gesehen; der Scheitel des Mittelhirns liegt auf der Peripherie des Dotters und zeigt den Centralnervenspalt klaffend; Einstülpung der secundären Augenblase durch die Linse.

- 13 und 14. Vorderende, schräg von hinten und oben her gezeichnet, um das Verhältniss des Hornblattes zum Centralnervensstrange vor und nach dem Erscheinen des Spalts auszudrücken.
 - 15. Ganzes Ei von *Gobius minutus* vor der Furchung.
 - α. Keim.
 - β. Dotter mit Fetttropfen.
 - γ. Eihaut.
 - δ. Stiel, durch den das Ei beim Legen angeheftet wird.
 - 16 bis 20. Aufeinander folgende Stadien der Umwachsung des Dotters durch die Keimhaut bis zum Beginn der Bildung des Embryonalschildes.
 - 16. Grosse Furchungskugeln mit durchschimmernden Kernen.
 - 17. Glatter Keimhügel nach Ablauf der Furchung.
 - 18. Die Keimhaut mit gewulstetem Rande schnürt den Dotter bisquitförmig ein.
 - 19. Der Keimsaum tritt auf.
 - 20. Der Embryonalschild c. bildet sich.
 - α. Kopfhöcker, dem Mittelhirn entsprechend.
 - 21. Embryonalschild im Profil, nach geschlossenem Dotterloch.
 - 22. Derselbe nach Bildung des Kiels.
 - 23. Embryo, nach dem Auftreten der Augenanlagen in der Profillage.
 - 24 bis 29. Serie aufeinander folgender Entwicklungsstufen, Kopfe von vorn im optischen Querschnitt gesehen, um die Bildung des Centralnervensystems und der Augen, sowie die Spaltung in die Keimblätter zu zeigen. Siehe Text.
 - 30. Embryo von *Gobius niger*.
 - ε. Spalt im Augienstiel.
 - 31. Stichlingembryo, Kopfe von oben, wie in Fig. 10 gelagert, bei tiefer Einstellung gezeichnet, vorgerücktes Stadium.
 - 32. *Perca fluviatilis*. Herz und Herzbeutel von der Seite, nach Beginn der Pulsationen.
 - α'. Wand des Herzbeutels.
 - 33. *Gobius niger*, von der Bauchseite gesehen.
 - α. Wand des Herzbeutels.
 - γ. Leber.
-