Über die Entwicklung der Dottersackgefäße des Selachiereies.

Von

J. Rückert, München.

Hierzu Tafel IX und X und 1 Textfigur.

I. Einleitung.

Die Entwicklung der Dottersackgefäße der meroblastischen Eier verdient nicht bloss um ihrer selbst willen untersucht zu werden, obwohl sie schon an sich des Interessanten genug bietet. Ihre genaue Kenntnis erscheint vielmehr vor allem deshalb wünschenswert, weil sie die Voraussetzung ist für eine einwandfreie Vergleichung der primären oder Darm-Venenstämme in den verschiedenen Wirbeltiergruppen. Stellt doch eine Vene des Dottersackes des meroblastischen Eies nicht etwa einen Neuerwerb dieser Eiform, nicht ein Gebilde *sui generis* dar, sondern sie ist — und das gilt auch für die Arterie — von einem Darmgefäß verwandter holoblastischer Eier abzuleiten. Für den Dottersack selbst gilt die Abstammung aus der dotterhaltigen ventralen Darmwand der holoblastischen Eiform eines systematisch niedriger stehenden Verwandten längst als etwas Selbstverständliches. Die Homologisierung der zugehörigen Blutgefäße dagegen ist für die Wirbeltiere noch keineswegs in befriedigender Weise durchgeführt. So ist eine Lücke in unserer Kenntnis der Dottergefäßentwicklung der Selachier die Ursache gewesen, weshalb dieses Gefäßsystem sich bislang weder mit den Darmvenen der holoblastischen Anamnier, noch mit dem Dottergefäßsystem der Amnioten homologisieren liess, sondern anscheinend völlig isoliert steht. Und dieser mangelnde Zusammenhang trägt in letzter Instanz wiederum Schuld an der Unklarheit, die in der Auffassung der primären intraembryonalen Darmvenenstämme, der V. subintestinalis und der V. omphalo-mesenterica und deren Beziehungen zueinander herrscht.

Bei der Bearbeitung der ersten Gefäßentwicklung für das Hertwigsche Handbuch sind Herr Kollege Mollier bei den

holoblastischen Anamniern und ich bei den meroblastischen Wirbeltiereiern diesen Fragen nachgegangen, haben aber unsere einschlägigen Untersuchungen, da unsere Aufgabe im wesentlichen auf die Histiogenese der Gefäße beschränkt war, dort nicht zur Darstellung gebracht. Doch habe ich wenigstens die Blutanlagen und die übrigen extraembryonalen Gefäße von *Torpedo* damals nicht bloss histiogenetisch, sondern ihres besseren Verständnisses wegen zugleich morphogenetisch behandeln zu müssen geglaubt und habe im Anschluss hieran auch einige für meine Auffassung grundlegende vergleichend embryologische Gedanken in knapper Form wiedergegeben. Eine ausführliche Darstellung der Morphologie der ersten Venenbahnen hatten wir späteren Publikationen vorbehalten müssen. Diese letzteren liegen nun nahezu druckfertig vor und zwar von mir eine Arbeit über *Torpedo* und von einer Schülerin Molliers, Frl. Dr. Hartmann, eine solche über Amphibien. Da einer Veröffentlichung der beiden Abhandlungen in Hinsicht auf die kostspieligen Abbildungen zurzeit Schwierigkeiten im Wege stehen dürften, trenne ich ein kleineres, für sich selbständiges Kapitel, die Dottersackgefäße von *Torpedo*, von meiner Arbeit ab und publiziere es hiermit gesondert, gleichsam als einen Vorläufer des Ganzen. Dazu eignet es sich auch insofern, als es einige Grundlagen für die Hauptarbeit liefert.

II. Literatur.

Das Dottergefäßsystem der Selachier hat bisher nur für die Squaliden *Pristiurus* und *Scyllium* eine zusammenhängende Darstellung gefunden. Balfour (1878) hat als erster bei *Pristiurus* die Dottersackgefäße und ihre Entwicklung in den Grundzügen richtig erkannt, doch lässt seine Beschreibung in den Einzelheiten an Genauigkeit zu wünschen übrig, auch die Figuren sind ziemlich schematisiert. Seine Darstellung leidet vor allem daran, dass in den jungen Stadien die Anordnung der Mesoderm- oder Gefäßzone des Blastoderms, auf der doch die ganze Beschreibung fußen müsste, unberücksichtigt bleibt, wie denn auch in den Abbildungen die Gefäße dementsprechend frei auf das Blastoderm aufgesetzt wurden. Es findet dieser Mangel darin seine Erklärung, dass Balfour ein peripheres Mesoderm (Rückert = peristomales Mesoderm. Rabl) nicht gekannt hat.

Diese Lücke hat später H. Virchow in zwei Mitteilungen (1895 und 1897a) ausgefüllt, die eine ausführlichere und bis ins Einzelne sorgfältige Beschreibung der Dottergefäßentwicklung von *Pristiurus* und *Scyllium* bringen. Beim erstmaligen Studium dieser Arbeiten ist es mir aber ebenso ergangen wie Hochstetter: ich habe, obwohl ich den Gegenstand doch einigermaßen zu kennen geglaubt hatte, manches nicht verstanden, hauptsächlich wohl deshalb nicht, weil dem Text keine Abbildungen beigelegt sind. Es gibt eben entwicklungsgeschichtliche Vorgänge, von denen man sich ohne Illustrationen kaum eine richtige Vorstellung machen kann, und dazu gehört die Umwachsung des Squalidendotters durch die Gefäße.

So war es gewiss gerechtfertigt, dass Hochstetter (1905) das Thema nochmals in Angriff genommen hat. In einer mit instruktiven Figuren versehenen Arbeit hat er ein klares Bild von der Entwicklung der Dottergefäße und ihrer Ausbreitung über das Ei für *Scyllium stellare* entworfen. Es bestätigt die Virchowsche Darstellung in den meisten Punkten und erweitert sie in mehrfacher Hinsicht. Mit dieser gründlichen Arbeit dürfte unsere Kenntnis der Dottergefäßentwicklung der Squaliden vorerst zu einem gewissen Abschluss gebracht sein.

Die Entwicklung der Dottergefäße bei dem von mir bearbeiteten *Torpedo* weicht von derjenigen bei den Squaliden so erheblich ab und ist im Gegensatz zu dieser eine so einfache, dass ihr Verständnis durch eine Voranstellung des Verhaltens der Squaliden eher erschwert als gefördert werden würde. Deshalb werde ich erst am Schluss meiner Beschreibung dieses Objekt zum Vergleich heranziehen.

Von der Dottergefäßentwicklung von *Torpedo* sind vor meiner eigenen zusammenfassenden Darstellung im Hertwigschen Handbuch (1906) nur einige Bruchstücke bekannt geworden durch gelegentliche Angaben in Arbeiten von Ziegler (1892) und H. Virchow (1897a), auf die ich, soweit nötig, an geeigneter Stelle eingehen werde.

III. Beschreibender Teil. (*Torpedo ocellata*.)

Stadium 1.

Wir gehen von einem Stadium von *Torpedo oc.* mit 28 Rumpfsomiten aus. Da von den Autoren zu dieser Zeit vier kaudale Kopfsomiten als „Urwirbel“ gerechnet werden, so würde der

Embryo nach der üblichen Zählung 32 Urwirbel besitzen. Es sind vier, noch geschlossene, Visceraltaschen vorhanden, deren zweite vor dem Durchbruch steht. Das Herzrohr ist mit Ausnahme eines noch engen bzw. geschlossenen Bulbusabschnittes durchweg eröffnet und steht durch die ebenfalls schon durchgängigen Mandibulararterien mit dem weiten Kopfsinus und durch diesen mit der Aorta in Kommunikation. Die Vena subintestinalis stellt ebenfalls ein Hohlgefäß dar und erstreckt sich nach hinten bis fast an die Kloakenanlage.

Bei diesem Entwicklungszustand der intraembryonalen Gefäße zeigt das Dottergefäßsystem ein Verhalten, das in Fig. 1, einer nach einem Plattenmodell hergestellten Abbildung des Blastoderms, dargestellt ist. Die Mesoderm- oder Gefäßzone umschließt, der vorausgegangenen Entwicklung des peripheren Mesoderms entsprechend, ringförmig das mesoderm- oder gefäßfreie Feld (gf). Ihre vordere Hälfte ist schmaler als die hintere. Die letztere steht an ihrem medianen Rand jederseits mit dem Embryo in Verbindung in der Ausdehnung des noch ziemlich langen Darmstiels (ds). Letzterer ist in der Abbildung horizontal durchschnitten dargestellt, um durch Entfernung des Embryo den von ihm gedeckten Teil des Blastoderms sichtbar zu machen. An dem intakten Modell ragt der das vordere Drittel des Embryo bildende Kopf frei oberhalb der gefäßfreien Zone nach vorne vor bis nahe an deren Vorderrand. Ebenso erstreckt sich ein knappes hinteres Drittel des Embryo, sein Hinterrumpf und Schwanz, frei über den kaudalen Rand des Blastoderms hinaus. Das Übersichtsbild der Fig. 4 stellt zwar ein etwas älteres Stadium dar, gibt aber doch eine brauchbare Vorstellung von der Ausdehnung des Blastoderms auf der Dotterkugel in der vorliegenden Entwicklungsperiode.

Betrachten wir nun die Gefäßzone der Fig. 1 etwas näher. Die Blutinseln sind hier bereits in bluthaltige Endothelröhren umgewandelt, die mit den übrigen blutleer angelegten Hohlgefäßen ein einheitliches, dichtes Kapillarnetz bilden. Doch lassen sich auf Schnitten noch die meisten der ehemaligen Inseln an ihrer starken Füllung mit Blutzellen erkennen. Ein Teil der in der Flüssigkeit locker suspendierten Zellen ist schon in die übrigen Gefäße des Blastoderms abgeschwemmt und von da in den Embryo gelangt, wo sie im Herzen, in der Mandibulararterie,

und besonders zahlreich im Kopfsinus gefunden werden. Die kaudalen Exemplare des ehemaligen Kranzes der grossen Blutinseln sind gemäss ihrer verspäteten Entstehung in der Entwicklung etwas zurückgeblieben, ihre Zellen füllen noch dicht gedrängt das Lumen aus, und die untere Endothelwand ist noch unfertig. Doch ist zu berücksichtigen, dass die Auflösung der Blutzellenmasse in den einzelnen gleichaltrigen Keimscheiben des Stadiums verschieden weit vorgeschritten ist.

Der Abschluss der *Area vasculosa* nach innen, gegen die gefässfreie Zone, ist an den einzelnen Randabschnitten dieses kartenherzförmigen Feldes ein ungleicher. Am Hinterrand des letzteren wird er durch ein Endothelrohr gebildet, das sich frühzeitig angelegt hat und ein etwas weiteres Kaliber besitzt als die nach rückwärts angrenzenden Gefässe. Dadurch gibt es sich schon jetzt als ein Gefässstamm kund. Es stellt die kaudale paarige Fortsetzung des Herzschlauches auf dem Dotter dar und ist demgemäss als eine Vene aufzufassen: wir nennen dieses Gefässpaar die vorderen Dottervenen. Die beiden gleichstarken Gefässe senken sich unmittelbar hinter dem Sinus venosus des Herzens an der vorderen Darmforte steil zum Dotter herab und ziehen, indem sie seitlich auseinanderweichen, jederseits in einem nach vorn konvexen Bogen zwischen dem Hinterrand der gefässfreien Zone und dem vorgebuchteten Vorderrand der extraembryonalen Leibeshöhle (d c) lateral bis zum Seitenrand der letzteren, wo sie mehr oder weniger scharf und spitzwinklig nach vorn umbiegen, um dann in vorwärtsgerichtetem Verlauf den Seitenrand des gefässfreien Feldes gegen die Gefässzone abzugrenzen.

Auf dieser weiteren Strecke ändert sich der Charakter des Gefässes. Es hebt sich jetzt nicht mehr so deutlich als ein selbstständiger Stamm von den angrenzenden Gefässen der *A. vasculosa* ab, weil die letzteren hier kräftiger sind als im Bereich des Dottercöloms, und es zeigt einen stark geschwungenen Verlauf. So stellt es vorerst nichts weiter als eine Verbindung der innersten, gegen das gefässfreie Feld vorspringenden Gefässschlingen und -sprossen der *Area vasculosa* dar. Aber gerade in der Zusammenfassung dieser letzteren gibt sich schon die Anlage des Gefässstammes kund, besonders am rechten Rand des mesodermfreien Feldes der Fig. 1, wo der Vorgang weiter vorgeschritten ist als

links und namentlich gegenüber dem vorderen Rand des Feldes, wo die einzelnen Gefäßsprossen der Area noch völlig unverbunden sind. Vorne kann also von der Anlage eines die Gefäßzone nach innen abgrenzenden Gefäßstammes noch keine Rede sein. Die rechte und linke Dottervene sind vielmehr auf diesem Blastoderm nach vorne zu noch völlig voneinander getrennt.

Indessen vereinigen sich noch im Verlauf des vorliegenden Stadiums von vier geschlossenen Viszeraltaschen die Dottervenen mit ihren vorderen Enden zu einem das gefäßlose Feld allseitig umschliessenden Ringgefäß, der „inneren Ringvene“, wie ich sie zur Unterscheidung vom Sinus terminalis, der „äusseren Ringvene“, im Hertwigschen Handbuch benannt und daselbst in Fig. 792 abgebildet habe. Diese von mir als halbschematisch bezeichnete Figur ist durch Oberflächenuntersuchung der intakten Keimscheibe gewonnen, doch wurde die Kontinuität der inneren Ringvene an den Schnitten bestätigt. An einem weiteren Embryo dieses Stadiums mit 29 links- und 30 rechtsseitigen Rumpfsegmenten, also 33 und 34 Urwirbeln, habe ich neuerdings ebenfalls den geschlossenen Venenring an Schnitten festgestellt. Das Gefäß übertrifft in diesem Zustand durch sein meist weiteres Volumen und seine tiefere Einsenkung in den Dotter die Mehrzahl der übrigen Dottergefäße und steht in dieser Hinsicht nur mit der gleich zu beschreibenden äusseren Ringvene auf gleicher Stufe.

Die periphere Begrenzung der Area vasculosa wird durch ein Ringgefäß gebildet, das beim Blastoderm der Fig. 1 sich noch im Zustand einer wandungslosen, in den Dotter eingegrabenen Rinne, der Randrinne (rr, gelb in der Abbildung), wie ich sie nenne, befindet. Diese schon sehr frühzeitig, noch vor den Endothelröhren der Area, angelegte Lakune verläuft in zahlreichen Biegungen dem Rande des Blastoderms entlang, ist von sehr ungleicher Breite und Tiefe, streckenweise gerade in dieser schon vorgerückten Zeit ihres Daseins ganz verstrichen. Doch kommt hier in Betracht, dass sie auf der weichen Dotterunterlage vermutlich schon intra vitam steten Schwankungen unterliegt und auch im Präparat durch den jeweiligen Erhaltungszustand des Objektes beeinflusst ist. Ihre Begrenzung bildet gegen die Tiefe zu das Dotterentoderm, gegen die Oberfläche eine dünne Lage ungespaltenen Mesoderms, welche in der Regel jetzt nicht mehr bis zum Keimscheibenrand heranreicht. Die Rand-

rinne entbehrt im abgebildeten Zustand nicht nur des Endothelbelages, sondern auch der eingeschwemmten Blutzellen, die in den echten Gefäßen der Area jetzt allgemein vorkommen. Daraus lässt sich folgern, dass die Lakune nicht in offener Verbindung mit den letzteren steht. Nur das vom hinteren Blastodermrand nach vorn zum Embryo einbiegende paarige Endstück der Rinne hat schon seine Endothelauskleidung erhalten. Diese beiden zurzeit noch kurzen Gefäße setzen sich kranial, indem sie an der hinteren Darmpforte nach aufwärts umbiegen, in die Subintestinalvenen des Embryo fort (in Fig. 1 an der Mündung quer durchschnitten). Es sind dies die Dottervenen (h d), die vorerst, solange neben ihnen noch vordere Dottervenen existieren, als hintere zu bezeichnen sind.

Bei Keimscheiben, die nur wenig älter sind als die der Fig. 1 (Embryonen von 29—30 Rumpfsomiten) und noch dem Stadium von vier Visceraltaschen angehören, ist statt der Randrinne ein epithelial ausgekleidetes blutzellenhaltiges Randgefäß, die definitive Ringvene, aufgetreten. Der Entwicklung dieses Gefäßes ist in meiner zusammenfassenden Arbeit eine ausführliche Darstellung gewidmet, aus welcher ich hier nur einen kurzen Auszug gebe. Die Vene entsteht hiernach nicht, wie ich früher (1903 und 1906 S. 1108) geglaubt hatte, dadurch, dass die Lakune einen Endothelbelag erhält, sie geht überhaupt nicht aus der letzteren hervor, sondern stellt eine Neubildung dar, welche an ihre Stelle tritt. Sie kommt dadurch zustande, dass der grossenteils in sich geschlossene Rand des Gefässnetzes der Area vasculosa sich peripher gegen den Blastodermrand, also an den Ort der bisherigen Lakune, vorschiebt, wobei dessen z. T. stark vorspringende Schlingen und blinde Buchten entsprechend der Ausbreitung über eine ausgedehntere Fläche sich strecken und ausgleichen. Das letztere geschieht allmählich, daher man noch nach der Fertigstellung des Ringgefäßes einen stark geschwungenen Verlauf desselben wahrnimmt. So erklärt sich, dass anscheinend plötzlich und unvermittelt am Blastodermrand an Stelle der Lakune ein fertiges ununterbrochen durchlaufendes und durch zahlreiche Kommunikationen in die Area vasculosa sich eröffnendes Ringgefäß erscheint (vergl. Fig. 2 vom jüngsten Embryo des nächsten Stadiums).

Aus dieser Darstellung ergibt sich, dass der äussere Venen-

ring des Blastoderms in analoger Weise aus dem Netz der Area vasculosa hervorgeht wie der innere, nur mit dem Unterschied, dass er einen Vorläufer in Gestalt einer Ringlakune besitzt, die er, an ihre Stelle tretend, ersetzt. Nur das am vorderen Cölo-
rand quer zum Herzen verlaufende paarige Endstück der inneren Ringvene, der Stammteil der vorderen Dottervenen, der sich frühzeitiger anlegt, geht aus selbständigen Gefäßzellenketten hervor, wie die ersten Gefäßstämme des Embryo.

Zusammenfassend ist über das Stadium von vier Visceraltaschen (Modell der Fig. 1) zu sagen: dass das gesamte Gefäßnetz des Blastoderms noch ein rein venöses ist, denn es steht mit dem Embryo durch zwei Venenpaare in Verbindung, deren vorderes in das kaudale Herzende und deren hinteres in die zurzeit noch paarigen Subintestinalvenen des Embryonalkörpers sich fortsetzt.

Stadium 2.

Wir gehen bei der Beschreibung dieses Stadiums von einem Embryo mit fünf Visceraltaschen aus, dessen zweite und dritte eröffnet sind und der 34 Rumpfsomiten, also 38 Urwirbel, besitzt. Die nach einem Plattenmodell seiner Keimscheibe hergestellte Fig. 2 lässt erkennen, dass das Dottergefäßsystem inzwischen eine fundamentale Umgestaltung erfahren hat. Dieselbe besteht kurz ausgedrückt darin, dass der innere Venenring sich in einen von der Aorta gespeisten Arterienring (da) umgewandelt hat, der durch radiäre Seitenzweige sein Aortenblut in das Kapillarnetz der Area vasculosa entsendet, von wo es sich in der äusseren, jetzt einzigen, Ringvene (rs) sammelt, um von da durch die hinteren, jetzt einzigen, Dottervenen (dv) in die Subintestinalvene abzufliessen. Es ist somit jetzt ein arteriell-venöser Kreislauf auf dem Dotter hergestellt und zugleich auch im Embryonalkörper, woselbst die Subintestinalvene kranial ihren Anschluss an das venöse Herzende erreicht hat.

Wie diese Umgestaltung des Dotterkreislaufs sich vollzieht, habe ich im Hertwigschen Handbuch der Entwicklungsgeschichte (1906, Bd. I, S. 1116) summarisch dargestellt. Ich habe seitdem den Vorgang bis in seine Einzelheiten verfolgt und in meiner noch nicht veröffentlichten Arbeit unter Berücksichtigung der intraembryonalen Gefäßverhältnisse genauer beschrieben. An dieser Stelle begnüge ich mich mit einem Auszug aus dieser Darstellung:

Es wandelt sich die rechte vordere Dottervene in eine Arterie, die Dotterarterie, um, dadurch, dass ihr proximales Endstück in geringer Entfernung hinter seiner Einmündung in den Sinus venosus des Herzens sich mit der Aorta verbindet und sich gleichzeitig vom Herzen abtrennt. Die Aortenverbindung geschieht aber nicht direkt, sondern, wie P. Mayer (1886) entdeckt hat, durch Vermittlung von rechtsseitigen Quergefäßen, die, wie ich bald darauf (1888) nachgewiesen habe, Vornierenquergefäße sind. Mayer nahm an, dass die Quergefäße sich in die rechte Längsvene des Vorderrumpfes, seine „Subintestinalvene“, eröffnen und dass von dieser aus dann die Dotterarterie als ein Seitenast auf den Dotter hinauswachse, ein Irrtum, der dadurch bedingt war, dass er die längst vorher angelegte vordere Dottervene nicht gekannt hat. Ich habe dann vor einigen Jahren (Rückert 1917) gezeigt, dass die Vornierenquergefäße zunächst in ein bis dahin nicht beachtetes „Längsgefäß“ der Vorniere münden, das ventral von ihnen in kraniokaudaler Richtung verläuft. Das kraniale Ende dieses Gefäßes ist es nun, das unter Vermittlung eines aus dem Darmgefäßnetz entstandenen Verbindungsstückes mit der rechten Dottervene in Kommunikation tritt. So weit ist der Vorgang im Stadium unserer Fig. 2 gediehen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung bleibt von den fünf bis sechs (bei *Torpedo*) angelegten Vornierengefäßen, wie Mayer und ich festgestellt haben, nur eines, bei *Torpedo* das zweite oder das dritte, erhalten und wird so zur definitiven Wurzel der Dotterarterie.

Die Dotterarterie setzt sich somit genetisch zusammen:

1. aus einem Vornierenquergefäß, 2. aus dem im Verlauf der Weiterentwicklung sich verkürzenden Vornierenlängsgefäß, 3. aus dessen kurzem Verbindungszug zum proximalen Ende der rechten Dottervene, 4. aus der rechten Dottervene selbst. Dieses letztere Hauptstück der Arterie steigt demgemäss an der Seite der vorderen Darmpforte zum Blastoderm hinab und verläuft auf diesem in der Bahn des arterialisierten inneren Gefäßringes, der sich in das Gebiet 5. der ehemaligen linken Dottervene fortsetzt. Diese letztere wird damit zum Endstück der Dotterarterie. Im Stadium von unserer Fig. 2 mündet dasselbe, dem ursprünglichen Venenverhältnis entsprechend, in den Sinus venosus des Herzens ein und ist an dieser Stelle, wie sein Querschnitt in Fig. 2 zeigt, noch weit offen. Infolgedessen muss das Aortenblut, nachdem

es den Arterienring von rechts nach links durchlaufen hat und hier durch Abgabe zahlreicher Dotteräste geschwächt worden ist, seinen Rest noch in das venöse Ende des Herzens entsenden. Diese Störung des Kreislaufs wird bald darauf durch Abtrennung des Gefässes vom Herzen beseitigt, womit der geregelte arteriell-venöse Dotterkreislauf hergestellt ist.

Den Randsinus (rs) habe ich schon bei Stadium 1 vorgreifend behandelt. Die Fortsetzung desselben zum Embryo, die hinteren, jetzt einzigen Dottervenen (dv), welche im vorigen Stadium der Fig. 1 ganz kurze Gefäßstücke waren, haben inzwischen an Länge zugenommen. Dies hängt damit zusammen, dass die kaudale Anheftungsstelle des Embryo an das Blastoderm (hintere Nabelwand), die im vorigen Stadium noch mit dem Hinterrand des letzteren zusammenfiel, sich jetzt in einiger Entfernung vor diesem befindet oder anders ausgedrückt, dass der hintere Blastodermrand über die hintere Nabelwand nach hinten ein Stück weit kaudal sich verschoben hat. Infolgedessen müssen die Dottervenen, um vom Randsinus aus den Embryo zu erreichen, über die betreffende Strecke des Blastoderminnen nach vorne verlaufen. Sie ziehen beiderseits der Mittellinie, die rechte in Fig. 2 zufällig gegabelt, und lassen zwischen sich einen schmalen gefässfreien Streifen des Blastoderms, die sogenannte „Dotternaht“.

Nachdem die Venen unter das Ektoderm des Embryonalkörpers gelangt sind, liegen sie zwischen diesem und der hinteren Darmpforte, also zwischen der hinteren Hautnabel- und der hinteren Darmnabelwand. Hier konfluieren sie miteinander und mit den sich ebenfalls vereinigenden beiderseitigen Subintestinalvenen zu einem gemeinschaftlichen grossen Sinus, dem bekannten „Venen-sack“ (quer durchschnitten in Fig. 2), für den sich zur Unterscheidung von dem Kopfsinus die Bezeichnung „Kaudalsinus“ empfiehlt. Dieser Venenraum weitet sich alsbald noch stärker aus, so dass er eine Zeitlang das mächtigste Gefäss des Embryo bildet, um danach sich wieder zur gewöhnlichen Stärke der Subintestinalis zurückzubilden, in deren vorderem Endstück er aufgeht.

Zum Schluss sei noch auf das Übersichtsbild der Fig. 4 verwiesen, welches das Grössenverhältnis des Blastoderms und Embryos zur Dotterkugel bei Torpedo in $1\frac{1}{2}$ facher Vergrösserung für das beschriebene Entwicklungsstadium demonstriert.

Stadium 3.

Diesem Stadium liegen drei einem gemeinsamen Muttertier entnommene Embryonen mit 60—61 Ürwirbeln (57—58 Rumpfsomiten) zugrunde. Von sechs vorhandenen Visceraltaschen sind die 1.—5. eröffnet, am 2.—4., andeutungsweise auch am 5. Visceralbogen, sind die äusseren Kiemen in Gestalt je eines Knopfes angelegt.

Die Keimscheiben dieser Eier sind, wie das Übersichtsbild der Fig. 5 zeigt, seit dem vorigen Stadium (Fig. 4) merklich gewachsen. Der Nabelstiel, der bisher die Form einer sagittal ausgedehnten Platte besass, hat sich durch fortschreitende Abtrennung des Embryo vom Dotter zu einem auf dem Querschnitt schon fast rundlichen Strang („Nabelstrang“) verkürzt. Der Ausbreitung des Blastoderms entsprechend hat die Gefässzone desselben erheblich an Ausdehnung zugenommen, während das zentrale, vom Arterienring umschlossene, gefässfreie Feld im Gegensatz hierzu sich nicht nur relativ, sondern absolut verkleinert hat.

Von einem zweiten Ei dieses Stadiums ist in Fig. 3 das Oberflächenbild des Blastoderms nach Abtrennung des Embryos bei stärkerer Vergrösserung dargestellt. An ihm verfolgen wir das nähere Verhalten der Gefässe und zwar zuerst der Dotterarterie. Am Stamm dieses Gefässes ist seit dem vorigen Stadium eine wesentliche Änderung vor sich gegangen. Das an der rechten Seite der vorderen Darmpforte zum Dotter absteigende Anfangsstück der Arterie hat das an der linken Seite der Darmpforte wieder zum Embryo hinaufziehende Endstück derselben sich einverleibt, so dass jetzt vom Embryo aus eine einheitliche Arterie in den Nabelstrang gelangt, die sich in ihrem weiteren Verlauf¹⁾ in zwei, den beiden Hälften des Arterienringes entsprechende, Äste gabelt. Der Blutstrom im inneren Ringgefäss hat damit seine Richtung — und zwar nunmehr zum zweiten Male — geändert. In unserem Stadium 1 hatte das Dotterblut sich in der Bahn der beiden vorderen Dottervenen zum Sinus venosus hin, also kordipetal, bewegt. (S. beistehendes Schema 1.) Ein solcher Vorgang muss stattgefunden haben, wenn auch zu jener Zeit ein geordneter Dotterkreislauf noch nicht eingeleitet

¹⁾ Die Teilungsstelle der Dotterarterie war an dem Objekt der Fig. 3, weil durch die Wand des Nabelstrangs gedeckt, nicht mit Sicherheit zu erkennen. Auf den Schnitten kann man die beiden Arterienäste weiter nach aufwärts in den Nabelstrang verfolgen, als in der genannten Abbildung.

war, denn die im Embryo, stellenweise zahlreich, vorhandenen Blutzellen haben, da die Bahn von der Subintestinalis und damit von den hinteren Dottervenen zum Herzen damals noch nicht hergestellt war, nur auf dem Wege der vorderen Dottervenen in den Embryo gelangen können. Im Stadium 2 war mit der Umwandlung des inneren Venenrings in einen Arterienring für die

rechte Hälfte des letzteren eine Umkehr in der Richtung des Blutstromes eingetreten (Schema 2). Und nun hat im Stadium 3 (Schema 3) durch die Verschmelzung des linksseitigen Endstückes des Ringgefäßes mit dem rechtsseitigen Anfangsstück desselben der Blutstrom auch in der linken Hälfte des Ringes die entgegengesetzte Richtung eingeschlagen, so dass er jetzt von beiden Seiten her in denselben eintritt, um sich von da durch die Seitenäste auf den Dotter zu ergießen, eine Anordnung, welche an die Einrichtung des menschlichen Hohlhand- und Sohlenbogens und an die Arkaden der Darmgefäße erinnert.

Auch im Bau des arteriellen Ringgefäßes hat eine wesentliche Umgestaltung eingesetzt. In das von ihm umschlossene, bisher völlig gefäßfreie Feld sind zahlreiche dünne Seitenäste von allen Stellen der Arterie aus vorgedrungen. Ein Teil von ihnen endet nach kurzem Verlaufe blind, die Mehrzahl aber geht in ein feines, weitmaschiges Netz über, das schon einen beträchtlichen Teil der ehemals gefäßfreien Zone erfüllt. Das ist besonders im rechtsseitigen Abschnitt der bei unserem Objekt in antero-posteriorer Richtung stark verkürzten und gelappten Zone der Fall. Infolge dieser Netzbildung ist das Ringgefäß an seinem vorderen Umfang schon stellenweise reduziert und namentlich an einer etwa der Mitte des Bogens entsprechenden Stelle völlig aufgelöst.

An anderen Stellen der Fig. 3 bilden die zwei Gabeläste der Arterie und auch einzelne grössere Zweige von diesen gleichfalls ein Netz, das aber sehr engmaschig ist, so dass meist nur kleinere, kettenartig aneinandergereihte Blastoderminseln inner-

halb des Strombettes des Gefäßes zutage treten. Der Charakter eines einheitlichen Hauptgefäßes bleibt daher bei dieser Anordnung trotz der Maschenbildung gewahrt. Ob auch hier eine Auflösung der Arterie angebahnt wird, ist schwer zu entscheiden, denn erstens kommen die gleichen Inselbildungen innerhalb eines Gefäßstammes auch bei der Verschmelzung der beiden Dottervenen vor (s. unten), die doch nicht ab- oder umgebaut werden, und zweitens bleiben solche Gefäße, so z. B. die beiden am Hinterrand der gefäßfreien Zone verlaufenden Gabeläste des Arterienstammes, trotz ihrer vorübergehenden Netzbildung im weiteren Verlauf der Entwicklung erhalten. Es ist also sehr wohl möglich, dass diese das Strombett unterbrechenden Inseln später wieder eliminiert werden. Möglich ist es aber auch, dass die Netzbildung wirklich zu einem Abbau alter und einem Aufbau neuer Bahnen führt. Ein solcher Vorgang läuft tatsächlich in früherer Entwicklungszeit an dem intraembryonalen Stamm der Dotterarterie ab, der dadurch aus seiner anfänglich nach unten und vorne gerichteten in eine nach hinten absteigende Lage gebracht wird. Dort konnte ich mit Hilfe von Rekonstruktionen aller einschlägigen Entwicklungsstadien den Prozess schrittweise verfolgen, wie ich an anderer Stelle dartun werde. Bei dem vorliegenden Objekt dürfte dies schon wegen der individuell schwankenden Arterienverästelung schwer durchzuführen sein. Ich muss daher die Bedeutung der innerhalb des Arterienstammes selbst auftretenden Netzbildung offen lassen.

Um das erste Auftreten der beschriebenen Veränderungen zu verfolgen, habe ich die Keimscheibe eines jüngeren Embryos mit 49—50 Rumpfsomiten, also 53—54 Urvirbeln und sechs Visceraltaschen, von denen die 1.—4. offen und die 5. im Durchbruch war, an einer Querschnittserie untersucht. Es ergab sich, dass hier bereits das linke Endstück der Ringarterie sich in das rechte Anfangsstück derselben breit eröffnet an einer Stelle, die noch vor der Anheftung des Darmstiels an den Dotter liegt. Von da ab verläuft das jetzt stark verengte linke Gefäß gegenüber dem rechten am linken Umfang des Darmstiels noch ein Stück hinten und aufwärts in der Richtung gegen den Nabel des Embryo zu, erreicht ihn aber nicht, sondern endet, indem es um den vorderen Umfang des Darmstiels nach rechts umbiegt, in dem rechtsseitigen Hauptgefäß. Noch weiter nach aufwärts lassen

sich nur mehr einige spärliche und fragliche Reste des linken Gefäßes verfolgen. Es bricht also das linke Gefäß in das nahe bei ihm gelegene rechte durch und bildet sich oberhalb der Einmündungsstelle zurück. So kommt eine einfache rechts und vorne am Darmstiel absteigende Arterie zustande, die sich in ihrem weiteren Verlauf in zwei Äste gabelt.

Die Ringarterie ist bei diesem jüngeren Embryo noch als kräftiges Gefäß ununterbrochen erhalten. Innen von ihr in der gefäßfreien Zone sind zwar schon Sprossen von ihr aufgetreten, aber in viel geringerer Ausdehnung als in der Altersstufe der Fig. 3. Die Vaskularisierung des gefäßfreien Feldes steht erst im Beginn. Trotzdem ist diese Zone schon stark eingeeengt, in querer Richtung sogar erheblich mehr als bei den Embryonen des Stadiums der Fig. 3 und 5. Man sieht daraus, dass die Einzelvorgänge der Umgestaltung bei den verschiedenen Individuen zeitlich sich verschieben.

Wenn wir die beschriebenen Vorgänge zusammenfassen, so haben wir gesehen, dass 1. durch Verschmelzung der beiden Endstücke der Dotterarterie ein einheitlicher, in einen rechten und linken Ast sich gabelnder Stamm des Gefäßes entsteht, und dass 2. gleichzeitig durch das Auftreten innerer Seitenäste des Arterienringes, die sich zu Netzen ausbilden, eine Vaskularisierung der gefäßfreien Zone und eine Auflösung des Ringgefäßes eingeleitet wird. Damit erscheint ein späterer Zustand (s. Stadium 4) angebahnt, in welchem die beiden Gabeläste der Arterie radiär nach vorn in das Blastoderm hineinziehende Seitenäste abgeben, welche die ehemals gefäßfreie Zone, soweit sie nicht seitlich an ihr vorbeiziehen, direkt durchlaufen. Es ist von Interesse, dass die Überleitung in diesen neuen Zustand nicht einfach dadurch geschieht, dass radiäre Seitenäste der Arterie direkt angelegt werden, um dann als kollaterale Bahnen sich mächtig auszubilden und so die Verödung des Ringgefäßes herbeizuführen, sondern dass der Vorgang durch die Einschaltung eines Gefäßnetzes kompliziert wird. Der Arterienring (ebenso wie der äussere Venenring) ist früher aus einem Netze aufgebaut worden, und er durchläuft bei seinem späteren Abbau wieder den nämlichen primitiven Zustand, aus welchem sich dann erst sekundär die neuen Bahnen herausdifferenzieren. Es findet also keine direkte Umgestaltung der einen Bahn in die andere statt, sondern Abbau

der alten und Neubau der jungen durch Zwischenschaltung eines indifferenten Netzes.

Der Sinus terminalis hat sich seit dem Stadium 2 nicht verändert. Die ihn fortsetzenden Dottervenen sind infolge der inzwischen erfolgten weiteren Ausbreitung des Blastoderms nach hinten erheblich länger geworden. Auch haben sie sich jetzt weitgehend miteinander vereinigt. Nur in der hinteren Hälfte der von der Randkerbe der Keimscheibe bis zur Anheftungsstelle des Nabelstrangs gelegenen Strecke sind sie noch durch ein schmales Blastodermseptum, das sich vorn in getrennte Inseln auflöst, voneinander geschieden. In den Nabelstrang eingetreten, steigt dann das hier anscheinend durchweg unpaare Gefäß schräg nach vorn empor gegen den hinteren Umfang des Darmstiels, wo es in Fig. 3 quer durchschnitten endet.

Das zwischen den beiden Ringgefäßen gelegene ausgedehnte Feld der Area vasculosa hatte bisher (Fig. 1 und 2) den primitiven Zustand eines gleichartig gefügten Netzes bewahrt. Wenn auch dessen Maschen in verschiedenen Abschnitten der Area eine sehr ungleiche Weite aufwiesen, ein Verhalten, das übrigens wohl von zufälligen Füllungszuständen mit beeinflusst wird, so waren doch nirgends bestimmte Hauptbahnen in ihm zu erkennen. Das Netz war ein durchaus indifferentes.

In seinen „Studien zur allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems“ betont Elze (1913), dass die Gefäßstämme der Anamnierembryonen im Gegensatz zu denen der Amnioten nicht aus einem Kapillarnetz hervorgehen, sich also nicht der neueren, besonders durch Evans vertretenen Auffassung der Gefäßentwicklung fügen. Den Grund für diese unvollkommenere Versorgung mit Blut erblickt Elze in dem weniger lebhaften Stoffwechsel dieser Embryonen, deren geringerer Sauerstoffbedarf auf anderen Wegen als durch das Blutgefäßsystem, so besonders durch direkte Aufnahme von der Haut aus, gedeckt werden kann.

Wie verhalten sich hierzu die Selachier? Der Bildungsmodus ihrer intraembryonalen Gefäße, speziell der ersten Venenstämme, wird an anderer Stelle von mir ausführlich dargelegt. Hier begnüge ich mich mit dem Hinweis, dass diese Gefäße, wie die vorgenommenen Rekonstruktionen lehren, zwar nicht als die völlig einheitlichen Stämme auftreten, als welche sie später vorliegen, sondern, dass ihre Anlagen anfänglich vielfach durch Lücken unterbrochen sind. Aber diese netzförmige Anordnung, wenn man sie so nennen will, tritt hier innerhalb einer bestimmten, von vornherein kenntlichen Bahn, eben derjenigen des Gefäßstammes, auf. Das ist ein ganz prinzipieller Unterschied gegenüber der Entwicklung von Gefäßstämmen durch Ausweitung einzelner Bahnen eines indifferenten Netzes, wie

es Evans für seine Objekte auf Grund von Injektionen vertritt. Im ersteren Fall ist das Primäre der Gefäßstamm, im letzteren das Kapillarnetz.

Anders wieder liegen die Dinge auf dem Dotter der Selachier. Elze weist selbst darauf hin, dass hier die Gefäße von vornherein in Form eines Netzes aufzutreten „scheinen“. Nach den mir vorliegenden Plattenmodellen von Torpedo kann ich, zum wenigsten für dieses Objekt, das primäre Auftreten eines Kapillarnetzes auf dem Dotter mit aller Bestimmtheit vertreten. Auch auf dem Dotter von Salamandra legt sich, wie Frl. Dr. Hartmann ebenfalls an Plattenmodellen festgestellt hat, ein gleichmässiges, ziemlich dichtes Netz primär an. Das lässt sich mit dem Gedankengang Elzes nicht wohl in Einklang bringen. Elze setzt sich auch mit den ihm offenbar unbequemen Dottergefäßen der Anamnier nicht weiter auseinander, wogegen nichts einzuwenden wäre, wenn er nicht andererseits bei den Sauropsiden sich gerade auf diese Gefäße stützen würde.

Wer das Dottergefäßsystem genetisch verständlich machen will, darf eben nicht nur dessen respiratorische Funktion in Betracht ziehen, wenn diese auch, wie man Elze zugeben wird, ein sehr gewichtiger Faktor ist. So wachsen beispielsweise bei den Selachiern gleichzeitig mit der Ausbreitung des Dottergefäßnetzes die äusseren Kiemen zu langen Fäden heran, einem gewiss wirksamen Respirationsorgan. Ob dieses für sich allein, d. h. ohne Mitwirkung des Dottergefäßnetzes, den Sauerstoffbedarf des Embryo decken kann, ist nicht bekannt, liesse sich aber experimentell wohl ermitteln. Jedenfalls muss für das primäre Auftreten des Kapillarnetzes auf dem Dotter vor allem der Umstand mit berücksichtigt werden, dass auf letzterem die Entstehung und Reifung der Blutzellen stattfindet. Die Blutinseln bilden sich ja, indem sie Ausläufer treiben, in ein Kapillarnetz um. Auf die Beziehungen der Dottergefäße alter Stadien zur Blutreifung gehe ich dabei gar nicht ein, ebensowenig auf die Möglichkeit einer direkten Aufnahme von Bestandteilen des Nahrungsdotters in den Kreislauf. Ich begnüge mich, auf den Zusammenhang zwischen der frühen Blutbildung und der Entwicklung des primären Kapillarnetzes auf den Dotter hinzuweisen. Dieser erklärt den merkwürdigen Unterschied, welcher in der Dottergefäßentwicklung zwischen Selachiern und Knochenfischen besteht, meines Erachtens in einfacher Weise. Bei den Teleostiern wird bekanntlich das Blut nicht auf dem Dotter gebildet, sondern innerhalb des Embryos, in dem dahin verlagerten blutbildenden Material, der sogen. intermediären Zellmasse. Infolgedessen fehlt hier auf dem Dotter das primäre Kapillarnetz der Selachier und Amphibien. Da aber das Gefäßnetz des Dotters offenbar noch für bestimmte andere Funktionen gebraucht wird, kommt es nachträglich, wenigstens bei einem Teil der Knochenfische, doch noch zur Ausbildung und zwar, weil auf dem Dotter das blut- und gefäßbildende Material fehlt, durch nachträgliches Einwachsen vom Embryo aus. Dass diese Funktion in der Tat, wie Elze annimmt, eine respiratorische ist, dafür scheint mir das Verhalten der pelagischen Knochenfischeier zu sprechen. Die meisten dieser Eier bilden überhaupt keine Gefäße auf dem Dotter aus (Wenckebach 1886). Dies erklärt sich ungezwungen durch die Annahme, dass hier verschiedene Fak-

toren, wie die meist geringe Grösse dieser Eier, ihre freischwimmende Lebensweise und die Durchlässigkeit der Eihülle sowie des Embryo selbst zusammenwirkend den unmittelbaren Gasaustausch zwischen den embryonalen Geweben und dem umgebenden Wasser in dem Maße begünstigen, dass ein besonderes respiratorisches Gefässnetz überflüssig wird. Auch eine Vergleichung der Dottergefäße der eierlegenden und der lebendig gebärenden Teleostier wäre von Interesse. Das letztere gilt auch für die Selachier, wobei diejenigen lebendig gebärenden Formen, deren Dottersäcke angeblich in innige Beziehungen zur Uteruswand treten, besonders zu berücksichtigen wären.

Diese Andeutungen, die sich leicht noch vermehren liessen, mögen zeigen, dass solche biologischen Fragen, wie die vorliegende, ziemlich kompliziert und bei den einzelnen Tierformen recht verschieden gelagert sind so dass sie nicht durch eine einzige Formel gelöst werden können. Hier bleibt der Forschung noch ein weites Feld. Dasselbe eröffnet zu haben, ist aber ein entschiedenes Verdienst von Elze.

Dieses primitive Verhalten hat sich nun inzwischen geändert. Wie Fig. 3 zeigt, sind jetzt kräftige, auf längere Strecken durchlaufende Seitenzweige des Arterienstammes und seiner beiden Gabeläste entstanden, die sich ihrerseits wieder verästeln, bevor sie im Kapillarnetz enden. Und dabei fällt es auf, dass diese Differenzierung bis jetzt ganz überwiegend in der hinteren Hälfte der Area vasculosa vor sich gegangen ist, während vorn noch das ursprüngliche Netz sich fast unverändert erhalten hat. Da nun diese zuerst sich ausbildenden Äste vom ungeteilten Stamm der Arterie und der hinteren Hälfte des Arterienbogens ausgehen, woselbst die Stromwiderstände geringer sind als in der das vordere Blastodermgebiet versorgenden vorderen Bogenhälfte, so kann man diese Art der Gefässentwicklung als einen Beleg für das erste der drei von Thoma (1893) aufgestellten „histomechanischen Prinzipien“ betrachten. Das Torpedoblastoderm erscheint für die Beweisführung Thomas günstiger als die von ihm selbst angezogene Area pellucida der Hühnerkeimscheibe, in welcher die postulierte Gefässerweiterung (als „vererbte Form“) schon vorhanden ist, bevor der Kreislauf einsetzt. Dies hat kürzlich Elze (1919) als einen Mangel in der Beweisführung Thomas beanstandet. Bei Torpedo dagegen ist der Kreislauf längst im Gange, wenn in dem indifferenten Gefässnetz die ersten Arterienäste sich ausbilden.

Stadium 4.

Von diesem Stadium stehen mir wiederum drei dem Uterus eines einzigen Muttertieres entnommene Eier zur Verfügung,

von welchen eines in Fig. 6 abgebildet ist. Von zwei Embryonen dieser Eier wurde die Länge auf 13 und 15 mm festgestellt. Ihre grösste Breite im Bereich der Brustflossen, welche für die Altersbestimmung dieser späteren Entwicklungsstufen von Torpedo vor allem Beachtung verdient, betrug knapp 2 mm. Die Mundöffnung ist noch deutlich in die Länge ausgezogen, die sechste Visceraltasche geöffnet. Von den sieben vorhandenen Visceralbögen tragen der zweite bis fünfte schon (keulenförmig angeschwollene) Kiemenfäden, deren längste $\frac{1}{2}$ mm messen, am sechsten Bogen ist deren Anlage noch eine knopfförmige. Die grössten Durchmesser der drei zum Teil in die Breite, zum Teil in die Länge verzerrten Keimscheiben betrugen 20:9, 20:10 und 17:12 mm, während im vorigen Stadium bei Fig. 3 die entsprechenden Maße 10:7 mm ergeben hatten. Etwa der sechste Teil des Dotters ist vom Blastoderm umwachsen.

Die Dotterarterie zeigt bei den drei Embryonen des Stadiums alle wünschenswerten Zwischenstufen von dem bisherigen zu ihrem definitiven Zustand. Im Blastoderm der Fig. 6 entsendet der das Dottercölom umfassende rechte Ast der Dotterarterie zwei starke nach vorn verlaufende Zweige, welche die bisherige gefässfreie Zone radiär durchsetzen und sie in drei Teile zerlegen. Auch vom linken Arterienast gehen solche Zweige nach vorn und verbinden sich dabei untereinander, so dass die ehemalige gefässfreie Zone auf dieser Seite sich nicht mehr mit Sicherheit identifizieren lässt. Die beiden Gabeläste der Dotterarterie setzen sich jetzt, ihre transversale Hauptrichtung beibehaltend, bis tief in das Blastoderm hinein fort¹⁾, wobei sie ausser den vorderen auch zahlreiche hintere Zweige für die kaudale Hälfte der Keimscheibe abgeben. In dieses Gebiet teilen sie sich mit Ästen, welche weiter proximal, sei es aus dem noch unpaaren oder schon zweigeteilten Stamm der Arterie, entspringen und das Dottercölom durchsetzend besonders die medianen Teile des hinteren Blastodermgebietes versorgen. Diese Gefässverteilung war schon im vorigen Stadium angelegt (vergl. Fig. 3). Der jetzt erzielte Fortschritt besteht darin, dass auch für die vordere Hälfte des Blastoderms, in welcher bisher das primitive Netz

¹⁾ Die Ausbildung dieser queren Hauptäste erfolgt in der gradlinigen Fortsetzung des zweigeteilten Stammes, entsteht also auch in der Richtung des geringsten Widerstandes.

erhalten war, kräftige Arterienzweige zur Ausbildung gekommen sind, und dass damit die Durchbrechung und Rückbildung des Arterienringes weiter gediehen ist.

Auf dem zweiten Ei unseres Stadiums ist von dem Ringgefäß nichts mehr erhalten, aber zwischen den Gabelästen des Arterienstammes erkennt man noch die frühere gefäßfreie Zone an ihrer schwächeren Vaskularisierung. In dem dritten Blastoderm des Stadiums ist auch dieser letzte Anklang an die frühere Gestaltung des Dotterarteriensystemes geschwunden. Die nach vorn gerichteten Äste der Arterien sind bei dieser am weitesten entwickelten Area vasculosa kräftiger geworden und kommen dem ursprünglichen queren Hauptast an Stärke gleich, so dass man diesen jetzt nicht mehr als den Stamm ansprechen darf.

Die Venen bieten im vorliegenden Stadium nichts Besonderes dar.

Stadium 5.

In diesem Stadium zeigt der Embryo infolge der Entwicklung seiner Brustflossen schon den Übergang zur Rochenform, einen Habitus, welcher an denjenigen von *Squatina* erinnert. Bei einer Länge von 2 Zentimetern misst er im Querdurchmesser der Brustflossengegend 7,5 mm. Die übrigen Altersmerkmale des Embryo, die quer geöffnete Mundspalte, die langen Kiemenfäden usw. sind aus den Figuren 7a und 7b ersichtlich. Das Ei ist jetzt fast zur Hälfte von Blastoderm umwachsen und verdankt dieser Hülle einen Halt, so dass es sich bei der Konservierung nicht mehr so stark abplattet wie die nackte Dotterkugel der vorausgegangenen Stadien.

Die Dotterarterie. Die nach vorn gerichteten Arterienäste (Fig. 7a) treten schon getrennt vom Nabelstrang aus auf den Dotter über. Ihre Verteilung daselbst, ebenso wie die der weiter hinten über den Boden des Dottercöloms austretenden Äste (Fig. 7b), ist im wesentlichen die gleiche wie im vorigen Stadium.

Die Dottervene ist bei allen drei Eiern dieses Stadiums in ihrem kaudalen, etwa die Hälfte betragenden, Abschnitt paarig, aber wie bisher nur durch ein ganz schmales Septum getrennt. Im Bereich der immer noch kenntlichen Randkerbe des Blastoderms (Fig. 7b) liegt der Dotter nicht mehr frei zutage, vielmehr ist das kleine, dreieckig ausgeschnittene Feld durch den etwas breiter gewordenen Randsaum gedeckt.

Die „Dottersacknaht“. Seit Balfours Monographie gilt es als ausgemacht, dass bei der Umwachsung des Selachier-
eies die beiden Seitenhälften des hinteren Blastodermrandes kaudal
von der Anheftungsstelle des Embryo, d. i. der hinteren Nabel-
wand, sich median vereinigen, wodurch erstens der Embryo von
seiner randständigen Lage aus in das Innere des Blastoderms
gelangt, und zweitens das Dotterloch verengt und schliesslich
geschlossen wird. Schon wegen der Schlussfolgerungen, welche
man in Hinsicht auf die Gastrulation aus diesem Umwachsungs-
modus gezogen hat, dürfte es der Mühe wert sein, zu unter-
suchen, ob und inwieweit eine solche „Dottersacknaht“
(H. Virchow) wirklich gebildet wird. Ist doch ein Nachweis
oder auch nur ein Wahrscheinlichkeitsbeweis für einen solchen
Vorgang bislang von niemanden erbracht worden.

Bei Embryonen vom Stadium der Fig. 2 und solchen, die
zwischen Fig. 2 und Fig. 3 liegen und bis zu 46 Urwirbel besitzen,
fand ich an der noch kurzen Dottersacknaht ein Merkmal, welches
unsere Frage präzise zu beantworten gestattet. Hier sieht man näm-
lich auf Querschnitten durch den über die hintere Nabelwand hinaus-
ragenden Blastodermstreifen an der Stelle medianen „Naht“ eine
den Darmstiel des Embryo nach hinten fortsetzende Leiste, welche
den bei der Abschnürung des Embryo vom Dotter auf diesem
zurückgebliebenen ventralen Rest des Darms darstellt. Stellen-
weise hat dieser „Darmrest“, wie ich ihn nennen will, noch die
Form einer offenen Falte bewahrt, deren Lumen der Darmlichtung
entspricht. Nach hinten zu wird die Leiste niedriger, um bei
den einzelnen Embryonen nach kürzerem oder längerem Verlauf
zu verstreichen. Bei einem Embryo von 46 Urwirbeln konnte
ich den Darmrest bis zur Randkerbe verfolgen, also über die
ganze Länge der sogenannten „Dotternaht“, die sich hier über
eine Ausdehnung von acht Urwirbeln des darüber gelegenen ab-
geschnürten Embryonalleibes erstreckt. An der Randkerbe stellt
sich der Übergang zum freien hinteren Blastodermrand in der
Weise her, dass sich vom Boden der Falte aus Dotter in diese
einschiebt und sie an ihrer Spitze spaltet. Von da ab trennen sich
dann die beiden Hälften des Blastoderms und weichen, durch den sich
verbreiternden Dotter der Randkerbe geschieden, seitlich ausein-
ander. Die beiderseits vom Darmrest verlaufenden Dottervenen
biegen an dieser Stelle dem Rande folgend in den Terminalsinus um.

Es folgt hieraus, dass bis zu dem beschriebenen Stadium von einer nahtförmigen Vereinigung der beiden Hälften des hinteren Keimscheibenrandes keine Rede sein kann. Es liegt hier in Wirklichkeit, wie der Darmrest beweist, ein früher mit dem Embryo verbundener, also ungeteilter Blastodermabschnitt vor. Eine Dotternäht wird allenfalls vorgetäuscht dadurch, dass die beiden Dottervenen auf der fraglichen Strecke zumeist paarig neben der Mittellinie verlaufen, soweit sie sich noch nicht über den Darmrest hinweg streckenweise miteinander vereinigt haben.

Um Missdeutungen vorzubeugen, sei darauf hingewiesen, dass die Ausdehnung des jeweils vorhandenen Darmrestes keinen Rückschluss auf die Länge des vom Dotter abgeschnürten Embryonalstückes gestattet. Die Abtrennung des Embryo vom Dotter erfolgt, wie ich hier einschalte, im wesentlichen durch eine kaudale Verschiebung der vorderen Nabelwand, während die hintere ihr gegenüber nur wenig nach vorne rückt. Dieses Verhalten habe ich, weil es für das Verständnis der Venenentwicklung von grundlegender Bedeutung ist, eingehend verfolgt und dabei durch Urwirbelbestimmungen die Lageverschiebung der fraglichen Punkte festgestellt. Indem ich bezüglich aller Einzelheiten auf meine ausführliche Gefässarbeit verweise, begnüge ich mich hier mit der einfachen Feststellung der Tatsache, gegenüber der mir unverständlichen gegenteiligen Angabe von Rabl (1892), nach welcher der „Dotterstiel sich allmählich von hinten nach vorne zusammenziehen“ soll. Wenn nun trotz der geringfügigen kaudalen Abschnürung des Embryo ein ziemlich langer Darmrest später auf dem Dotter gefunden werden kann, so erklärt sich das einfach durch ein nach der Abtrennung des Embryo eingetretenes kaudales Auswachsen des hinteren Blastodermrandes. Dadurch wird der Darmrest nachträglich in die Länge gezogen, was übrigens auch darin zutage tritt, dass er nach hinten niedriger wird und bei einem Teil der Embryonen unmerklich verstreicht.

Bei Embryonen mit mehr als 46 Urwirbeln liess sich die Annahme der Dottersacknaht zwar nicht mehr mit Hilfe des Darmrestes strikte widerlegen, aber trotzdem ist man berechtigt, dieselbe auch für die vorliegende spätere Entwicklungszeit abzuweisen. Ausschlaggebend erscheint mir in dieser Hinsicht die Tatsache, dass an dem gefässfreien Randsaum des Blastoderms,

an welchem die Verschmelzung der beiden Keimscheibenhälften vor sich gehen müsste, niemals die Spuren eines solchen Vorgangs wahrzunehmen sind. Dieser Saum, er mag wie in Fig. 7b sich auf die Randkerbe beschränken oder wie in Fig. 3 zwischen die paarigen Endabschnitte der (nach hinten ausgewachsenen) Dottervene ein Stück weit eingeschoben sein, ist stets durchaus einheitlich. Niemals ist er durch einen Längsspalt oder eine Nahtlinie auch nur auf eine ganz kurze Strecke geteilt, was doch der Fall sein müsste, wenn die beiden Hälften des hinteren Blastodermrandes miteinander median verwachsen würden. Wie wir sehen werden, kommt eine nahtartige Vereinigung der Blastodermränder ganz zuletzt beim Verschluss des schon engen Dotterloches in der Tat zustande, aber dann tritt die von mir postulierte Nahtlinie auch in aller Deutlichkeit zutage.

So ist man zu der Annahme berechtigt, dass die Umwachsung des Torpedodotters auch in den vorliegenden späteren Stadien ebensowenig wie in den jüngsten mit einer medianen Vereinigung der beiden Hälften des hinteren Blastodermrandes unter Bildung einer „Dottersacknaht“ vor sich geht. Es vollzieht sich vielmehr die Ausbreitung der hinteren Blastodermhälfte über den Dotter in der gleichen Weise wie die der vorderen, nämlich durch einfaches Auswachsen derselben. Die Dottervenen wachsen dabei in die Länge auf Kosten ihres eigenen Materials, nicht dadurch, dass sie die angrenzenden Teile des Randsinus sich sukzessive einverleiben, was ich noch in meiner Darstellung des Gegenstandes im Hertwigischen Handbuch (Bd. I, S. 1118) im Anschluss an die allgemeine Annahme einer schon während der Umwachsung des Eies stattfindenden Dottersacknahtbildung vertreten habe.

Wenn mit der „Dottersacknaht“ auch der lineare „Blastoporuschluss“ für die vorliegende Entwicklungszeit bei Torpedo und sehr wahrscheinlich auch bei den Squaliden (s. unten) hin-fällig wird, so braucht deshalb die Deutung des Umwachsungsrandes der Selachier als eines modifizierten Urmundrandes nicht aufgegeben zu werden. Gerade die langsam sich ausbreitende Keimscheibe von Torpedo zeigt in jungen Stadien am grösseren Teil ihres Randes Merkmale, die nur im Sinne eines Blastoporusrandes gedeutet werden können.

Stadium 6.

Der Embryo hat jetzt (Fig. 8 a und b) durch die Ausbreitung seiner Brustflossen die Rochenform erreicht und misst im grössten Querdurchmesser 11 mm. Das Blastoderm hat ungefähr zwei Drittel des Eies umwachsen und zwar auf der vorderen Hälfte der Dotterkugel ein grösseres Gebiet als auf der hinteren, wie ein Vergleich der Fig. 8 a mit Fig. 8 b lehrt.

Die Arterie, welche in ihre zwei Hauptäste gegabelt den Nabelstrang verlässt, zeigt bei dem abgebildeten Objekt in der Art ihrer Aufteilung eine auffallende Ähnlichkeit mit den viel jüngeren Keimhäuten der Fig. 3 und 6 insofern, als man in dem vor dem Nabelfeld des Dotters gelegenen Gefässbezirk noch ausgedehnte Reste des Arterienringes und ein von ihm umschlossenes fein vaskularisiertes „gefässfreies Feld“ erkennt.

Der Blastodermrand mit der Ringvene umspannt nun, nachdem er den Äquator der Dotterkugel überschritten hat, einen Eiabschnitt von geringerem Durchmesser als zuvor. Als Folge davon bemerkt man eine Zusammenschiebung desselben, die sich besonders deutlich an der Randkerbe in einer Faltung der Ringvene ausprägt. Es ist sehr charakteristisch, wie zu dieser Stelle hin die in die Vene mündenden Gefässäste sich ebenfalls zusammendrängen. Die von dem Faltenkranz umgebene Bucht des Randes, die ausgedehnter ist wie die bisherige Randkerbe, wird vom Blastodermsaum überzogen, der aber auch jetzt noch keine Spur einer Naht aufweist. Die Bucht lässt sich schon jetzt mit dem vorderen Endstück des späteren Dotterverschlussfeldes (siehe Stadium 7) identifizieren. Der übrige Blastodermrand zeigt ebenfalls, besonders hinten (Fig. 8 b), Falten, die aber viel flacher sind als an der Randkerbe.

Stadium 7.

Das Entwicklungsstadium, bis zu welchem ich meine Untersuchung ausdehnen konnte, ist in Fig. 9 a u. b abgebildet. Die Länge des Embryo beträgt 4 cm, seine grösste Breite 2 cm. Der infolge von Resorption schon merklich kleiner gewordene Dotter ist von der Keimhaut bis auf ein kleines Dotterloch umwachsen.

Fig. 9 a zeigt in der Ansicht von vorn das früher beschriebene Verhalten der Dotterarterie, Figur 9 b in der Ansicht von hinten und unten die Dottervene, die am vorliegenden Objekt

durchweg, d. h. bis zu der auch jetzt noch kenntlichen Randkerbe, unpaar geworden ist, während sie bei einem anderen gleichaltrigen Ei in ihrem kaudalen Drittel sich noch paarig erhalten hat. An der Randkerbe der Fig. 9b setzt sich die Dottervene in den stark verengten und gefalteten Randsinus fort, dessen Form bei den drei untersuchten Geschwistereiern des Stadiums eine wechselnde ist. Ausser durch die Faltung zeigt sich der Effekt der konzentrischen Zusammenziehung des Randsinus auch in der dichten Zusammenschiebung der in ihn mündenden Gefäßäste.

Das von der Randvene umschlossene zackige Feld entspricht nicht, wie man bei flüchtiger Betrachtung glauben könnte, dem Dotterloch, denn es ist, abgesehen von einer kleinen Stelle, durch Keimhaut gedeckt: ich bezeichne es als „Verschlussfeld“. Das Blastoderm des Verschlussfeldes lässt in Fig. 9b keine Gefässe erkennen und sticht dadurch scharf von der übrigen Keimhaut ab. In seinem kaudalen verschmälerten Endzipfel findet sich eine kleine, knapp 2 mm lange elliptische Öffnung, in welcher der Dotter frei, d. h. nicht von Keimhaut überzogen, zutage liegt. Dies ist das Dotterloch. Ein zweites nicht abgebildetes Ei bietet die gleichen Verhältnisse des Oberflächenbildes, nur mit dem Unterschied, dass das Verschlussfeld erheblich enger und von regelmässigerer, elliptischer Form ist, dass das Dotterloch nur wenig hinter seiner Mitte liegt und an jeder Randvene eine Unterbrechung wahrnehmbar ist.

Das Verschlussfeld mit dem Dotterloch entspricht nicht dem der Insertionsstelle des Nabelstrangs gegenüberliegenden Punkt des Eies, also, wenn man für das etwas deformierte Ei die Kugelgestalt zugrunde legt, nicht dem unteren Eipol, sondern einer Stelle, die nach hinten und oben von diesem zu suchen ist, die somit der hinteren Eihälfte angehört. Es hat daher bei der Umwachsung des Dotters der vordere Rand des Blastoderms einen weiteren Weg zurückgelegt als der hintere. Der Unterschied war schon in früheren Stadien bemerkbar, scheint aber besonders in der späteren Umwachsungszeit sich geltend gemacht zu haben, denn seit dem Stadium der Fig. 8 hat die Länge der Dottervene nicht oder zum mindesten nicht erheblich zugenommen, im Gegensatz zu der von den Arterienästen durchsetzten vorderen Blastodermhälfte, welche an der inzwischen vollzogenen Umwachsung des unteren Eidrittels den ganz überwiegenden Anteil hat.

Um über die Art des Dotterlochverschlusses Aufklärung zu erhalten, habe ich von einem dritten Ei unseres Stadiums den betreffenden Blastodermabschnitt auf Serienschnitten untersucht. Fig. 10 gibt bei stärkerer Vergrößerung das Oberflächenrelief dieser Gegend wieder. Im oberen Teil der Abbildung erkennt man die Endstücke der beiden Dottervenen, die hier nicht vereinigt sind. Sie halten die Hauptrichtung der in Fig. 9b dargestellten Gesamtvene inne und verlaufen im allgemeinen parallel, abgesehen von einer Ausbiegung des linken, erheblich stärkeren Gefäßes. Etwas oberhalb der Fig. 10 war eine ähnliche Biegung des rechten Gefäßes vorhanden. Diese leichte Faltung der Vene scheint darauf hinzudeuten, dass infolge der beginnenden Einschrumpfung des Dottersackes die beiden Endpunkte der Gefäße sich nicht ihrem Längenwachstum entsprechend voneinander entfernt, also sich relativ einander etwas genähert haben.

Zwischen den beiden Venen liegt ein mit schwachen Gefäßen versehener Streif, der sich auf den Schnitten nicht wesentlich vom übrigen Blastoderm unterscheidet und insbesondere kein Merkmal zeigt, das auf eine abgelaufene Nahtverschmelzung am hinteren Blastodermrand hinweist. Wenn sich die Randkerbe, deren Lage hier übrigens nicht mehr festzustellen ist, seit dem vorigen Stadium überhaupt gegen den unteren Eipol weiter verschoben hat, so ist dies somit wie bisher durch einfaches kaudales Auswachsen vor sich gegangen.

Gehen wir nun in der Fig. 10 weiter abwärts gegen das Dotterloch und dessen Umgebung zu. Hier fällt am linken Rand des Verschlussfeldes zunächst wieder ein stark gewundener Randsinus, die Fortsetzung der linken Dottervene, in die Augen. Nach unten nähert sich das Gefäß dem Dotterloch und verläuft, schwach und undeutlich geworden, in geringer Entfernung von dessen linkem Rande, eine zackige Linie bildend, weiter. Auf Schnitten lässt sich das Gefäß hier durchlaufend verfolgen. Die rechte engere Dottervene setzt sich gleichfalls in einen wellig verlaufenden Abschnitt des Randsinus fort, der, im Oberflächenbild undeutlich und mehrfach unterbrochen, rechts vom Dotterloch nach abwärts zieht. Auch dieses Gefäß lässt sich auf den Schnitten kontinuierlich bis zum unteren Ende des Verschlussfeldes verfolgen. Das Verhalten der Ringvene stimmt also mit demjenigen

der beiden übrigen Eier des Stadiums (vergl. Fig. 9b) überein, abgesehen von ihren, im Oberflächenbild undeutlichen, stark verengten Abschnitten, die auf eine im Gang befindliche Rückbildung hindeuten.

Innen vom Venenring sind nur im oberen linken Abschnitt des Verschlussfeldes eingedrungene Gefässzüge bei der Oberflächenbetrachtung sichtbar. Der übrige Teil des Feldes, welcher die unmittelbare Umgebung des Dotterloches bildet, zeigt im Gegensatz hierzu sowie zum gesamten übrigen Blastoderm eine glatte, anscheinend gefässlose Beschaffenheit. Die aufgeworfenen Ränder des Dotterlochs rufen, wie H. Virchow (für Scyllium) ganz treffend bemerkt, den Eindruck einer im Verschluss begriffenen Narbe hervor. Peripher werden die narbigen Ränder von der rudimentären Ringvene umsäumt.

Weiter nach abwärts gegen den unteren Eipol zu vereinigen sich diese Ränder zu einem Streifen, der sich auf eine Strecke von 4—5 mm in das Innere des Blastoderms hinein verfolgen lässt. Hier ist der narbige Verschluss abgelaufen, eine echte, unzweifelhafte Dottersacknaht gebildet worden. An den Nahtstreifen treten von beiden Seiten her dünne Stränge, anscheinend feinere Dottergefässe, im spitzen Winkel heran.

Welchen Bau lassen nun diese Narbenränder auf Schnitten erkennen und welche Vorstellung muss man sich auf Grund ihrer Struktur von dem Dotterlochverschluss machen?

Beginnen wir mit dem Dotterpfropf. Ich hatte erwartet, in ihm einen frei zutage liegenden Nahrungsdotter auf den Schnitten anzutreffen. Dies ist aber nicht der Fall. Der Dotter ist vielmehr innerhalb des Dotterloches von einer homogenen Plasmaschicht überzogen, einer Substanz, wie sie sonst an der Dotteroberfläche nur in der Umgebung der Merocytenkerne sich findet. Auf dem Dotterpfropf bildet sie eine zusammenhängende Schicht, die aber auffallender Weise von solchen Kernen völlig frei ist. Am Rand des Dotterlochs erfährt diese Schicht eine bedeutende Verdickung, und reicht, noch weiter peripher, als eine mächtige Platte bis zur Randvene. Hierbei wird sie gegen die Peripherie zu von Merocytenkernen bevölkert, die nach ihrer Verteilung zu schliessen, ihren Ausgang von dem mächtigen, unter der Randvene gelegenen Kernlager nehmen („Randsyncytium“ H. Virchow). Gegen die Oberfläche schliesst sich an die Plasma-

platte die tiefste Schicht der Keimhaut, das Dotterentoderm, an. Dieses besteht aus ziemlich grossen, hellen Zellen, die unter dem Randgefäss, also direkt über dem Randring der Merocytenkerne, in viel stärkerer Anhäufung auftreten als weiter peripher im gewöhnlichen Blastoderm und ersichtlich von dem Kernlager reichlichen Zuwachs, wenn nicht überhaupt ihre gesamte Entstehung nehmen. Man erblickt in Menge Bilder, welche das Vorsprossen und die Abschnürung der hellen, kleinkernigen Zellen von der oberen Fläche der Merocyten und den Anschluss derselben an die darüberliegende epithelial geordnete Entodermischiicht demonstrieren.

Das auf diese Weise wuchernde Entoderm¹⁾ fliesst nun nach innen zu in das Narbenfeld ab, woselbst die Plasmaplatte von einer dicken mehrschichtigen Entodermislage überdeckt wird. Peripher ist diese Schicht mit ihrer merocytenhaltigen Unterlage noch verbunden, aber nach innen, in der Richtung gegen das Dotterloch zu, wo diese Elemente fehlen, liegt sie der Plasmaunterlage frei auf, und erscheint besonders noch weiter gegen das Loch zu von ihr durch einen Spaltraum abgehoben. Sie wird hier ersichtlich frei über den Dotter zur Einengung des Loches vorgeschoben. Das Entoderm ist von einer dünnen Gefässschicht und diese wieder von dem feinen Ektoderm überzogen, während das Mesoderm, das über dem Randgefäss noch als dünnes Doppelblatt unterschieden werden kann, hier nicht mehr deutlich ist, sondern sich in der Gefässplatte verliert. Auf den eigenartigen Inhalt der Gefässe der Region soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden.

Diese Strukturverhältnisse zeigen, dass der Verschluss des Dotterloches sich in folgender Weise vollzieht. Einmal lagert sich eine Plasmaschicht über den Dotterpfropf, die sich vermutlich von dem in der Umgebung des Randsinus befindlichen Merocytenlager über ihn vorschiebt und jedenfalls von hier aus — ganz allmählich und langsam — sich mit Merocytenkernen erfüllt. Zweitens rückt das über dem Merocytenlager des Keimhautrandes befindliche und von ihm durch Sprossung und Abschnürung von Zellen gespeiste und verstärkte Dotterentoderm ebenfalls zentralwärts vor, indem es eine dünne Gefässschicht und

¹⁾ H. Virchow (97a) lässt bei *Scyllium* die Verdickung an den Rändern des Dottersackspalts ausser durch das „Syncytium“ noch durch das Ektoderm bedingt sein. Das trifft für *Torpedo* nicht zu. Hier ist das Ektoderm ganz dünn und nur das Entoderm verdickt.

das feine Dotterektoderm mit sich nimmt. Diese verdickte Entodermschicht schiebt sich zunächst frei über die kernlose Plasmaschicht vor, verbindet sich aber später ganz allmählich mit ihr nach dem jeweiligen Erscheinen der Merocyten in derselben, womit dann der Überzug des Dotters die Beschaffenheit des übrigen Blastoderms erlangt hat.

Dass die Vereinigung der vorwachsenden Ränder linear erfolgt, lässt sich schon aus der elliptischen Form des Dotterlochs im vorliegenden Stadium entnehmen. Bewiesen wird der Vorgang dadurch, dass das die Öffnung umgebende Narbenfeld sich nach unten, d. h. in der Richtung gegen den unteren Eipol zu, tatsächlich in einen Nahtstreifen fortsetzt. Auf Schnitten zeigt der Streifen allerdings keine Nahtstruktur, kein Septum oder eine entsprechende Bildung, was darauf hinweist, dass die jeweils zusammentreffenden Abschnitte der beiden Ränder sofort miteinander verschmelzen. Dass aber der Streifen wirklich der Ausdruck einer vollzogenen linearen Vereinigung des sich nach oben anschliessenden, klaffenden Teiles des Narbenfeldes ist, wird dadurch bewiesen, dass er auf den Schnitten genau die gleiche Struktur hat wie dieser und an seinen beiden Seitenrändern von der Fortsetzung der in den Dotter versenkten Ringvene begrenzt wird. Wenn man ihn auf der Schnittserie verfolgt, kann man sogar erkennen, in welcher Richtung der Verschluss erfolgt ist. Es ist dies gegen das Dotterloch zu geschehen. In der Nähe des letzteren werden die beiden Gefässe noch durch eine breite kernlose Plasmaschicht getrennt, auf der das vorgewachsene Blastoderm mit seinem dicken geschichteten Entoderm aufliegt. Gegen den unteren Eipol zu verschmälert sich diese jugendliche Verbindungszone schrittweise, indem die älteren Randstrukturen gegen die Mitte vorrücken: zuerst die Merocyten in der Plasmaschicht nebst dem organisch mit dieser Dotterunterlage verbundenen, weniger geschichteten Entoderm und zuletzt die Randvene selbst, wie immer auf der jeweilig stärksten Anhäufung von Merocyten aufliegend. Die beiden Venen werden dabei stetig unansehnlicher, lassen sich aber bis zum Ende des Nahtstreifens durch den zwischen ihnen in der Tiefe gelegenen Plasmarest, der sich von allen Strukturen der Naht am längsten erhält, von den übrigen Gefässen der Umgebung leicht herausfinden. Erst mit dem Schwund der Plasmaschicht am Ende des Nahtstreifens hört jede

Unterscheidungsmöglichkeit desselben von dem übrigen Blastoderm auf.

Der Umwachsungsvorgang des Dotters durch das Blastoderm stellt sich somit in seiner Gesamtheit folgendermassen dar. Der weitaus grössere Teil der Dotterkugel wird durch einfaches Herabwachsen der Keimbaut von ihr umschlossen. Die von den Autoren angenommene nahtförmige Vereinigung der beiden Hälften des Hinterrandes unter Einbeziehung des Randsinus in das hintere bzw. untere Ende der Dottervene findet dabei nicht statt, sondern die letztere wird einfach durch Eigenwachstum, zusammen mit dem Blastoderm, verlängert (s. Kap. 5 und 6). Dabei schreitet die nur von den Arterienästen erfüllte vordere Hälfte der Keimbaut im Wachstum der hinteren, besonders in späterer Entwicklungszeit, voran, infolgedessen das Dotterloch nicht an den unteren Eipol, sondern nach hinten und oben von ihm auf die hintere Eihälfte zu liegen kommt. Erst wenn die Eikugel bis auf ein Dotterloch von mässigem Umfang umwachsen ist, erfolgt der Verschluss der letzteren linear durch eine Bildung, für die man den Namen „Dottersacknaht“ schon mit Rücksicht auf einen an der Oberfläche sichtbaren Nahtstreifen beibehalten kann, obwohl es sich strukturell um eine sofortige totale Verschmelzung der Blastodermränder, nicht um eine Nahtverbindung derselben im eigentlichen Sinne des Wortes handelt. Diese „Naht“ kommt durch Vereinigung der linken und rechten Hälfte des auf die untere Eihälfte vorgewachsenen ehemaligen Vorderrandes der Keimbaut zustande, welche vermutlich in Form von zwei Vorbuchtungen oder Lappen vorwachsen und sich dann linear aneinanderlegen in der Richtung vom unteren zum oberen Eipol, also gegen den hinteren Blastodermrand zu. Dieses Auswachsen wird noch nachträglich demonstriert durch die stark spitzwinklige Richtung der Gefäße gegen die Nahtlinie. Hierbei wächst wahrscheinlich die linke Hälfte etwas stärker aus als die rechte, weil die Nahtlinie mitsamt dem Dotterloch von der Richtung der Dottervene nach rechts abgelenkt ist (Fig. 10), eine Verschiebung, die auch am Dotterloch der Fig. 9b und noch deutlicher am dritten Ei des gleichen Stadiums zutage tritt.

Die Länge des linearen Dotterlochschlusses beläuft sich an dem Ei der Fig. 10, an welchem ich die Verhältnisse genauer

untersucht habe, auf 7 mm, wovon 5 mm auf die fertige Naht und 2 mm auf das noch offene Loch gerechnet sind.

Zum Schluss soll das Schicksal des Randsinus erörtert werden, die Frage, ob und inwieweit er beim Dotterlochschluss der Dottervene einverleibt wird. Dass das letztere Gefäss bei der Ausbreitung des hinteren Blastodermrandes nur durch Eigenwachstum sich verlängert, wurde S. 224 und 225 bis zum Stadium der Fig. 9 b dargelegt. Von da bis zum vorliegenden Stadium der Fig. 10 hat sich an diesem Verhalten nichts geändert, denn wie die letztere Abbildung und die Schnitte durch ihr Blastoderm lehren, ist von einer Dottersacknaht zwischen den hinteren Enden der beiden Dottervenen auch jetzt nichts zu sehen (S. 227). Der an die Venen sich anschliessende Teil des Randsinus hat sich stark gefaltet, was auf einen konzentrischen Verschluss des zugehörigen Abschnittes des Dotterloches hinweist, also ebenfalls gegen eine Nahtbildung spricht. Dass dieser gefaltete Abschnitt des Sinus als kaudales Endstück der Dottervene erhalten bleibt, ist sehr wohl möglich. Für das Ei der Fig. 10 kommt hierfür aber wohl nur die linke, kräftig ausgebildete Hälfte in Betracht, während die rechte Hälfte des Ringes schon jetzt dafür vermutlich zu stark rückgebildet erscheint. An dem Ei der Fig. 9 b sind allerdings beide Hälften des Sinus gleichstark, aber der Vorgang ist hier noch im Rückstand, wie die grössere Ausdehnung des Verschlussfeldes lehrt. Immerhin ist damit zu rechnen, dass möglicherweise wenigstens bei einem Teil der Eier beide Hälften des an die Dottervenen anschliessenden Ringsinus in dieses Gefäss schliesslich noch einbezogen werden. Im Bereich der Dottersacknaht hingegen ist der Ringsinus noch stärker rückgebildet und zwar umsomehr, je älter die betreffende Nahtstelle ist, so dass hier die Persistenz desselben als bleibender Bestandteil der Dottervene noch weniger wahrscheinlich ist, wenn ich sie auch nicht strikte in Abrede stellen kann. Ich muss also, um zusammenzufassen, auf Grund des mir zur Verfügung stehenden Materials es als möglich, wenn auch nicht als sicher annehmen, dass beim Dotterlochschluss an die Dottervene ein unpaares oder paariges Endstück, sei es aus dem ganzen verengten Randsinus oder nur einem Teil desselben, angebaut wird, während der weitaus längere proximale Abschnitt der Vene durch ein mit der Ausbreitung des hinteren Blastodermrandes einhergehendes Längenwachstum der

ursprünglichen, durch Abtrennung vom Embryo entstandenen Anlage des Gefäßes sich ausbildet.

IV. Vergleichendes.

1. Die Squaliden.

Es wurden von mir schon im Hertwigschen Handbuch (Bd. I, S. 1122) die Squaliden *Pristiurus* und *Scyllium* mit *Torpedo* in Hinsicht auf die Entwicklung der Dottergefäße und die Umwachsung des Eies verglichen. Auf Grund der vorstehenden Beschreibung der Vorgänge bei *Torpedo* kann ich diesen Gegenstand jetzt eingehender und, wie ich hoffe, in leichter verständlicher Form behandeln als damals. Als hauptsächliches Vergleichsobjekt wähle ich wie dort *Scyllium stellare* als den einzigen Squaliden, dessen Dottergefäßentwicklung mit Hilfe einer Serie naturgetreuer Abbildungen bisher anschaulich dargestellt worden ist. Da ich auf diese Arbeit, die wir Hochstetter verdanken, im folgenden stetig Bezug nehmen muss, empfehle ich, bei der Lektüre dieses Kapitels dieselbe zur Hand zu nehmen und ihre Figuren neben die meinen zu halten.

Mein Ausgangsstadium mit dem rein venösen Dottergefäßsystem (s. Fig. 1 von *Torpedo*) kann hier übergangen werden, weil nichts darüber bekannt ist, ob auch bei den Squaliden die Dotterarterie in Form von zwei zum Sinus venosus des Herzens verlaufenden Venen, den „vorderen Dottervenen“, angelegt wird. Dass aber in einem so grundlegenden Entwicklungsvorgang Übereinstimmung zwischen den zwei Unterordnungen der Selachier sich künftig herausstellen wird, ist nicht zu bezweifeln.

Eine Vergleichung ist erst möglich von dem Zeitpunkt an, in welchem die Dotterarterie als vorhanden angegeben wird (Fig. 1 von *Scyll. st.* nach Hochstetter). Hier tritt uns gleich von vornherein die entscheidende Tatsache vor Augen, dass der anscheinend so tiefgreifende Unterschied in der Dottergefäßbildung bei beiden Unterordnungen der Selachier nur dadurch bedingt ist, dass infolge der viel schnelleren Umwachsung des Squalideneies die gefäßfreie Zone desselben der Gefäßzone in ihrer räumlichen Ausbreitung erheblich voraneilt, weil das am Rand gelegene gefäßbildende Material frühzeitig auf einen im Verhältnis zu seiner Masse zu grossen Umfang verteilt wird. Infolgedessen müssen hier zwei zeitlich getrennte Umwachsungs-

vorgänge unterschieden werden: Bei den Squaliden wird zuerst der Dotter durch die bis auf eine schmale Randzone gefässfreie Keimhaut umscheidet und erst viel später wird seine Umwachsung durch die Gefäßschicht vollendet, während bei *Torpedo* die sämtlichen Schichten des Blastoderms sich gleichzeitig und langsam über den Dotter ausbreiten. Dadurch erscheint der Vorgang bei dem letzteren Objekt wesentlich vereinfacht. Ob bei den Squaliden auch die Ausbreitung des Mesoderms mit derjenigen der Gefäßschicht gleichen Schritt hält, ist nicht festgestellt, darf aber auf Grund unserer Kenntnisse der Dottergefässentwicklung von *Torpedo* als sehr wahrscheinlich angenommen werden. Dass ferner bei *Pristiurus* die Umkleidung des Eies durch die Keimhaut langsamer erfolgt als bei *Scyllium*, ist bekannt. Doch ist der Unterschied geringfügig gegenüber der einen ganz anderen Umwachsungstypus bedingenden Verzögerung des Vorgangs bei *Torpedo*.

Wir gehen nun auf die Einzelheiten ein und vergleichen zunächst das Stadium der Fig. 1 von Hochstetter, in welchem die Dotterarterie bereits angelegt ist, mit einer entsprechenden Altersstufe von *Torpedo*. Da der *Scyllium*embryo dieser Figur 34 Urwirbel besitzt, steht er dem Alter nach zwischen den *Torpedo*-embryonen meiner Fig. 1 und 2 mit 32 und 38 Urwirbeln. Der Unterschied in der Ausdehnung des Blastoderms ist ein grosser und springt besonders in die Augen, wenn man das Übersichtsbild meiner Fig. 4 zum Vergleich heranzieht. Es ergibt sich, dass die etwas jüngere Keimscheibe von *Scyllium* sich zu dieser Zeit schon mächtig ausgebreitet hat und zwar allein auf Rechnung des bei *Torpedo* kleinen zentral gelegenen gefässfreien Feldes. Die Gefässzone, welche dieses Feld ringförmig umschliesst, ist reduziert, zunächst am hinteren Umfang des Blastoderms auf einen schmalen sichelförmigen Streifen, der beiderseits vom Embryo liegt. Der konkave Vorderrand des Streifens wird „von einem Blutgefäss eingenommen, in welchem wir“, nach Hochstetter, „die Anlage der Dottersackarterie erkennen“, das aber, wie ich hinzufügen möchte, in dieser Zeit vielleicht noch als vordere Dottervene anzusprechen ist. Im Sichelfeld selbst „sind deutlich eine grössere Anzahl von Blutinseln wahrzunehmen“. An seinem konvexen Hinterrand ist weder jetzt noch in den folgenden Stadien eine dem Randsinus entsprechende Vene im Flächenbild sichtbar, doch ist das Mündungsstück einer hinteren

Dottervene in die Subintestinalis angelegt. Am seitlichen und vorderen Umfang der Keimscheibe wird die Gefäßzone nur durch einen ganz schmalen Blastodermring gebildet, der im Oberflächenbild noch keine Gefäße, aber nach den Beobachtungen von H. Virchow (95) schon bei erheblich jüngeren *Pristiurus*-embryonen peripheres Mesoderm und Blutinseln (letztere schon bei Embryonen von 10 Urvirbeln) enthält.

Es geht hieraus hervor, dass schon in diesem frühen Umwachsungsstadium die Gefäßzone von *Scyllium* erstens in ihrer räumlichen Ausdehnung gegenüber derjenigen von *Torpedo*, wenn auch nicht absolut, so doch relativ, d. h. im Vergleich zum gefäßfreien Feld, bedeutend im Rückstand ist. Das topographische Verhältnis der beiden Zonen zueinander steht bei diesen *Scyllium*-embryonen von 34 Urvirbeln auf einer Stufe, wie sie sich bei *Torpedo* annäherungsweise in ganz jungen Stadien, beim Auftreten des peripheren Mesoderms, also noch vor der Urvirbelbildung, zwischen dem Mesodermring und der mesodermfreien Zone findet. Und zweitens lehrt die Vergleichung der beiderlei Figuren, dass bei *Scyllium* die Gefäßbildung auf dem Dotter auch ihrem Entwicklungsgrad nach auffallend hinter derjenigen von *Torpedo* zurückgeblieben ist. Da innerhalb des Embryonalkörpers die Gefäßentwicklung einen solchen Unterschied zwischen beiden Selachierformen nicht aufweist, liegt die Annahme nahe, dass auch diese Differenz durch das raschere Blastodermwachstum von *Scyllium* und die dadurch bedingte Verteilung des gefäßbildenden Materials auf einen grösseren Raum verursacht ist.

Nachdem das Blastoderm von *Scyllium* schon den Aquator des Eies überschritten hat (Fig. 2 von Hochstetter), ist die Gefäßzone beiderseits vom Embryo, wo sie noch ihre weitaus stärkste Entfaltung aufweist, kaum länger als dieser und nur etwa doppelt so breit wie er. Die dieses Gefäßfeld kranial begrenzende Dotterarterie rückt in ihrem weiteren Verlauf immer noch dicht an den Blastodermrand heran, so dass der ganze übrige Teil der Gefäßzone nach wie vor einen ganz schmalen Saum darstellt.

Auch nach fast vollendeter Umwachsung des Eies, im Stadium des Dotterloches (l. c. Fig. 3 und 4), ist die Gefäßzone in der Umgebung dieser Öffnung noch ein schmaler, besonders ventral (am ehemaligen Vorderrand) fein auslaufender Streif. Gegen das

Innere des Blastoderms zu wird er von der Dotterarterie bzw. deren Anlage begrenzt, gegen den Dotter, d. h. den freien Keimhautrand zu, durch einen von H. Virchow (97a) entdeckten gefärbten Saum, welcher einer noch immer nicht sichtbaren, aber der Anlage nach in ihm enthaltenen Randvene entspricht. Von der Mitte des hinteren Blastodermrandes setzt sich der gefärbte Saum kranial in das Innere der Gefäßzone hinein fort, in welcher er median zum Nabelfeld des Embryos zieht. Diese Strecke der gefärbten Linie entspricht somit ihrer Lage nach der vom Randsinus zum Embryo verlaufenden Dottervene von *Torpedo*. Hochstetter nimmt an, dass die Gefäßanlage an diese Stelle vom Keimhautrand aus durch Dottersacknahtbildung gelangt sei. Ich sehe aber den Beweis einer solchen Nahtbildung bis zum vorliegenden Stadium des offenen Dotterloches nicht als erbracht an, sondern halte es für wahrscheinlicher, dass die Ausbreitung des ehemaligen hinteren Blastodermrandes, wie bei *Torpedo*, einfach durch kaudales Auswachsen sich vollzieht, wobei die Anlage der Dottervene sich durch Eigenwachstum entsprechend verlängert.

Schon bei einem *Scyllium*embryo mit 55 Urwirbeln (vergl. Hochstetters Fig. 5a und b), der also noch um 5 Urwirbel jünger ist als derjenige meiner Fig. 4, ist die Umwachsung des Eies vollendet und das Dotterloch durch eine mediane Naht geschlossen. Sie liegt wie bei *Torpedo* in der hinteren Eihälfte oberhalb des unteren Eipols. Zu beiden Seiten von ihr verlaufen, auf Schnitten nachweisbar, die Dottervenen, welche durch einen unpaaren Stamm sich in die Subintestinalvene des Embryo fortsetzen. Dass hier wie bei *Torpedo* gegen Ende der Umwachsungsperiode wirklich eine lineare Vereinigung der Blastodermränder, also eine „Dottersacknaht“, zustande kommt, geht aus den Abbildungen (l. c. Fig. 5 und Fig. 6) hervor. Die beiden Dottervenen zur Seite der Naht sind also wie bei *Torpedo* die median verlagerten Randvenenhälften. Sie verschmelzen später miteinander (ob stets? vergl. l. c. Fig. 10b), und dieser an der Dottersacknaht gebildete Venenabschnitt bleibt erhalten, während sein Schicksal bei *Torpedo* mangels älterer Stadien von mir nicht festgestellt werden konnte.

Die Gefäßzone hat zurzeit des Dotterlochverschlusses sich noch nicht über die Hälfte des Eies ausgebreitet. Sie vollzieht nun allmählich die vollständige Umwachsung desselben. Ihre

Form und damit auch diejenige des sie begrenzenden, jetzt fertigen Arterienringes ist komplizierter als bei *Torpedo*. Zu beiden Seiten des Dottersackspaltes nämlich, wo sie von vornherein in der Ausbreitung am meisten zurückgeblieben war, stellt sie auch nach dem Nahtschluss einen nur schmalen Streifen dar, welcher zungenförmig über ihren verbreiterten vorderen Abschnitt nach hinten und unten hinausragt. Wie bei dieser Anordnung der Verschluss der gefässfreien Zone durch die Gefäßschicht sich vollzieht, bei welchem die aufeinander treffenden Abschnitte des Arterienringes unter sich verschmelzen, kann, da dies ohne Belang für einen Vergleich mit *Torpedo* ist, ausser Betracht bleiben. Es sei nur darauf hingewiesen, dass die Umwachsung durch die Gefässzone bei *Scyllium*embryonen von 24 $\frac{1}{2}$ mm fast vollzogen ist und dass sie in der vorderen Eihälfte, und zwar mittels eines Querspaltcs, vor sich geht.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass die Dotterarterie von *Scyllium* nicht wie diejenige der älteren *Torpedostadien* schon in ihre Äste gespalten den Nabelstrang verlässt, sondern dass sie als ein ungeteilter Stamm median durch die Gefässzone zieht, um sich erst an deren vorderen Rand in ihre den Arterienring bildenden beiden Äste zu gabeln. Diese Zweiteilung findet im Grunde an der gleichen Stelle statt wie bei *Torpedo*, nämlich an dem hinteren, d. h. dem Embryo zugewandten Rand der gefässfreien Zone. Nur bleibt bei *Torpedo* dieser Rand am Nabelfeld liegen, während er sich bei *Scyllium* infolge des kranialen Auswachsens des gefässfreien Feldes und des Nachrückens der sich hinten anschliessenden Gefässzone unter Mitnahme des Arterienstammes weit nach vorn und abwärts über den vorderen Eipol hinweg vorschiebt. Es erstreckt sich infolgedessen bei *Scyllium* der einheitliche Arterienstamm vom Nabel bis zur Verschlussstelle der Gefässzone, also bis fast an den unteren Eipol.

Im Ganzen verlaufen also über den Dottersack von *Scyllium* vom Nabel aus zwei mediane Gefäßstämme, eine über den hinteren Umfang des Eies absteigende Vene (wie bei *Torpedo*) und eine ihr über den vorderen Umfang des Eies nach abwärts und hinten entgegentrebende Arterie (bei *Torpedo* in Äste aufgelöst.)

Die Umwachsung des *Squalideneies* durch die Keimhaut muss im Vergleich zu derjenigen des *Torpedoeies*, wie ich schon früher (1906) ausgeführt habe, als der ursprünglichere Entwicklungs-

modus angesprochen werden, weil sie sich erheblich rascher vollzieht und damit den entsprechenden Entwicklungsvorgängen an den holoblastischen Anamniereiern näher steht. Die Tatsache, dass bei den Squaliden der Prozess trotzdem in seinen Einzelheiten komplizierter verläuft wie bei Torpedo, spricht nicht gegen diese Auffassung, sondern liefert nur einen Beweis für die Erscheinung, dass phylogenetisch primitivere Entwicklungsvorgänge an sich nicht die einfacheren zu sein brauchen. Für die Untersuchung der Dottergefäßentwicklung ist aber Torpedo aus dem angegebenen Grunde jedenfalls das weitaus günstigere Objekt.

2. Die Amnioten.

Die Ableitung der Dottergefäße der Selachier von den Darmgefäßen der holoblastisch sich entwickelnden Anamnier muss ich auf meine in der Einleitung erwähnte Hauptarbeit verschieben. Aber eine Vergleichung derselben mit den Dottersackgefäßen der Amnioten ist auch ohne Berücksichtigung der Amphibien möglich und von mir bereits früher für Reptilien, Vögel und Säugetiere (1906 S. 1198, 1240 und 1255) durchgeführt worden. Die Möglichkeit einer solchen Homologisierung beruht, um hier nur die Hauptsache herauszuheben, auf dem von mir erbrachten Nachweis, dass die Dotterarterie der Selachier aus einem Venenpaar hervorgeht, welches als kaudale Fortsetzung des Herzschlauches direkt zum Dotter verläuft, also der frühen Anlage der *Venae omphalo-mesentericae* der Amnioten homolog ist. Durch die Umgestaltung dieses Venenpaares in die Dotterarterie fallen die Selachier hinsichtlich ihres Dottergefäßsystems aus der Reihe der übrigen Wirbeltiere heraus. Ihre Dotterarterie ist derjenigen der meroblastischen Amnioteneier nicht vergleichbar. Es besteht nur insofern eine inkomplette Homologie, als zu ihrem Aufbau Bestandteile jener von der Aorta zur Darmwand verlaufenden Quergefäße, aus welchen die Dotterarterien der Amnioten entstehen, mit verwendet werden (vergl. Rückert 1917 S. 449).

Dieser Zusammenfassung möchte ich hier noch eine weitere Betrachtung anschließen. Bei den Amnioten haben sich die *Venae omphalo-mesentericae* als Abflussbahnen des venösen Dottersackblutes erhalten. Damit wurden die in die Subintestinalis mündenden hinteren, später einzigen, Dottervenen der

Selachier überflüssig. Sie sind mitsamt der Subintestinalis, ihrer Fortsetzung in den Embryonalkörper, bei ihnen zu Verlust gegangen. Da der periphere Anteil dieses Gefäßzuges, der Randsinus, sich bei den Amnioten erhalten hat, ist aber die Frage aufzuwerfen, ob nicht auch die weiteren Bestandteile desselben, wenigstens in rudimentärer Form, bei ihnen zur Anlage kommen. Ich finde einen Anhaltspunkt hierfür in der Beschreibung, welche Hochstetter (1888, S. 577) von einem „nur kurze Zeit bestehenden“ Venenpaare des Hühnerembryos gibt, das „zu beiden Seiten neben der Darmrinne“ zu den Venae omphalo-mesentericae verläuft. Dieselben gehen hinten aus einem kurzen, in der Medianlinie ventral vom Enddarm gelegenen gemeinschaftlichen Stamm hervor. „Die linke stärkere der beiden Venen hängt gewöhnlich mit der das Blut aus dem dem Schwanz gegenüberliegenden Abschnitte des Sinus terminalis rückführenden Vene zusammen.“ „Mit der kranial fortschreitenden Abschnürung des Darmes zu einem Rohr verlängert sich die ventral von ihm gelegene Vene. Nach der hundertsten Bebrütungsstunde verschwindet sie gänzlich.“ Nach dieser Schilderung muss ich annehmen, dass tatsächlich beim Hühnerembryo eine Subintestinalis nebst hinterer Dottervene vorübergehend angelegt wird.

München, den 4. März 1920.

Zitierte Literatur.

- Balfour, 1878: A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
- Elze, 1913: Studien zur allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems. I. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, 1913.
- Derselbe, 1919: Studien usw. II. Teil. ibidem Bd. 92, 1919.
- Hochstetter, 1888: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. Morphol. Jahrb., Bd. 13, 1888.
- Derselbe, 1905: Über die Entwicklung der Dottersackzirkulation bei Scyllium stellare. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 66, 1905.
- Mayer, P., 1896: Über die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitteil. der zool. Stat. Neapel, Bd. 7, 1886 87.

- Rabl, C., 1892: Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. Leipzig 1892.
- Derselbe, 1896: Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Morph. Jahrb., Bd. 24, 1896.
- Rückert, 1888: Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Archiv. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1888.
- Derselbe, 1903: Über die Abstammung der bluthaltigen Gefässanlagen beim Huhn und über die Entstehung des Randsinus beim Huhn und bei Torpedo. Sitz.-Ber. d. k. b. Akad. d. Wiss., Bd. 32, 1903.
- Derselbe, 1906: Die Entstehung des Blutes und der ausserembryonalen Gefässe in den meroblastischen Eiern. Handbuch der vergl. und experimentellen Entw.-Gesch. der Wirbeltiere. Herausg. von O. Hertwig Bd. I, 1906.
- Derselbe, 1917: Über die Glomeruli der Vorniere von Torpedo und deren arterielle Gefässe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 89, 1917.
- Thoma, 1893: Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefäßsystems. Stuttgart 1893.
- Virchow, H., 1895: Über die Entwicklung des Gefäßbezirkes auf dem Selachier-Dottersacke. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1895.
- Derselbe, 1897a: Über Dottersacknaht und primären Kreislauf bei Scyllium. Dasselbst Mai 1897.
- Derselbe, 1897b: Über Unterschiede im Syncytium der Selachier nach Ort, Zeit und Genus. Dasselbst Juli 1897.
- Derselbe, 1898: Über Blutinseln und Gefäßbezirk von Torpedo ocellata. Dasselbst 1898.
- Wenckebach, 1886: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 28, 1886.
- Ziegler, H. E. u. F., 1892: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo Archiv f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX und X.

- Fig. 1. Area vasculosa (blau) eines Embryos von Torpedo ocell. mit 32 Urwirbeln. Nach einem Plattenmodell. Der Embryo ist durch einen den noch langen Darmstiel durchtrennenden horizontalen Längsschnitt abgeschnitten. dc Dottercölom. ds Darmstiel auf dem Schnitt. gf Gefässfreies (mesodermfreies) Feld. hd hintere Dottervenen quer abgeschnitten. vd vordere Dottervenen quer abgeschnitten. rr (gelb) Randrinne (wandungslose Lakune). Vergrößerung 15:1.
- Fig. 2. Area vasculosa (rot) eines Embryos von Torp. ocell. mit 38 Urwirbeln. Nach einem Plattenmodell. Darmstiel wie in Fig. 1 durchschnitten dargestellt. Ebenso die Dotterarterie da und Dottervene dv. rs (blau) Randsinus (Randvene von Endothel bekleidet). Sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 1. Vergr. 15:1.

- Fig. 3. Area vasculosa eines Embryos von *Torpedo ocellata* mit 60—61 Urvirbeln. Nach einer Oberflächenansicht des Blastoderms gezeichnet. Der Nabelstrang quer durchschnitten mit Darmstiel (ds), Dotterarterie und Dottervene. Vergr. 10:1.
- Fig. 4—9. Torpedoeier verschiedener Stadien mit Blastoderm und Embryo bei einer etwa $1\frac{1}{2}$ fachen Vergrößerung. Fig. 4 = das Ei der Fig. 2 (Stadium 2). Embryo mit 38 Urvirbeln. Schräg von oben gesehen.
- Fig. 5. Ei eines Embryos mit 60—61 Urvirbeln. Schwesterei der Fig. 3. Stadium 3. Von der Seite gesehen.
- Fig. 6. Stadium 4, Länge der Embryonen 13—15 mm in Alkohol. Von oben gesehen.
- Fig. 7a u. b. Stadium 5. Länge der Embryonen 2 cm, grösste Breite in der Brustflossengegend 7,5 mm. Das Ei fast zur Hälfte vom Blastoderm umwachsen. 7a von vorn, 7b von hinten gesehen.
- Fig. 8a und b. Stadium 6. Grösste Breite des Embryo 11 mm. Zwei Drittel des Eies vom Blastoderm umwachsen. 8a von vorne, 8b von hinten.
- Fig. 9a und b. Stadium 7. Länge der Embryonen 4 cm, grösste Breite 2 cm. Das Ei bis auf ein kleines Dotterloch umwachsen. 9a von vorn, 9b von hinten gesehen.
- Fig. 10. Dotterloch und Dottersacknaht nebst Umgebung von einem Torpedoei aus dem Stadium 7. Schwesterei von dem der Fig. 9. Die Zeichnung ist so orientiert wie Fig. 9b. Die paarige Dottervene oben abgeschnitten. Die stärkere linke setzt sich nach unten in den zusammengezogenen stark gefalteten Randsinus fort, die rechte schwächere lässt diese Fortsetzung nur undeutlich erkennen. An das Dotterloch schliesst sich nach unten und rechts eine Dottersacknaht an. Vergr. 5:1.

Fig. 1—3 von Frl. Bachhammer, die sich auch der mühsamen Herstellung der Plattenmodelle der Fig. 1 und 2 unterzogen hat.

Fig. 4—9 von Herrn Fritz Skell.

Die mattgelbe Farbe des Torpedodotters ist in den Figuren 4—9 nicht ganz naturgetreu wiedergegeben.

Fig. 1-3 S. Bachhomer del. Fig. 4-7 F. Skell del.

Fig. 8 u. 9 F. Skoll del.

Werner u. Winter, Frankfurt 9/11.