© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri.

Von

Richard Semon.

Mit Tafel I—VIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In vorliegendem Aufsatze gebe ich eine Darstellung der äusseren Entwickelung des Ceratodes Forsteri. Es erschien mir im Hinblicke auf meine weiteren Untersuchungen durchaus nothwendig, die Hauptzüge der Entwickelung, soweit sie durch äussere Betrachtung und Untersuchung von künstlich aufgehellten Embryonen klargestellt werden kann, zur eigenen Orientirung festzustellen, ehe ich daran ging, die Einzelheiten mit Hülfe der jetzt üblichen feineren Methoden zu studiren. Gewann ich dadurch selbst einen Ausgangspunkt für die spätere analytische und synthetische Arbeit und ausserdem einen allgemeinen Ueberblick über die gesammte Entwickelung, so glaubte ich andererseits, die bisher gewonnenen Resultate den Fachgenossen nicht so lange vorenthalten zu dürfen, bis die gesammten Untersuchungen über alle Details der Entwickelung abgeschlossen vorlagen, was natürlich eine Reihe von Jahren in Anspruch nehmen wird. Ceratodus ist Vertreter einer Wirbelthierklasse, über deren Entwickelung bisher überhaupt nichts bekannt geworden ist. Für Viele wird deshalb eine Kenntniss auch bloss der Hauptzüge der Entwickelung von Interesse sein und auch dem Leser der späteren specielleren Untersuchungen wird sie das Studium derselben erleichtern.

Eine Anzahl von Schnittserien verschiedener Stadien, die bereits angefertigt worden sind, benutzte ich für die vorliegende Arbeit nur zur Aufklärung äusserlich sichtbarer Organisationsverhältnisse, deren Bedeutung sich auf anderem Wege nicht feststellen liess.

Ich habe an Ort und Stelle eine Reihe von Skizzen der lebenden Objecte entworfen, die mir bei der vorliegenden Arbeit einen guten Anhaltspunkt für das Maass der Durchsichtigkeit der lebenden Thiere gaben. Die meisten Objecte sind auf den vorliegenden Tafeln möglichst lebensgetreu auch in Bezug auf ihre Durchsichtigkeit dargestellt. Diejenigen Figuren, bei denen durch künstliche Aufhellung innere Theile zur Anschauung, äussere zum Verschwinden gebracht worden sind (34 *x*, 36 *x*, 37 *x*, 48 *x*), sind in der Tafelerklärung ausdrücklich als solche gekennzeichnet.

Die Figuren wurden mit dem Zeichenprisma bei 9-facher (Tafel I) und 13-facher (Tafel II—VIII) Lupenvergrösserung gezeichnet. Zum Studium vieler Reliefverhältnisse wurde mit Vortheil seitliche Beleuchtung angewendet.

Die Figurenbezeichnung der vorliegenden Tafeln, Fig. 1—48, soll für diese und die folgenden Untersuchungen gleichzeitig als Bezeichnung der verschiedenen Stadien dienen. Die letzten 3 Figuren der Tafel III stellen also z. B. den Embryo 28 in drei verschiedenen Ansichten (von oben 28 *o*, von hinten 28 *h*, von der Seite 28 *s*) dar.

Das Material ist vermittelst einer Reihe verschiedener Methoden conservirt. Die Gallerthülle, die besonders während der Furchung so fest anliegt, dass sie sich nicht vom lebenden Objectc ohne Verletzung desselben entfernen liess, wurde nach vorhergegangener Härtung theils an Ort und Stelle, theils erst nachträglich hier in Jena abpräparirt.

Der Durchmesser der Eier mitsammt ihrer kugelrunden Gallerthülle beträgt durchschnittlich $6^1/_2$—7 mm; individuelle Schwankungen in der Grösse sind nicht selten. In Figur 1 ist ein Ei in seiner Gallerthülle in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

natürlicher Grösse dargestellt. Sehr bedeutende Grössenschwankungen zeigen auch die eigentlichen, aus ihrer Hülle herauspräparirten Eier. Die beinahe reifen Eier des Ovariums sind, falls sie nicht durch ihre Nachbarn hier und da gedrückt sind, kugelrund (Fig. 1 *). Ganz reife, unbefruchtete oder befruchtete, aber ungefurchte Eier sind mir nicht zur Beobachtung gelangt; wahrscheinlich sind auch sie kugelrund. Sobald die Furchung beginnt, von der Zweitheilung bis zum Ende der Gastrulation, hat das Ei Linsenform (vgl. die Seitenansichten [*s*] von Stadium 2—20). Die flachen Wölbungen der Linse entsprechen dem animalen und dem vegetativen Pole. Der grosse Durchmesser der Linse beträgt durchschnittlich 3 mm, der kleine Durchmesser 2,7 mm.

Die Farbe der animalen Hälfte ist eine schwärzlich-graue, die der vegetativen Hälfte heller grau mit einem Stiche ins Grünliche. Die dunklere Färbung der animalen Hälfte wird durch Anhäufung von Pigment in diesem Bezirke hervorgebracht. Es ist nicht ganz richtig, von animaler Hälfte zu reden, denn nur selten erstreckt sich die Pigmentirung bis zum Aequator abwärts, und häufig ist nur ein kleiner Bezirk um den Pol pigmentirt. Diese Vertheilung des Pigments beobachtet man schon am Ovarialei; je weiter die Furchung vorschreitet, um so undeutlicher wird sie und ist bei Beginn der Gastrulation ganz verschwunden.

Furchung (Tafel I).

Die Furchung des Ceratoduseies ist eine totale, inäquale und stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der Furchung des Amphibieneies überein.

Individuelle Variationen bei der Furchung sind häufig, besonders was die Zeit des Durchschneidens der Furchen gegen den vegetativen Pol und was die Richtung der späteren Verticalfurchen anlangt. In allen Fällen treten die Furchen zuerst am animalen Pole auf und schneiden von dort her meist rasch gegen den vegetativen Pol hin durch.

Die erste Furche ist eine verticale. Sie theilt das Ei genau in zwei Hälften und schneidet zuweilen sofort bis zum vegetativen Pole durch (Fig. 2 *u*). Zuweilen aber verzögert sich dieses Durchschneiden bis zum Auftreten der zweiten Verticalfurche (Fig. 3 *u* und 4 *u*).

Die zweite Furche, deren erstes Auftreten wir bei Fig. 3 *o* sehen, ist wieder eine Vertiefung, die genau auf der ersten senkrecht steht und somit das Ei in vier gleich grosse Theilstücke oder Blastomeren zerlegt (4 *o*); das völlige Durchschneiden dieser Furche bis zum vegetativen Pole verzögert sich meist bis in das nächste Furchungsstadium hinein (5 *u*).

Das nächste (dritte) Furchungsstadium ist durch das Auftreten zweier weiterer Verticalfurchen gekennzeichnet, die je zwei der bisher gebildeten Quadranten halbiren. Es kann vorkommen, dass die eine dieser beiden eigentlich coordinirten Verticalebenen um ein Geringes früher auftritt als die andere (Fig. 5 *o*), doch ist das wohl eine Ausnahme. Das Resultat ist die Zerlegung des Eies in acht gleichgrosse Blastomeren (Fig. 6). Die Furchung ist bis hierher als eine annähernd äquale zu bezeichnen.

Erst in der vierten Theilungsphase, also nach dem Auftreten von 8 Verticalfurchen, tritt die erste Horizontalfurche auf (Fig. 7). Hier ist also eine leichte zeitliche Verschiebung in dem Auftreten der Furchen gegenüber den meisten übrigen Thieren mit äqualer, adäqualer (Amphioxus), inäqualer (Cyslostomen, Amphibien) Furchung zu constatiren. In der Regel tritt nämlich schon in der dritten Theilungsphase, also nach dem Auftreten nur zweier auf einander senkrechter Verticalfurchen, die erste Horizontalfurche auf[1]).

1) Bei Acipenser, dessen Eifurchung sich einigermaassen dem meroblastischen Typus nähert, erscheint nach SALENSKY (33) erst nach dem Auftreten von acht verticalen Furchen die erste horizontale Furche, die unregelmässig ist und nahe am Bildungspole liegt. Die Furchung von Lepidosteus nähert sich noch mehr dem meroblastischen Typus.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die erste Horizontalfurche des Ceratoduseies, die in der vierten Theilungsphase auftritt, entspricht nun nicht dem Aequator des Eies, sondern tritt etwa 45° über ihm auf. Sie theilt das Ei in 8 Micromeren, die den animalen Pol umlagern, und 8 Macromeren, die die darunter gelegenen Theile des Eies umfassen (Fig. 7). Die Macromeren sind zuweilen am vegetativen Pole noch nicht alle deutlich von einander geschieden, wenn die erste Horizontalfurche auftritt.

Die nächsten beiden Theilungsphasen sind durch das Auftreten einer zweiten und einer dritten Horizontalfurche characterisirt. Durch jede werden weitere 8 Theilstücke von den Macromeren abgetrennt (Fig. 8 und Fig. 9). Das Ei enthält also

in der	ersten	Theilungsphase	2	Theilstücke
„ „	zweiten	„	4	„
„ „	dritten	„	8	„
„ „	vierten	„	16	„
„ „	fünften	„	24	„
„ „	sechsten	„	32	„

Doch treten von der fünften Theilungsphase an sehr häufig Unregelmässigkeiten auf, so dass es gewöhnlich nicht gelingt, die zweite und dritte Horizontalebene deutlich zu verfolgen. Ein sehr deutliches Bild dreier horizontaler Furchen mit zusammen 32 Theilstücken bot das in Figur 9 dargestellte Ei. Eine kleine Unregelmässigkeit findet sich aber auch hier, indem genau am vegetativen Pol ein kleiner ungetheilter Bezirk stehen geblieben ist, der als ein dreiunddreissigstes Theilstück imponirt (Fig. 9 *u*). Einen analogen, vorläufig ungetheilt stehen gebliebenen Polbezirk sehen wir übrigens am vegetativen Pol in Figur 7 *u* und sogar am animalen Pol in Figur 6 *o*.

Nach dem Auftreten der dritten Horizontalfurche wird die weitere Theilung so unregelmässig, dass die Unterscheidung von Theilungsebenen unmöglich ist. Es erfolgt eine fortgesetzte Theilung der Zellen sowohl der animalen wie der vegetativen Hälfte, und so entsteht zunächst eine grosszellige (Fig. 10), dann eine kleinzellige Blastula (Fig. 11). Bis in diese und die ersten Gastrulationsstadien hinein erhält sich aber der Unterschied in der Zellengrösse am animalen und am vegetativen Pol.

Im Stadium 11 ist die Furchung abgeschlossen. Im nächsten Stadium erfolgt die Gastrulaeinstülpung.

Es bedarf keines weiteren Beweises, dass eine Furchung, wie die soeben geschilderte und auf Tafel I abgebildete, sich aufs allerengste an die Eifurchung der Amphibien anschliesst. Jeder Embryolog, dem man die Tafel I vorlegen würde, ebenso wie auch noch die beiden folgenden, die die Gastrulation und die Erhebung und den Zusammenschluss der Medullarwülste vorstellen, würde wohl unbedenklich erklären, dass hier die ersten Entwickelungsvorgänge eines Amphibiums dargestellt seien. Es handelt sich dabei um eine Uebereinstimmung nicht allein in den Grundzügen, sondern auch um eine ganz auffallende Aehnlichkeit aller Formverhältnisse. Dabei ist zu betonen, dass diese Aehnlichkeit der Form die Dipnoërentwickelung ebenso stark der Amphibienentwickelung nähert, als sie sie von der Ganoidenentwickelung entfernt, obwohl in ihren Grundzügen alle drei Entwickelungen übereinstimmen.

Dass dieses Verhältniss nicht etwa einfach durch den grösseren oder geringeren Dotterreichthum bedingt ist, der sich ziemlich direct in der Grösse der Eier ausdrückt, wird dadurch bewiesen, dass das Ganoidenei seinem Dotterreichthum nach zwischen den Eiern der meisten Amphibien[1]) und dem Ceratodusei in der Mitte steht.

1) Die stark vergrösserten Eier der viviparen Salamandrinen (Ei von Salamandra mac. durchschnittlich 4,3 mm Durchmesser) können bei diesen Betrachtungen füglich unberücksichtigt bleiben. Ebenso die Eier der Coecilien.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

So hat das aus seiner Umhüllung befreite Ei des Triton alpestris einen mittleren Durchmesser von 1,6 mm, das von Bombinator igneus einen solchen von 1,5 mm; Rana temporaria nahezu 2 mm; das Ei des Lepidosteus misst nach BALFOUR und PARKER (1) nebst Hüllen etwa 3 mm; das des Acipenser sturio nach KUPFFER (21) mit Hülle 3 mm, ohne Hülle 2,8 mm; das des Acipenser ruthenus nach SALENSKY (34) mit Hülle 2 mm im Durchmesser. Das enthülste Ei des Ceratodus aber hat einen grossen Durchmesser von 3 mm und einen kleinen von 2,7 mm; es ist also noch um ein Geringes grösser als die Eier der Ganoiden, soweit dieselben bekannt geworden sind.

Bekanntlich hat HAECKEL (7) zuerst scharf darauf hingewiesen, welchen gewaltigen Einfluss auf den Ablauf besonders der Entwickelungsvorgänge die Menge des Nahrungsdotters übt. »Je auffallender nun diese Unterschiede in den ersten Stadien der Keimesentwickelung sich darstellen, desto wichtiger ist es, den cänogenetischen Character aller dieser secundären Veränderungen im Auge zu behalten und sich das ursprüngliche Bild der dadurch verdeckten palingenetischen Processe nicht trüben zu lassen.«

Ausgehend von diesen Gesichtspunkten, hat später RABL die Verhältnisse des Nahrungsdotters bei den Wirbelthieren näher ins Auge gefasst und die verschiedenen Abweichungen, die bei der Furchung und Gastrulation der verschiedenen Wirbelthierklassen uns so auffällig entgegentreten, aus dem wiederholten Auftreten und Verschwinden des Nahrungsdotters bei der Entwickelung der verschiedenen Stämme aus einander zu erklären versucht (23; 24, p. 154 ff.). Wenn RABL, wie auch schon früher HAECKEL und GEGENBAUR, ausführt, dass die placentalen Säugethiere von Formen mit grossen dotterreichen Eiern stammen, ihre Eier also secundär holoblastisch sind, so ist dieser Schluss durchaus gerechtfertigt. Denn sowohl die Reptilien wie die Monotremen haben dotterreiche, meroblastische Eier, und an den nahen Beziehungen der Vorfahren der Placentalier zu diesen beiden Gruppen ist nicht zu zweifeln. Die Marsupialier haben Eier, die zwischen holoblastischen und meroblastischen die Mitte halten. Die eigenthümlichen, offenbar caenogenetischen Modificationen der ersten Entwickelung des Säugethierkeimes, erklären sich ungezwungen durch die Annahme, dass hier durch Auftreten und Wiederverschwinden des Nahrungsdotters in der phylogenetischen Entwickelung starke Einflüsse auf die Keimentwickelung gewirkt haben, die ihren einfachen, so zu sagen normalen Gang bedeutend abgeändert haben.

Ist nun gegen diese Ausführungen nichts einzuwenden und sind dieselben vielmehr durchaus begründet und für unser Verständniss äusserst fruchtbringend, so ist eine ähnliche Argumentation RABL's, soweit sie die Eier der Amphibien betrifft, weit anfechtbarer und meiner Ansicht nach nicht richtig.

RABL geht von Amphioxus aus, dessen sehr dotterarme Eier eine nahezu äquale Furchung durchmachen. Bei Petromyzon hat die Menge des Nahrungsdotters zugenommen, »doch noch nicht so bedeutend, dass dadurch die Furchung zu einer partiellen würde. Auf dem ferneren Wege von den Cyclostomen zu den Selachiern steigt die Menge des Nahrungsdotters noch mehr an, so dass die Furchung nunmehr zu einer partiellen wird. Von den Selachiern zu den Ganoiden schrumpft wieder die Menge der Nahrungsdotter zusammen, und die Furchung wird wieder zu einer totalen, freilich mit sehr ungleich grossen Furchungskugeln. Nun trennen sich aber die ferneren Wege der Wirbelthiere, indem sich von den Ganoiden nach der einen Seite die Knochenfische, nach der anderen die Dipnoer und weiters die Amphibien abzweigen. In der Richtung zu den Knochenfischen nimmt nun abermals die Menge des Nahrungsdotters zu, und die Furchung wird wieder zu einer partiellen; nach der anderen Seite dagegen, in der Richtung gegen die Amphibien, schrumpft der Nahrungsdotter, der schon von den Selachiern zu den Ganoiden kleiner geworden war, noch weiter zusammen, und die Differenz in der Grösse der Furchungskugeln wird, wenn sie auch immer noch erheblich genug ist, noch geringer. So finden wir also bei den Amphibien Eier mit relativ kleinem Nahrungsdotter und totaler, aber inäqualer Furchung.«

Gegen diese Ausführungen RABL's lässt sich nun zunächst Folgendes einwenden. Gesetzt, RABL hat Recht, und auf dem Wege von den Cyclostomen über die Selachier zu den Amphibien hat in der That eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sehr bedeutende Zunahme des Nahrungsdotters stattgefunden, so dass die Furchung zu einer partiellen, die Gastrula zu einer »Discogastrula« wurde, dann aber wiederum eine Abnahme des Dotters, so dass die Furchung wieder secundär zum Typus der totalen Furchung zurückkehrte. Dann erscheint es höchst wunderbar, dass diese gewaltigen Veränderungen spurlos vorübergegangen sind, ohne den Entwickelungsmodus des »secundär« holoblastischen Amphibieneies in irgend einem wesentlichen Punkte zu beeinflussen. Die Vorgänge am Amphibienei entsprechen in allen wesentlichen Punkten denen am Ei von Petromyzon, und kein Mensch würde bei blosser Vergleichung der beiden Entwickelungsreihen auf den Gedanken kommen, dass beide Vorgänge durchaus nicht etwa direct auf einander zu beziehen sind, sondern die Entwickelung erst nach einem sehr langen und complicirten Umwege wieder auf denselben Fleck zurückgekehrt ist. Ganz etwas anderes ist es bei den Eiern der placentalen Säuger, deren Entwickelung man die Spuren bedeutender und tiefgreifender Schwankungen in der phylogenetischen Reihe sehr wohl ansieht.

Auch haben meine obigen Angaben über die Grösse der verschiedenen Eier gezeigt, dass die Menge des Nahrungsdotters in der Reihe Ganoiden — Dipnoer — Amphibien keineswegs allmählig abnimmt, vielmehr die von Rabl in die Mitte der Reihe gestellten Dipnoer die grössten, dotterreichsten Eier besitzen.

Hier kommen wir an den Kernpunkt der Frage: Ist man denn genöthigt oder auch nur berechtigt, die Dipnoer in einigermaassen directe Beziehungen zu den Ganoiden zu setzen, oder sie gar unmittelbar von ihnen abzuleiten?

Betrachtungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Dipnoer zu den übrigen Classen der Ichthyopsiden gehören nicht an diese Stelle, sondern an das Ende der Untersuchungen, von denen die hier vorliegende die erste ist; sie sollen sich als Frucht und Resultat derselben ergeben. Doch darf wohl schon hier betont werden, dass bereits aus der berühmten Abhandlung Huxley's »On Ceratodus Forsteri« die Unmöglichkeit, die Dipnoer in einigermaassen directer Linie von den Ganoiden abzuleiten, klar hervorgeht (18, p. 57). Dort wurde auch schon auf gewisse deutliche Beziehungen der Dipnoer zu niederen Haien (Notidaniden) und den Chimaeroiden hingewiesen und diese Beziehungen in einem übersichtlichen Schema zum Ausdruck gebracht Neuere Untersuchungen über das Centralnervensystem der Dipnoer haben zu ganz ähnlichen Ergebnissen geführt; dasselbe gilt für Untersuchungen über das Axenskelet. So viel darf man auf Grund unserer jetzigen Kenntnisse jedenfalls behaupten, dass eine phylogenetische Reihe: Selachier — Ganoiden — Dipnoer nicht existirt hat. Es ist also auch kein Grund, die Vorgänge bei der ontogenetischen Entwickelung innerhalb der drei Gruppen unter diesem Gesichtswinkel zu vergleichen, um so weniger als wir dadurch veranlasst werden, eine an sich unwahrscheinliche Complication anzunehmen, die uns veranlassen müsste, das, was sich ungezwungen aus dem Vergleich mit Amphioxus und den Cyclostomen erklären lässt, nicht als wirklich einfach, sondern auf einem Umwege vereinfacht anzusehen. Auch ist daran zu erinnern, dass die Entwickelung der niedersten Haie (Notidaniden) und der Chimaeroiden, auf die es in erster Linie ankommen würde, noch gänzlich unbekannt ist.

Gastrulation (Tafel II).

Nach Ablauf der Furchung stellt sich der Keim als eine linsenförmige Blastula dar; die obere Wölbung der Linse (11 *o*) besteht aus erheblich kleineren Zellen als die untere (11 *u*). Nunmehr beginnt die Gastrulation, und zwar zeigt sich der Gastrulamund als ein kleiner, nahezu geradliniger Querspalt an der Unterfläche der Linse (12 *u*). Der Spalt tritt aber nicht genau in der Mitte der Unterfläche auf, sondern gewöhnlich in einem mittleren Bezirk zwischen Centrum und Aequator (vgl. *um* bei 12 *s*, 13 *s*, 14 *s*, 15 *s*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aus dem queren Spalt wird durch Ueberwachsung der vegetativen durch die animalen Zellen bald ein Halbkreis, zuweilen auch eine mehr hufeisenförmige Bildung, deren Concavität nach unten, also gegen den vegetativen Pol, deren Convexität nach oben, also gegen den Aequator beziehentlich den animalen Pol gerichtet ist (13 und 14). Indem die Schenkel des Halbkreises oder Hufeisens nach abwärts wachsen und sich vereinigen, kommt ein geschlossener, zuweilen kreisförmiger, meist aber unregelmässig elliptischer, weiter Urmund oder Blastoporus zu Stande, der in seinem Umkreis einen Complex von Zellen umfasst. Es ist der Dotterpfropf, dessen Zellen sich vor allen benachbarten Zellen durch bedeutende Grösse auszeichnen, auch vor denen, die den Urmund nach unten zu begrenzen (*d* bei 13*u*, 14*u*, 15*u*). Am Urmunde selbst können wir jetzt eine dorsale (*umdl*) und eine ventrale (*umvl*) Lippe unterscheiden (Fig. 15*u*).

Bald verengert sich aber der weite elliptische Urmund zu einem kleinen Längsspalt, welcher die Zellen des Dotterpfropfes nicht mehr äusserlich hervortreten lässt (16). Die Zellen der ganzen Gastrulaoberfläche haben sich von Stadium 12 bis Stadium 16 durch fortgesetzte Theilung stark verkleinert; sie sind in den nun folgenden Stadien nicht mehr mit dargestellt.

In Stadium 16 hatte sich der Urmund zu einem kleinen Längsspalt verengert, der auf der ventralen Hälfte der Gastrula ein wenig unter dem Aequator liegt (15*s*). Jener Längsspalt bleibt aber nicht stationär, sondern er zeigt in den folgenden Stadien ein eigenthümliches Längenwachsthum gegen die Dorsalseite hin. In 17*h* ist er schon länger geworden, hat aber den Aequator noch nicht überschritten (17*o*). In Stadium 18 hat er den Aequator um etwas überschritten und reicht auf die dorsale Fläche der Gastrula ein kleines Stück herüber.

Dieser vorderste Abschnitt ist indessen kein offener Spalt mehr, die Wände des Spaltes haben sich vielmehr zu einer linearen Naht, der Urmundnaht (*umn* Fig. 18), vereinigt. Im nächsten Stadium ist der zur Naht geschlossene Urmundspalt über die ganze Dorsalfläche der Gastrula herübergewachsen (19*h*, 19*o*). Auf diesem Stadium beginnen sich die Medullarwülste zu erheben; man sieht, dass die Urmundnaht genau bis zum queren Verbindungswulst der beiden Medullarwülste (queren Gehirnwulst) reicht (Fig. 19*o*, 20*o*).

Die Nahtlinie durchläuft nun die von ihr durchmessene Oberfläche nicht genau im Niveau, sondern sie liegt im Grunde einer flachen Rinne, die der von O. Hertwig und Anderen bei Amphibien beschriebenen »Rückenrinne« entspricht.

Dass die Naht durch Verwachsen der Ränder des Urmundes gebildet wird, geht unmittelbar aus der Vergleichung der Stadien 17*h*, 18*h*, 19*h* hervor. Besonders characteristisch ist Stadium 19*h*. Dabei handelt es sich um eine ganz typische, gezackte Nahtlinie, die stark an die Nähte des Schädels erinnert und durch nichts anderes entstanden sein kann als durch das Zusammenlegen zweier Spalträndер mit vorspringenden, ineinander greifenden Ecken (vgl. besonders Stadium 19 und 20).

Es ist klar, dass die Urmundränder nicht allein im vorderen Urmundbezirk verwachsen sind, sondern dass die Längenausdehnung des gesammten Urmundes, das heisst des offenen Theils, plus dem durch die Naht verschlossenen ausserordentlich an Länge zugenommen hat. Um sich davon eine deutliche Vorstellung zu machen, vergleiche man Stadium 16 mit Stadium 19, 20 und 21. Im ersteren nimmt der Urmund eine kleine Strecke auf der Ventralseite etwas unterhalb des Aequators ein. In den älteren Stadien ist er etwas höher hinauf gerückt und seine offene Strecke liegt etwa im Aequator (20*s*); von dieser aus erstreckt sich aber ein nahtförmig geschlossener Abschnitt über die ganze Dorsalseite der Larve hinüber bis zum queren Verbindungswulst der Medullarwülste.

Die Naht sahen wir entstanden durch Aneinanderlegen der Ränder einer Spalte. Eine offene Spalte findet sich aber fortdauernd während aller Stadien (16—21) unter oder auf dem Aequator. Wie kann diese Spalte eine Naht liefern, die schliesslich die ganze Dorsalseite durchquert? Offenbar dadurch, dass immer, wenn sich vordere Abschnitte der Spalte schlossen und dorsalwärts verschoben wurden, von hinten her ein Nachschub

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stattfand, der neue Theile an die Stelle der alten Spalträndер setzte. Dabei bleibt aber an dieser Stelle fortdauernd die Configuration eines offenen Spalts erhalten.

Das Resultat der Entwickelungsvorgänge von Stadium 16 bis Stadium 19 und 20 ist die Erscheinung eines Urmundes, der, vom Aequator ausgehend, fast die ganze Dorsalfläche des Keimes durchsetzt (190, 200). Dieser Urmund ist nur noch in seinen untersten, im Aequator gelegenen Theilen offen. Dorsalwärts ist er zu einer Naht verlöthet und zwar so, dass die vordersten Theile, die bis dahin reichen, wo sich nunmehr die quere Verbindung der Medullarwülste (querer Gehirnwulst) zu erheben beginnt, zuerst entstanden sind und zuerst verlöthet wurden. Die dahinter liegenden Theile entstanden successive später und wurden auch später verlöthet. Man kann also von einem von vorn nach hinten fortschreitenden Verschluss des Urmundes reden.

Schon seit längerer Zeit wird von His (12—15) die Auffassung vertreten, dass der Körper der Wirbelthiere sich durch Längsverwachsung zweier seitlicher Hälften bilde. Diese »Concrescenztheorie« von His fand zunächst fast allseitigen Widerspruch und wurde lange Zeit hindurch ausser von ihrem Urheber nur noch von Rauber verfochten.

Eine ausserordentliche Unterstützung fanden später aber die His-Rauber'schen Anschauungen durch die bedeutungsvollen experimentellen Arbeiten von Roux (31, 32).

Derselbe kam auf Grund seiner Beobachtungen und Experimente zu dem Resultat, dass »das Material zur Bildung der Medullarplatte jederseits durch seitliches Herabwachsen vom Aequatorrande aus auf die Unterseite des Eies geschoben wird, und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianebene mit einander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet successive und zwar in cephalo-caudaler Richtung statt. Auf diese Weise erklärt sich zugleich die in der gleichen Richtung erfolgende Wanderung des Urmundes um etwa 170° über die Unterfläche des Eies. Die Gastrulation des Froscheies vollzieht sich also wesentlich durch Ueberwachsung der weissen unteren Hälfte des Eies von den beiden Seitenhälften des Aequators aus, also durch bilaterale Epibolie.«

Eine Reihe von Einwürfen, der die His'sche Concrescenzlehre begegnete, ergab sich zum Theil aus dem Umstande, dass His von der Ausdehnung und dem Schluss des Urmundes keine richtige Vorstellung hatte und, indem er ausdrücklich die Concrescenztheorie von der Urmundfrage ablöste, die Längsverwachsung der Axialgebilde von einer »embryobildenden Falte«, nicht aber von den sich schliessenden Urmundrändern ausgehen liess. Diesen Fehler vermied Rauber (25—29), der den ganzen Process richtig als Urmundschluss deutete. An ihn schloss sich später Ch. Sedgwick Minot (22) an.

In seinen Untersuchungen über Amphioxus kam Hatschek (8) zu dem Ergebniss, dass bei diesem niedersten Wirbelthiere die Verwachsung des Urmundes in einer Linie erfolge, welche den grösseren Theil der späteren Rückenlinie bildet, und dass der Urmund ganz der späteren Rückenseite angehört. Auf Grund dieser Befunde vertrat Fürbringer (6, II. Theil, p. 103) die Anschauung, dass die Rückenseite des Embryos eine vom vorderen Rande des Urmundes ausgehende und unter Theilnahme der seitlichen Ränder sich nach hinten ausdehnende neugebildete Strecke darstelle.

Ausgehend von seinen eigenen höchst lehrreichen Beobachtungen von Missbildungen bei Amphibien, hat dann O. Hertwig (10, p. 424) noch einmal die ganze Frage kritisch durchgearbeitet und ist zu Resultaten gekommen, die er in der vierten Auflage seines Lehrbuches (11, p. 139) in folgende Sätze zusammenfasst und damit der »Urmundtheorie« einen klaren und scharfen Ausdruck verleiht:

»Was man daher auf den einzelnen Stadien als Urmund bezeichnet, ist nicht ein und dasselbe unverändert gebliebene Organ, es sind nur verschiedene Strecken eines sich durch Wachsthum am hinteren Ende in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

demselben Maasse ergänzenden und erneuernden Organes, als es nach vorn durch Verwachsung und Organdifferenzirung aufgebraucht wird.

Die einzelnen Entwickelungsstadien zeigen uns immer nur einen kleinen, dem jeweiligen Stadium entsprechenden Abschnitt des Urmundes geöffnet. Wollen wir uns eine Vorstellung von seiner Gesammtausdehnung verschaffen, so müssen wir uns alle Stellen, wo vom Beginn der ersten Einstülpung an eine Verschmelzung der Urmundränder stattgefunden hat, geöffnet denken. Ist dies geschehen, dann dehnt sich der Urmund vom vorderen Ende der Anlage bis zum After, also durch die ganze spätere Rückengegend des Embryo, in ganzer Länge aus.«

Kehren wir nun zu den uns beschäftigenden Stadien der Ceratodusentwickelung zurück, so sehen wir in der That einen theils offenen, theils zu einer Naht verlötheten Urmund, der sich vom queren Gehirnwulst bis zum After, also durch die ganze Rückengegend des Embryo ausdehnt (Stadium 19—21). Wir sehen diesen Urmund hier leibhaftig und brauchen uns das Bild nicht im Geiste zu construiren, indem wir die bei der Urmundbildung in den verschiedenen Stadien durchlaufenen Wachsthumsprocesse auf einander projiciren.

Eine Urdarmnaht, wie die oben bei Ceratodus geschilderte [1]), habe ich in der Litteratur nicht beschrieben gefunden. Zwar die Rinne, in deren Grunde die Naht liegt, ist häufig abgebildet und beschrieben worden, und O. HERTWIG, der jener Rinne zuerst eine ganz andere Deutung gab, kommt neuerdings (10, p. 429) auf Grund theoretischer Erwägungen zu dem Ergebniss: »In der Rückenrinne erblicke ich jetzt die Nahtlinie, in welcher bald nach dem Beginne der Gastrulation die Urmundränder sich in einer von vorn nach hinten langsam fortschreitenden Richtung in der Medianebene zusammengelegt haben und verschmolzen sind.« Bei seinen früheren Untersuchungen (9, p. 12) hatte HERTWIG den Zusammenhang der Rückenrinne mit dem Urmunde geleugnet und beide Bildungen in ihrer Genese für vollkommen unabhängig von einander erklärt. Die Rinne soll nach HERTWIG's damaligen Angaben stets durch einen queren Wulst vom Urmunde getrennt sein. Diese Beobachtung trifft für manche Fälle auch bei Ceratodus zu; die Urdarmnaht läuft eben zuweilen bei ihrem Austritt aus dem offenen Urmund eine Strecke genau im Niveau der Oberfläche und liegt oft (nicht immer) erst weiter dorsalwärts im Grunde einer flachen Rinne, HERTWIG's Rückenrinne. Die characteristische eigentliche Naht finde ich aber auch in HERTWIG's neuesten Untersuchungen nicht beschrieben.

Uebrigens gab VAN BAMBEKE (2) schon im Jahre 1880 jener Rückenrinne (sillon médian ou dorsal) eine ähnliche Deutung wie die, zu der HERTWIG neuerdings gelangt ist, und hat der belgische Forscher schliesslich gegen den von verschiedenen Seiten erhobenen Widerspruch Recht behalten. Aus seiner damaligen Beschreibung und aus den Worten eines neueren Aufsatzes (3) geht hervor, dass mit seinem »sillon médian« die Furche gemeint ist, in deren Grunde bei Ceratodus die Nahtlinie liegt, nicht aber die äussere Nahtlinie selbst. Er sagt nämlich: »le sillou se présente sous forme de V, dont le sommet plus ou moins arrondi correspond au fond de la dépression.« »Le sillon médian ou raphé gastrulaire se confond, par conséquent, en arrière avec la partie encore persistante du prostoma linéaire (sillon primitif).«

Dass nun aber auch die thatsächlichen Verhältnisse bei den Amphibien genau ebenso liegen, wie bei Ceratodus, und auch bei ihnen eine wirkliche Nahtlinie äusserlich sichtbar ist, wird durch die vortrefflichen Zeichnungen einer Arbeit v. ERLANGER's bewiesen (4, Tafel XV, Fig. 4—7). ERLANGER spricht zwar immer von einem Primitivstreif, den er aus der dorsalen Rinne des fast ganz verschlossenen Urmundes »hervorwachsen« lässt, und sagt: »Der hinterste [2]) Theil des Primitivstreifs wird wohl im Bereich des dorsal verwachsenen

1) Ich brauche wohl nicht besonders darauf aufmerksam zu machen, dass meine Beobachtungen bei Ceratodus für die Richtigkeit der ROUX'schen Anschauung von der Verschiebung des (offenen) Urmundes um 170° gegen die Hauptmasse des Eies sprechen.

2) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Theiles des Urmundes liegen, jedoch lässt sich das nicht genau angeben, da die dorsale Rinne, welche aus der Verwachsung des Urmundes entstand, sich allmählich abflachend unmerklich in den Primitivstreif übergeht.«

Aus seinen Zeichnungen geht aber deutlich hervor, dass er die eigentliche Naht gesehen hat, während er die wohl sicherlich auch vorhandene Furche nicht mit darstellt. Sehr mit Unrecht also kritisiren ROBINSON und ASSHETON (30, p. 459) gerade diesen Theil von ERLANGER'S Beobachtungen. Aus den ERLANGER'schen Zeichnungen der Eioberflächen, zusammengehalten mit durch Schnitte gewonnenen Feststellungen VAN BAMBEKE'S, wird zur Evidenz bewiesen, dass auch bei Amphibien ein vom After bis zum queren Gehirnwulst reichender, nahtförmig verschlossener Urmund vorhanden ist, und auch, wie man aus dem Vergleich der ERLANGER'schen Figuren 4—6 ersehen kann, dass die Ausdehnung des Urmundes im Laufe der Entwickelung allmählig in derselben Weise zunimmt, wie wir sie oben bei Ceratodus kennen gelernt haben und wie sie den Anforderungen der »Urmundtheorie« entspricht. Allerdings zeichnet ERLANGER keine gezackte Nahtlinie, wie ich sie bei Ceratodus beobachtet habe. Ich möchte aber fast annehmen, dass eine nochmalige Untersuchung eine ähnliche Structur der Urmundnaht auch bei Amphibien ergeben wird. Beiläufig sei bemerkt, dass die Bildung nicht leicht wahrnehmbar ist und auch von mir anfangs übersehen wurde. Seitliche Beleuchtung mittelst einer Sammellinse lässt sie deutlicher hervortreten.

Im Stadium 19 beginnen sich die Medullarwülste zu erheben und bald umgreifen sie in der auch für Amphibien characteristischen Biscuitform den verlötheten wie den offenen Urmund. Am deutlichsten ist anfangs die Erhebung an den vorderen seitlichen Theilen, während die Erhebung der vorderen queren Verbindung derselben (queren Gehirnwulst) unbedeutend später erfolgt. Bald schreitet die Erhebung dann nach hinten hin fort (Stadium 20, 21); am spätesten wird der offene Abschnitt des Urmundes umwallt (Tafel III, 23 *h*).

Erhebung des Embryo über den Dotter (Tafel III).

Tafel III stellt die Erhebung des Embryo über den Dotter dar. In dieser Periode vollzieht sich das Zusammenwachsen der Medullarwülste zum Medullarrohr, die Bildung der drei primären Hirnblasen und der Augenausstülpung und gleichzeitig das Auftreten der Segmentirung. Diese Vorgänge verlaufen für die äussere Betrachtung in einer so sehr mit den Amphibien übereinstimmenden Weise, dass wir uns über dieselben kurz fassen können.

Die in Stadium 22 und 23 noch weit von einander entfernten Medullarwülste rücken rasch gegen die Mitte zusammen und haben sich in Stadium 24 schon fast bis zur Berührung an einander gelegt. Nur im hintersten Abschnitt im Bereich des offenen Urmundes kommt es niemals zu einer nahen Aneinanderlagerung (24 *h*), vielmehr bleiben dort die beiden Wülste d a u e r n d von einander getrennt (25 *h*, 26 *h*, 27 *h*) und fliessen erst h i n t e r dem Urmund zusammen (25 *h*—27 *h*). In der Tiefe des rautenförmigen Schlitzes, den sie zwischen sich offen lassen, können wir auf allen Stadien eine Oeffnung erblicken, die augenscheinlich der Urmundöffnung entspricht. Bei blosser Betrachtung der Oberflächenverhältnisse hat es den Anschein, als ob aus dieser Urmundöffnung direct der After hervorginge (*a* in 28 *u*). Es ist aber sehr möglich, dass der Vorgang ein etwas complicirterer ist, und verschiebe ich die gründliche Erledigung der Frage nach der Bildung des Afters, des Canalis neurentericus und der Schwanzknospe auf die nächste Abhandlung, die unter Zuhilfenahme der Schnittmethode dem genaueren Studium der ersten Entwickelungsstadien gewidmet sein soll.

Eine bemerkenswerthe Thatsache ist beim Schluss des Medullarrohrs noch zu erwähnen. Solange die sich zusammenlegenden Medullarwülste noch einen Einblick in das Innere des sich bildenden Rohres gestatten,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sieht man am Boden desselben die Urmundnaht bestehen bleiben (besonders deutlich bei *22 o* und *23 o*), und selbst bei schon geschlossenem Rohre kann man zuweilen in dem am Hinterende offenbleibenden Schlitz die vom offenen Urmunde aus nach vorn ziehende Naht erkennen (*27 h*). Die Urmundnaht durchläuft also den ganzen Boden des Medullarrohrs der Länge nach, und das Medullarrohr besitzt zwei wirkliche Längsnähte: eine ventrale, nämlich die Urmundnaht, und eine dorsale, welche durch das Zusammenlegen und Verwachsen der Medullarwülste entsteht.

Die Verlöthung der aneinander gelegten Medullarwülste in der Mittellinie (dorsale Längsnaht) erfolgt rasch von vorn nach hinten (24—27); dabei sind die vorderen Abschnitte den hinteren meist nur unbedeutend in der Entwickelung voraus. Noch während dieser Process sich vollzieht, beginnen sich die vorderen Abschnitte der Medullarrohrwandung blasenartig aufzublähen (*26 o*, *27 o*), und bald kann man die drei primären Hirnblasen sowie die paarigen Augenblasen deutlich unterscheiden (*vh*, *mh*, *hh* und *oc* bei Stadium *28 o*).

Auch die Segmentirung des Embryo ist mittlerweile deutlich geworden. Das früheste Stadium, auf welchem ich eine solche wahrnehmen kann, ist Stadium 24. Dasselbe besitzt aber schon eine grössere Zahl von Segmenten. Ueber die Segmentirung der jüngeren Stadien haben Schnitte Auskunft zu geben, da das Object für eine Entscheidung dieser Frage durch Oberflächenbetrachtung nicht günstig ist. Auf Stadium 28 hat der Embryo sich schon sehr deutlich vom Dotter abgehoben; er besitzt eine grössere Anzahl (über 22) Segmente; am Kopfe treten die Augenblasen deutlich hervor.

Ausbildung des Embryo (Tafel IV und V).

Die jetzt zu schildernde Entwickelungsperiode umfasst die Stadien, auf welchen sich das Vorderende des Embryo vom Dotter abzuheben beginnt (29, 30), bis zur vollen Ausbildung des Embryo (40). Auf letzterem Stadium liegt der Embryo meist noch in der Eihülle und zwar in gekrümmter Körperhaltung und führt ab und zu spontane Bewegungen aus; auch reagirt er prompt auf äussere Reize. Um diese Zeit ist die Hülle gelockert, und man kann den Embryo dann aus derselben befreien, ohne ihn in seiner Weiterentwickelung zu schädigen.

Im Anfange dieser Entwickelungsperiode sind die Embryonen ebenso wie die Eier und alle bisher geschilderten Stadien im lebenden wie im abgetödteten Zustande völlig undurchsichtig; künstliche Aufhellung gelingt in diesen Stadien nicht. Dagegen kann man die Embryonen 34—37 künstlich aufhellen; die Figuren, die nach künstlich aufgehellten Objecten dargestellt sind, findet man durch Zusatz des Buchstaben *x* zur Nummer des Stadiums gekennzeichnet. Von Stadium 38 an werden die Embryonen durchscheinend, wenn man sie in lebendem Zustande bei durchfallendem Lichte betrachtet. Beim Absterben werden die Thiere wieder undurchsichtig. Diese Durchsichtigkeit erhält sich bis zum Stadium 43; dann verschwindet sie in Folge der starken Pigmentirung der Haut.

Von Stadium 29 bis Stadium 40 macht der Embryo bedeutende Gestaltveränderungen durch, die in hervorragendem Maasse auf seine fortschreitende Abhebung vom Dotter begründet sind. Als das Characteristische dieser Gestaltveränderung ist der Umstand zu bezeichnen, dass sich hauptsächlich das vordere Drittel vom Dotter abhebt, während die hinteren zwei Drittel auf dem Dotter liegen bleiben und die nahezu kugelige Masse reifenförmig umfassen (Stadium 30—34). In den jüngeren Stadien 30—32 folgt die Embryonalaxe dabei nicht genau dem Meridian der Dotterkugel, sondern zeigt eine leichte Abweichung nach rechts; die Axe liegt dann nicht in einer Ebene, sondern zeigt die Andeutung einer spiraligen Drehung (Stadium 32). In etwas älteren Stadien aber ist diese Drehung verschwunden, und die Embryonalaxe liegt genau über einem Meridian der Dotterkugel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(34). In älteren Stadien (36 und 37) ist die Dottermasse nicht mehr ganz oder nahezu kugelig, sondern mehr ellipsoidisch; der Embryo zeigt auch dann noch eine deutliche Krümmung seiner Axe gegen die Dottermasse zu. In den Stadien 38 bis 40 vollzieht sich die Streckung der Embryonalaxe, und der Dotter springt dann wanstförmig an der Ventralseite des gerade gerichteten Embryo hervor (40). Während aller dieser Umgestaltungen hat sich aber das Hinterende nur sehr unbedeutend vom Dotter abgehoben, wie man aus Fig. 39*u*, 40*s* ersehen kann.

Ein ähnliches Verhalten des Embryo zum Dotter, wie das eben geschilderte, finden wir unter den Wirbelthieren noch bei Petromyzonten und Amphibien. Auch bei ihnen hebt sich wesentlich nur das Vorderende des Embryo vom Dotter ab, das Hinterende bleibt auf ihm liegen. Bei Petromyzon (36 und 21) ist dabei in späteren Stadien der Schwerpunkt der Dottermasse noch weiter nach hinten gerückt als bei Ceratodus, und der Dotter bleibt bis zu seiner Resorption im hintersten Körperabschnitt liegen, so dass ein Abheben des Hinterendes überhaupt unterbleibt, was wohl mit auf die sehr unbedeutende Schwanzentwickelung von Petromyzon zurückzuführen ist. Bei Amphibien, besonders bei Urodelen (Triton, Siredon), liegen die Verhältnisse in allen wesentlichen Punkten ähnlich wie bei Ceratodus (vgl. besonders Van Bambeke No. 2, Pl. XI und XII). Selbst bei dem stark vergrösserten, sehr dotterreichen Ei von Salamandra erfolgt die Abhebung der vorderen Körperhälfte vom Dotter viel früher als die der hinteren; schliesslich hebt sich allerdings auch die letztere ab, und der Dotter bildet einen sackartigen Anhang der Körpermitte.

Ziehen wir nun aber die Ganoiden zum Vergleich herbei, welche ebenfalls dotterarme Eier mit nahezu totaler Furchung besitzen, so finden wir hier wesentlich andere Verhältnisse des Embryo zum Dotter. Bei Lepidosteus (1), sowohl wie bei Acipenser (33) hebt sich das Vorderende nur in seinen vordersten Abschnitten, dagegen die ganze hintere Hälfte des Embryo vom Dotter ab. Letzterer bildet in älteren Stadien einen sackartigen Anhang der vorderen Körperregion. Hierdurch erhält der Ganoidenembryo und die Ganoidenlarve eine Gestalt, die der des auf gleicher Entwickelungsstufe stehenden Ceratodusembryo in hohem Grade unähnlich ist.

Schon im Beginn der uns beschäftigenden Entwickelungsperiode bemerkt man das Auftreten von seichten, wenig deutlichen Furchen und Wülsten; es ist die erste Andeutung der Visceralspalten und Visceralbögen (30—34 *vscr. r*). In den Stadien 30—32 sehe ich zwei derartige Furchen; in späteren Stadien steigt die Zahl auf drei, vier, fünf und mehr. Dann (36—40) treten Wülste wie Furchen deutlicher hervor, besonders in den vorderen Abschnitten; nach hinten zu werden diese Bildungen aber so undeutlich, dass es fast auf keinem der Stadien bis einschliesslich Stadium 40 möglich ist, eine ganz bestimmte Angabe über die jedesmal letzten zu machen und ihre Zahl genau zu bestimmen. Selbst auf Stadium 40 ist noch keine Spalte wirklich durchgebrochen; der Durchbruch der schon angelegten und die Anlage der hintersten Furchen erfolgt vielmehr erst, nachdem die Region vom Kiemendeckel überwachsen ist. Letzterer zeigt sich zuerst auf Stadium 40 als eine nach hinten wachsende Falte (*oprc*). Der Bogen, der dieser Falte zur Basis dient, ist der Hyoidbogen. Vor der Opercularerhebung erblicken wir die Andeutung zweier weiterer Bögen; hinter ihr treten die drei nächsten Bögen deutlich hervor; die noch weiter hinten gelegenen sind erst in Ausbildung begriffen.

Es wird natürlich Sache der Untersuchung mittelst der Schnittmethode sein, ganz genaue Angaben über die Anlage der Visceralbogen und -spalten auf den uns hier beschäftigenden Stadien zu machen. Durch blosse Oberflächenuntersuchung ist dies nicht möglich.

Die erste äussere Andeutung der Vorniere tritt uns auf Stadium 30 in Gestalt eines kleinen Höckers (*prn*) entgegen. Dieser Höcker entspricht seiner Längenausdehnung nach etwa drei Körpersegmenten. In etwas späteren Stadien, die künstlich aufgehellt sind (35*x*, 36*x*, 37*x*), sowie in den noch späteren, die in lebendem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zustande bei durchfallendem Lichte durchscheinend sind, kann man die Kanäle der Vorniere erkennen; in den jüngeren Stadien tritt dabei eine gewisse Segmentation zu Tage. Es scheinen drei Vornierensegmente zur wirklichen Entfaltung zu kommen (37 *x*); in jüngeren Stadien erblickt man aber Spuren eines vierten vordersten Segments, das wohl bald in der Entwickelung zurückbleibt. In älteren Stadien ist äusserlich von einer Segmentation nichts mehr wahrzunehmen; die ganze Vorniere bildet einen Knäuel von Kanälchen (38—40). Die optischen Verhältnisse gestatten es nicht, den Vornierengang weiter nach hinten zu verfolgen.

Das Herz bemerkt man beim lebenden Thiere zuerst auf Stadium 38 als einen langgestreckten Schlauch, der schon Andeutungen einer Scheidung in Kammer und Vorkammer erkennen lässt. Das Säckchen ist durch röthliche Farbe ausgezeichnet, die durch den rothen Blutinhalt bedingt ist, und führt lebhafte rythmische Contractionen aus. Bei künstlich anfgehellten Embryonen ist das Herz schon auf früheren Stadien sichtbar (34—37 *cor*). Auf Stadium 40 hat sich die Scheidung in Kammer und Vorkammer fertig vollzogen, und deutlich tritt jetzt hier auch der Anfang der primitiven Aorta (*ao*) (Truncus arteriosus) hervor.

Bedeutende Veränderungen macht das Nervensystem in der uns beschäftigenden Entwickelungsperiode durch. Auf Stadium 28 liessen sich die drei primären Hirnblasen unterscheiden.

Auf Stadium 34 hat sich die Sonderung des primären Vorderhirns in Grosshirn (*gh*) und Zwischenhirn (*zh*) vollzogen. Von der gegen das Mittelhirn zu abfallenden, also später hinteren Wand des Zwischenhirns sieht man in der Medianebene einen Strang zur Körperoberfläche ziehen: es ist die Epiphyse (*ep*). Die genauere Feststellung der Beziehungen dieses Gebildes zur Körperdecke sei der späteren specielleren Untersuchung vorbehalten. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass sich die vorspringende Epiphyse bei der Oberflächenbetrachtung nicht bei allen Embryonen mit gleicher Deutlichkeit nachweisen lässt. Ich habe sie immer nur da dargestellt, wo das der Zeichnung zu Grunde liegende Object sie deutlich zeigte (besonders 34 *x*, 36 *x*, 41 *s*, 43 *s*).

Die Sonderung des primären Hinterhirns in Kleinhirn und Nachhirn vollzieht sich erst später; in Stadium 40 ist die erste Andeutung wahrnehmbar.

Die Ausstülpung der Augenblasen erfolgte auf Stadium 28. Bald darauf beginnt die Bildung der Linse (Stadium 30). Das Einwachsen der Glaskörperanlage in das Auge vollzieht sich von Stadium 34—37. Auf diesen Stadien bemerkt man den primären Augenspalt. Auf Stadium 38 ist derselbe wieder geschlossen.

Etwa gleichzeitig mit der Entstehung der Linse erfolgt die Einstülpung des Hörbläschens (Stadium 30, *au. v.*). Lange Zeit bleibt das Bläschen durch den Ductus endolymphaticus (*d. e.*) mit der Aussenwelt in Communication. Erst auf Stadium 40 erfolgt die Rückbildung des Ductus endolymphaticus, die vom Hörbläschen nach aussen zu fortschreitet. Auf den Stadien 40—42 sind von der Mündung des Ductus endolymphaticus noch Spuren erhalten; die Verbindung derselben mit dem Hörbläschen ist aber verschwunden.

In den Stadien 34 bis 39 kann man bei günstigen Objecten (cf. bes. 34 *x* und 36 *x*) eine Ganglienmasse vor- und abwärts von dem Hörbläschen wahrnehmen; sie gehört dem Acustico-facialis an. In beträchtlichem Abstande vorwärts davon, direct über (dorsal von) dem Auge bemerkt man die noch voluminösere Ganglienmasse des Trigeminus.

Besonderes Interesse beansprucht die Anlage und weitere Ausbildung des Geruchorgans, an die sich wichtige Veränderungen der äusseren Configuration des Kopftheils des Embryo knüpfen, und die bei der Gestaltung der Physiognomie von Bedeutung ist.

Die erste Andeutung der Riechgruben macht sich auf Stadium 29 (*ol*) bemerklich. Der Mund ist auf diesen Stadien noch nicht durchgebrochen; es findet sich aber an der Stelle seines späteren Durchbruchs eine tiefe Einbuchtung, die wir als Mundbucht bezeichnen. Von jeder der Riechgruben zieht nun zunächst eine schmale Furche schräg abwärts gegen die Mundbucht, und in späteren Stadien (30, 31) laufen beide Furchen in der Mittellinie zusammen. So ergiebt sich dann eine nur leicht gebogene Rinne, die die Tiefe der einen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Riechgrube mit der anderen verbindet. Später vertieft sich die Rinne und nimmt eine mehr winkelige Krümmung an (Stadium 32). In noch späteren Stadien verstreichen die mittleren Partien der Furche wieder mehr und es bleiben nur die beiden, von wulstigen Rändern umzogenen Riechgruben übrig, die beide medianwärts gegen die Mundbucht eine seichte Furche entsenden. Auf Stadium 34 und 35 macht sich auf Ansichten von unten die paarige Unterkieferanlage bemerklich und wird auf den Stadien 38, 39 und 40 noch deutlicher.

Entwickelung des jungen Fisches nach dem Ausschlüpfen.

(Tafel VI, VII, VIII.)

Gleich nach dem Ausschlüpfen hat der junge Fisch das auf Figur 41 und 42 wiedergegebene Aussehen. Man kann ihn nicht wohl als eine Larve bezeichnen, da er sich von späteren Stadien, die im Wesentlichen die Züge des ausgebildeten Thieres wiedergeben (Stadium 48), nur durch die weniger weit fortgeschrittene Ausbildung, nicht aber durch irgend welche besondere Merkmale unterscheidet, die man als larvale bezeichnen könnte. Doch ist das Thier auf Stadium 41 noch ganz unentwickelt. Der Mund ist noch nicht nach aussen durchgebrochen, ebensowenig die Kiemenspalten, die Kiemenbogen tragen noch keine Kiemen, von den Extremitäten ist keine Spur zu entdecken. Das Thierchen liegt für gewöhnlich bewegungslos auf dem Grunde auf einer Seite; wenn beunruhigt, schwimmt es planlos eine kurze Strecke davon, um sich gleich wieder herabsinken zu lassen.

Die Stadien 41 und 42 stellen junge Fischchen gleich nach dem Ausschlüpfen dar; am Ende der ersten Woche ist etwa Stadium 44 erreicht, am Ende der zweiten Stadium 45, im Laufe der vierten Stadium 46 und nach sechs Wochen Stadium 47. Auf letzteren Stadien verhalten sich die Thierchen schon viel lebhafter; sie schwimmen spontan umher und liegen in natürlicher Haltung auf dem Grunde. Da auf Stadium 47 der Dotter aufgebraucht ist, bedürfen die Fischchen jetzt Nahrungszufuhr von aussen. Ich suchte ihnen dieselbe dadurch zu verschaffen, dass ich ihnen täglich frische Wasserpflanzen brachte, in deren Gewirrr sich massenhafte winzige Wasserthiere befanden. Die Fischchen wuchsen aber von nun an nur sehr langsam, und es ist möglich, dass die Langsamkeit der Weiterentwickelung auf den Mangel geeigneter Ernährung zurückzuführen ist. Stadium 48 ist volle 4 Wochen älter als Stadium 47 und stellt einen jungen, fast drei Monate alten Fisch dar, wenn wir die Entwickelung innerhalb der Gallerthülle mitrechnen.

Stadium 41 bis 43 sind in lebendem Zustande die durchscheinendsten der ganzen Entwickelung. Man sieht fast alle Organe durchschimmern und kann ganz gut den Kreislauf beobachten. Von Stadium 44 an wird die Pigmentirung der Haut so intensiv, dass sie die Durchsichtigkeit beeinträchtigt, und die älteren Stadien werden wieder ganz undurchsichtig. Der Grund, dass die Stadien 38 bis 43 transparenter sind als jüngere Stadien, liegt darin, dass bei ihnen der Dotter, der die Gewebe jüngerer Stadien völlig undurchsichtig macht, schon zum grossen Theile aufgebraucht ist. Doch zeigen Schnitte einen ziemlichen Dotterreichthum der Gewebe auch bei ihnen.

Die Veränderungen der äusseren Körperform von Stadium 41 bis 48 studirt man am besten durch Betrachtung der Figuren; es hat keinen Zweck, dieselben ausführlich zu beschreiben. Die Hauptveränderungen werden bedingt durch stärkere Entwickelung des Schwanzes (Stadium 43), durch völliges Ueberwachsen der Kiemenregion durch das Operculum (Stadium 43 bis 46), durch die Schnauzenbildung (Stadium 44 bis 47), durch die allmählige Resorption des Dotterinhalts des Darms (Stadium 46 bis 48), endlich durch das Hervorsprossen der Extremitäten (Stadium 45 bis 48).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das erste Auftreten des Operculums als einer nach hinten gerichteten Falte erfolgt auf Stadium 40. Von Stadium 41 bis 45 überwächst es die ganze Kiemenregion, ohne dass bis dahin ein Durchbruch der Kiemenspalten stattgefunden hätte. Der Durchbruch der Kiemenspalten und die Bildung der Kiemen erfolgt erst, nachdem sich die Bedeckung der Kiemenregion durch das Operculum vollzogen hat, also von Stadium 45 bis 46. In Figur 46 *u* sieht man die eben angelegten Kiemenblättchen (*br*) eben unter dem Operculum hervorsehen; bei 47 *u* sind sie völlig verdeckt. Es findet also bei Ceratodus zu keiner Zeit Entfaltung larvaler Kiemen (sogenannter äusserer Kiemen) statt, wie wir sie bei manchen Selachiern, Ganoiden (Polypterus), Teleostiern und den Amphibien beobachten.

Vorniere und Herz sind etwa bis zum Stadium 44 von aussen her sichtbar; ihr specielles Verhalten muss auf Schnitten studirt werden. Auf Stadium 41 bis 44 nimmt man zwischen Pericard und Anfang des Darms die Anlage der Leber (*hep*) wahr. In Stadium 47 ist der Dotterinhalt des Darms resorbirt, und der junge Fisch nimmt jetzt von aussen Nahrung auf. Die Spiralklappe verleiht um diese Zeit dem Darm sein eigenthümliches Gepräge (*spd* bei 47 *s* und 48 *x*).

Wichtige Umbildungen hat noch die Mund- und Nasenregion des jungen Fisches durchzumachen. Auf Stadium 40 sahen wir die Riechgruben jederseits in eine seichte, medianwärts gegen die Mundbucht ziehende Furche auslaufen. Die Ränder der Gruben springen wulstartig über das Niveau empor. Der Mund ist noch nicht nach aussen durchgebrochen. Auf Stadium 43 erfolgt der Durchbruch des Mundes. Zwischen den Riechgruben und dem soeben durchgebrochenen Munde in der Tiefe der Mundbucht treten jetzt ein paar plattenförmige Gebilde hervor, die in der Mittellinie zusammenstossen. Die weitere Entwickelung lehrt, dass aus ihnen die Decke der Mundhöhle wird und auf ihnen die sogenannten Vomer- und Pterygopalatinalzähne entstehen. Ich gebe ihnen den indifferenten Namen der Munddachplatten (*mdpl*). Ich trage nämlich einiges Bedenken, sie als Oberkieferfortsätze zu bezeichnen, da man doch bei Fischen von einem Oberkiefer in dem Sinne des Oberkiefers der höheren Wirbelthiere nicht reden darf. Die Zähne, die später auf diesen Bildungen auftreten (47 u^2, 48 u^2), liegen medial von den inneren Nasenlöchern, es sind Vomer- und Palatinalzähne, und es kann leicht zu Missverständnissen führen, wenn man sie als Oberkieferzähne bezeichnet. Auf diese Fragen wird später bei der genaueren Untersuchung der Skeletentwickelung näher eingegangen werden. Zur Zeit erscheint es zweckmässig, einen indifferenten Namen zu wählen und die Frage, ob und inwieweit diese Fortsätze den Oberkieferfortsätzen der höheren Vertebraten homolog sind, offen zu lassen.

Bis zu Stadium 43 bildet die Mundbucht eine an den Seiten offene Einsenkung. Auf Stadium 44 ist eine seitliche Abgrenzung durch Ausbildung je eines von der Riechgrube zum unteren Mundrande ziehenden Saumes erzielt (*s* auf Fig. 45 *u*, 46 *u*). Indem nun der untere Mundrand seitlich an Ausdehnung gewinnt, der Abstand zwischen den Riechgruben sich aber nicht ändert, verläuft jener Saum nicht mehr genau abwärts, sondern er läuft von vorn innen nach hinten aussen.

Die Furche, die von jeder Riechgrube auf früheren Stadien (*nf* 29—35) medianwärts gegen die Mundbucht herabzog, erhält dadurch, dass sie an der Innenseite jenes Saumes liegt und im Laufe der Entwickelung seinem Lagewechsel folgt, zunächst einen geraden Verlauf (44 *u*); später verläuft auch sie schräg von vorn innen nach hinten aussen (45 *u*, 46 *u*, 47 *u*). Sie liegt dabei fortdauernd innen von jenem Saume; rückt aber allmählig mehr in die Tiefe (46 *u*, 47 *u*). In Stadium 47 beobachtet man, dass sich die Ränder der Furche in deren mittleren Abschnitten gegen einander einrollen; auf Stadium 48 (cf. Tafel VII, 48 u^2) sind sie verwachsen. Die Furche bildet jetzt ein Rohr, das sich nach vorn und nach hinten öffnet. Die vorderen Oeffnungen bezeichnen wir als die vorderen oder äusseren, die hinteren Oeffnungen als die hinteren oder inneren Nasenlöcher (*n. ex.* und *n. int.* auf Fig. 48 u^2).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die paarigen Munddachplatten (*mdpl*) (sogenannte Oberkieferfortsätze) von Stadium 43 und 44 sind auf Stadium 45 verwachsen. Es erheben sich jetzt auf ihnen warzenähnliche Vorragungen, die Anlagen der Zähne (45 *u*, 46 *u*). Klappt man den Unterkiefer zurück, so sieht man das auf Fig. 47 u^2 dargestellte Bild. Zunächst liegen vorn rechts und links von der Mittellinie ein paar warzenförmige Hervorragungen: die Anlagen der Vomerzähne (*vd*). Dahinter folgt in einigem Abstande die Anlage der Pterygopalatinalzähne. Es finden sich jederseits 6 getrennte Höckeranlagen, die auf der Munddecke in Form eines nach vorn convexen Bogens aufgestellt sind. Auf Stadium 48 (cf. Tafel VII Fig. 48 u^2) hat die basale Verschmelzung der je 6 Höcker zu einer einheitlichen Zahnplatte begonnen; die sechs Spitzen aber sind frei geblieben; aus ihnen werden die sechs Zacken der Zahnplatten.

Als oberen Mundrand (nicht sehr passend auch Oberlippe genannt) haben wir bei den Dipnoern eine gekrümmte Linie zu setzen, deren Kuppe durch die vordere Grenze der Vomerzähne bezeichnet wird. Der obere Mundrand fällt entwickelungsgeschichtlich ungefähr mit der vorderen Grenze der Munddachplatten (sogenannten »Oberkieferfortsätze«) zusammen. Die äusseren Nasenlöcher liegen vor, die inneren hinter jener Linie.

In neuer Zeit haben sich besonders His (16) und Keibel (19) bemüht, die Bildung der Physiognomien der niederen und höheren Wirbelthiere (Bildung des Mundrandes, Nasen- und Gaumenbildung) zu vergleichen. Diese an sich gewiss dankenswerthen Untersuchungen sind jedoch so lange nicht im Stande, den Gegenstand völlig aufzuklären, bis nicht gezeigt ist, inwieweit die sogenannten Oberkieferfortsätze der Fische mit den Oberkieferfortsätzen der höheren Wirbelthiere verglichen werden können. Ich lasse also alle diese Fragen vorläufig auf sich beruhen.

Am Centralnervensystem treten auf Stadium 41 bis 44 die fünf secundären Hirnblasen: Grosshirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Kleinhirn und Nachhirn deutlich hervor. Die Epiphyse sieht man besonders deutlich auf Fig. 41 *s* und 43 *s*.

Das Auge nimmt von Stadium 41—47 fortdauernd an Grösse zu; auf Stadium 48 erscheint es wieder kleiner, da es dann mehr in die Tiefe gerückt und ein grösserer Theil des Bulbus bedeckt ist.

Auf Stadium 41 und 42 erblickt man noch ein Rudiment des Ductus endolymphaticus und zwar seine Mündung nach aussen. Auf späteren Stadien ist auch diese verschwunden. Die Schicksale des Riechorgans wurden oben geschildert.

Auf Stadium 41 und 42 ist die Pigmentirung der Haut nur eine sehr schwache und ganz auf die Dorsalseite beschränkt. Auf Stadium 43 ist sie viel stärker ausgesprochen und beginnt auch auf die Ventralseite überzugreifen. Auf Stadium 44 beginnt die Transparenz abzunehmen, auf Stadium 45 ist der Embryo in Folge der starken Pigmentirung ganz undurchsichtig geworden.

Das erste, was vom Seitenorgansystem auftritt, ist auf Stadium 43 ein von Pigment freier Längsstreifen, der, hinter dem Operculum beginnend, zunächst bis zur Körpermitte reicht (*ll*). In den folgenden Stadien nimmt seine Ausdehnung nach hinten successive zu, und auf Stadium 46 ist die Schwanzspitze erreicht. Dieser Streifen entspricht dem am Ectoderm caudalwärts wachsenden Ramus lateralis nervi vagi.

Ein ähnlicher Streifen, der als eine Fortsetzung des eben beschriebenen nach vorn zu betrachten ist, und der Aesten vorderer Hirnnerven entspricht, umzieht im Bogen die dorsale Grenze des Operculum und bildet einen weiten Kreis um das Auge.

Die Anlagen der Endhügel der Seitenlinie treten erst erheblich später hervor. Zuerst bemerkt man sie auf Stadium 46 als kleine, warzenförmige Erhebungen, die auf dem Längsstreifen oder in seiner nächsten Umgebung liegen. Auf Stadium 47 und 48 sind sie deutlicher wahrzunehmen. Man kann dann am Rumpfe drei einigermaassen regelmässige Längsreihen von Endhügeln unterscheiden (eh_1, eh_2, eh_3). Die mittlere Reihe eh_2 liegt ziemlich genau auf dem Längsstreifen des Ramus lateralis, die obere eh_1 etwas darüber, die untere eh_3

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

etwas darunter. Hier und da finden sich noch über eh_1 und unter eh_3 vereinzelte Endhügel verstreut. Von einer eigentlichen segmentalen Anordnung kann man auf den Stadien, auf denen diese Gebilde äusserlich sichtbar werden, nicht reden. Jedem Segment gehören in jeder Reihe meist ein oder zwei solcher Hügel an; in der untersten Reihe eh_3 stehen dieselben im Allgemeinen am dichtesten. In grosser Zahl und unregelmässiger Anordnung finden sich die Endhügel am Kopfe in der Umgebung des Auges und an der Basis des Kiemendeckels (vgl. besonders 47 *s*).

Die eben geschilderte Entwickelung des Seitenorgansystems bei Ceratodus stimmt in allen wesentlichen Beziehungen mit den bei Amphibien, Ganoiden und Teleostiern bekannt gewordenen Entwickelungsvorgängen überein. Besonders bemerkenswerth ist die übereinstimmende Entwickelungsart des Ramus lateralis nervi vagi und das erheblich spätere Auftreten der Endhügel. Auf die eigenthümliche Anordnung der Endhügelreihen an Kopf und Rumpf, die in den verschiedenen Klassen nicht völlig übereinstimmt, wird bei der speciellen Ausarbeitung des Capitels Haut und Sinnesorgane noch näher eingegangen werden.

Andeutungen der Schuppen treten zuerst auf Stadium 45 *(sq)* hervor; auf Stadium 46 sind sie in Folge der stärker werdenden Pigmentirung nur noch sehr schwer wahrzunehmen.

Die erste Spur der vorderen Extremität tritt auf Stadium 45 als eine minimale Hervorragung am vorderen Abschnitte des Rumpfes etwas ventralwärts von der Mittellinie auf *(p. pct.)*. Diese kleine Verdickung ist durch Abwesenheit von Pigment und demzufolge durch hellere Farbe ausgezeichnet. Auf Stadium 46 hat sie sich zu einem nach hinten vorspringenden Knöspchen vergrössert, auf Stadium 47 hat sie Flügelform angenommen und zeigt im Stadium 48 die Form der ausgebildeten Brustflosse. Im Stadium 47 tritt der Hauptstrahl als eine noch ungegliederte Verdickung des centralen Bindegewebes hervor. Von Seitenstrahlen ist noch keine Spur wahrzunehmen. Im Stadium 48 hat sich der Hauptstrahl in einen gegliederten Knorpelstab verwandelt (48 cf. Fig. 48 *s* und 48 *x*). An der Basis treten die ersten Seitenstrahlen auf. Dieselben sind auf den Figuren nicht wahrzunehmen, weil die Basis der vorderen Extremitäten jetzt von dem mächtig entfalteten Kiemendeckel überdeckt ist. Natürlich wird die Entwickelung der Extremität in den späteren Mittheilungen ganz ausführlich dargelegt und durch Abbildungen illustrirt werden.

Erheblich später als die Brustflosse entwickelt sich die Bauchflosse *(p. abd.)*. Die erste Spur derselben ist auf Stadium 47 wahrzunehmen; man bemerkt dann gerade über der Stelle, wo der Darm sich winklig krümmt und als Enddarm zum After verläuft, eine kleine Verdickung, die derjenigen ähnelt, die auf Stadium 45 das erste Auftreten der Brustflosse bezeichnete. Im Stadium 48, also einen Monat später, hat sich die Verdickung zu einem kleinen Knöspchen vergrössert. Der Vergleich beider Figuren zeigt, dass das Wachsthum der Bauchflosse ein überaus langsames ist. Eine Verbindung der Brustflosse mit der Bauchflosse durch eine Längsleiste oder auch nur durch eine Linie besonders ausgezeichneter Zellen, wie sie bei manchen Selachiern beobachtet worden ist, lässt sich auf keinem Stadium nachweisen.

Schluss.

Die oben gegebene Schilderung der äusseren Entwickelung des Ceratodus Forsteri hat ergeben, dass dieses Thier einen eigenartigen Entwickelungsgang durchmacht, wie er sich nach der selbständigen Stellung der Dipnoerklasse von vorn herein erwarten liess. Nach abwärts in der Wirbelthierreihe schliesst sich die Ceratodusentwickelung am nächsten an die Petromyzonten, nach aufwärts, und zwar noch enger, an die Amphibien an. Viel abweichender ist die Entwickelung der übrigen eigentlichen »Fische«. Ich folgere daraus, dass die Ent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wickelung der letzteren besonders in den jüngeren Stadien durch Anwachsen des Dotters stark cänogenetisch modificirt ist. Dass aber die ursprüngliche Einfachheit der Entwickelung von Dipnoern und Amphibien erst secundär wiedergewonnen ist, halte ich für einen unberechtigten Schluss. Viel näher liegend ist die Vorstellung, dass die Urformen der Selachier dotterarme Eier und eine weniger modificirte Entwickelung besessen haben, und dass der grössere Dotterreichthum der Eier und die damit verbundenen Aenderungen in der Entwickelung erst innerhalb der Klasse der Selachier erworben worden sind. Vielleicht ist auch für die Ganoiden anzunehmen, dass ihre Selachiervorfahren noch ziemlich dotterarme Eier besessen haben, wenn auch wahrscheinlich dotterreichere als die Stammformen der Dipnoer, und auch für sie liegt kein zwingender Grund vor, einen secundären Schwund des Dotters und secundäre Vereinfachung der Entwickelung anzunehmen.

Die Lagerungsverhältnisse des Ceratodusembryo zum Dotter schliessen sich ebenfalls nach unten an die Petromyzonten, nach oben an die Amphibien an und machen es höchst wahrscheinlich, dass die Ausbildung eines Dottersacks erst allmählig in der Gruppe der Selachier zu Stande kam und den älteren Selachierformen fremd war. Denn natürlich sind jene entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen nicht im Lichte einer engeren Verwandtschaft zwischen Dipnoern und Cyclostomen zu deuten. Es drückt sich in ihnen vielmehr bloss die gemeinschaftliche Erhaltung des ursprünglichen Typus der Wirbelthierentwickelung aus, der bei den jüngeren Selachiern in Folge der Vermehrung des Nahrungsdotters verlassen worden ist, bei den alten Selachierstammformen der Dipnoer aber sicherlich auch existirt hat und vielleicht bei einigen ursprünglichen Selachiertypen noch jetzt existirt.

Je weiter die Entwickelung der Embryonen fortschreitet, um so mehr treten die den Dipnoern eigenthümlichen Züge hervor. Auf eine eingehendere Würdigung der Eigenthümlichkeiten der Organogenie kann erst eingegangen werden, wenn die specielleren Untersuchungen über die Entwickelung der Organe abgeschlossen sind.

Auf zwei negative Merkmale sei aber hingewiesen: Die Abwesenheit larvaler (sogenannter äusserer) Kiemen und eines larvalen Saugapparats. Auf keinem Stadium der Ceratodusentwickelung findet sich eine Spur dieser Bildungen.

Manche Forscher deuten die Saugscheibe der Lepidosteuslarve und die Saugscheiben der Anurenlarven als Reminiscenzen eines Cyclostomenstadiums, auf welchem der Mund mehr oder weniger bestimmt den Character eines Saugorgans besass. Die Abwesenheit jeder Spur dieser Bildung bei Selachiern und Dipnoern macht diese Auffassung sehr unwahrscheinlich und legt den Gedanken nahe, dass es sich in jenen beiden Fällen um blosse Larvenorgane handelt, die als besondere Anpassungen erworben wurden, wie die Haftscheiben am Bauche und am Rücken vieler Fische, und weder mit dem Saugmund der Cyclostomen etwas zu thun haben, noch auch beide unter sich in irgendwelche Beziehung zu setzen sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literatur-Verzeichniss.

1) F. M. Balfour and W. N. Parker. On the Structure and Development of Lepidosteus. Philosophical Transactions of the Royal Society, 1882.
2) Ch. Van Bambeke. Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie, T. I, 1880.
3) Derselbe. Le sillon médian ou raphé gastrulaire du Triton alpestre. Bulletins de l'Académie royale de Belgique, T. XXV, 1893.
4) R. v. Erlanger. Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien. Zoologische Jahrb., Abth. für Anatomie und Ontogenie, Bd. IV, 1891.
5) Derselbe. Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anatomischer Anzeiger, Bd. VI, 1891.
6) M. Fürbringer. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II. Theil. Amsterdam 1888.
7) E. Haeckel. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jen. Zeitschr. für Naturw., Bd. IX.
8) B. Hatschek. Studien über Entwickelung des Amphioxus Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien, T. IV, 1882.
9) O. Hertwig. Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena 1881.
10) Derselbe. Urmund und Spina bifida. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XXXIX, 1892.
11) Derselbe. Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. 4. Auflage. Jena 1893.
12) W. His. Unsere Körperform. Leipzig 1874.
13) Derselbe. Ueber die Bildung der Haifischembryonen. Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. II.
14) Derselbe. Untersuchungen über die Entwickelung des Knochenfischembryo. Archiv für Anat. und Physiologie. Anat. Abth. 1878.
15) Derselbe. Zur Lage der Längsverwachsung von Wirbelthierembryonen. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. 1891.
16) Derselbe. Die Entwickelung der menschlichen und thierischen Physiognomien. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1892.
17) F. Houssay. Etudes d'embryologie sur les Vertébrés. Archives de Zoologie expérimentale, 1890.
18) T. H. Huxley. On Ceratodus Forsteri with Observations on the Classification of Fishes. Proceedings of the Zoological Soc. of London, Jan. 4, 1876.
19) F. Keibel. Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten. Anat. Anzeiger, Bd. VIII, 1893.
20) C. Kupffer. Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XXXV, 1890.
21) Derselbe. Mittheilungen zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes bei Acipenser sturio. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München (17. Nov. und 1. Dec. 1891).
22) Ch. Sedgwick Minot. The Concrescence Theory of the Vertebrate Embryo. American Naturalist, 1889.
23) C. Rabl. Ueber die Bildung des Mesoderms. Anatomischer Anzeiger, 1888.
24) Derselbe. Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrbuch, Bd. XV, 1889.
25) Rauber. Primitivrinne und Urmund. Morph. Jahrbuch, Bd. II, 1876.
26) Derselbe. Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere. Leipzig 1877.
27) Derselbe. Die Lage der Keimpforte. Zool. Anzeiger, 1879.
28) Derselbe. Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbelthieren. Morph. Jahrbuch, Bd. V und VI, 1879, 1880.
29) Derselbe. Noch ein Blastoporus. Zool. Anzeiger, 1883.
30) A. Robinson and R. Assheton. The Formation and Fate of the Primitive Streak etc. Quarterly Journal of Microscop. Science. Vol. XXXII.
31) Roux. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Zeitschrift für Biologie, Bd. XXI, 1885.
32) Derselbe. Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohrs im gefurchten Froschei. Verhandl. der Anat. Gesellschaft, 1888.
33) W. Salensky. Entwickelung des Sterlet (Acipenser ruthenus). Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft zu Kasan, Bd. VII, 1878 und 1879. Russisch.
34) Derselbe. Recherches sur le développement du Sterlet (Acipenser ruthenus). Archives de Biologie, T. II, 1881.
35) F. Schanz. Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jenaer Zeitschrift für Naturw. Bd. XXI, N. F. XIV, 1887.
36) Max Schultze. Die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Harlem 1856.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Uebersicht des Inhalts.

Seite

Der Durchmesser der Eier in ihrer Gallerthülle beträgt durchschnittlich $6^1/_2$—7 mm; das aus der Hülle herauspräparirte Ei hat einen grossen Durchmesser von 3 mm, einen kleinen von 2,7 mm 31

Die obere (animale) Hälfte des Eies ist durch Pigmentirung vor der unteren ausgezeichnet 32

Die Furchung ist eine totale, inäquale 32

Erste Phase:	Eine Verticalfurche	2 Theilstücke	(Stadium 2)	
Zweite „	Eine Verticalfurche	4 „	(„ 4)	 32
Dritte „	Zwei Verticalfurchen . . .	8 „	(„ 6)	
Vierte „	Eine Horizontalfurche . .	16 „	(„ 7)	
Fünfte „	Eine Horizontalfurche . .	24 „	(„ 8)	 33
Sechste „	Eine Horizontalfurche . .	32 „	(„ 9)	

Durch fortgesetzte Theilung entsteht dann zunächst eine grosszellige (Stadium 10), dann eine kleinzellige Blastula (Stadium 11); auch bei letzteren sind noch die Zellen der unteren (vegetativen) Seite durch bedeutendere Grösse vor den Zellen der Oberseite ausgezeichnet 33

Die Furchung des Ceratoduseies ähnelt in hohem Grade der des Amphibieneies; auch das Petromyzonei furcht sich nach gleichem Typus. Es ist kein Grund vorhanden, die Verhältnisse bei Dipnoern und Amphibien als secundär vereinfachte anzusehen, indem man die dotterreichen, meroblastischen Eier der Selachier als Ausgangspunkt wählt und die Ganoiden als Uebergangsglied zwischen Selachiern und Dipnoern betrachtet 33

Der Gastrulamund tritt als ein querer Spalt an der Unterfläche der linsenförmigen Blastula auf (Stadium 12) 35

Der Spalt vergrössert sich und wird halbkreisförmig; später schliesst sich der Kreis. Der kreisförmige Urmund verengert sich dann wieder und wird zu einem Längsspalt (Stadium 13—16) 36

Allmählig dehnt sich der Längsspalt über die ganze Dorsalseite der Gastrula hinaus; auf der Dorsalseite, aber nicht als eigentlicher Spalt, sondern als eine gezackte Nahtlinie (Urmundnaht). Dieselbe reicht von der jetzt im Aequator befindlichen offenen Partie des Urmundes bis dahin, wo sich das quere Verbindungsstück der Medullarwülste (querer Gehirnwulst) zu erheben beginnt (Stadium 17—21) . . 36

Die Nahtlinie liegt in der Tiefe einer flachen Rinne, der Primitivrinne (O. Hertwig's Rückenrinne). Der vom Aequator bis zum queren Gehirnwulst reichende, theils offene, theils nahtförmig verlöthete Urmund der Ceratodusgastrula liefert eine sehr anschauliche Illustration der sogenannten Concrescenz- und der Urmundtheorie 37

Die Bildung des Medullarrohrs erfolgt ganz wie bei den Amphibien (Stadium 19—27). Am Boden des Rohres erhält sich lange die Urdarmnaht 39

Sobald das Medullarrohr geschlossen ist, treten an seinem Vorderende die drei primären Hirnblasen, sowie die Augenblasen hervor (Stadium 28). Schon vorher (Stadium 24) wird die Segmentation des Embryo äusserlich sichtbar 40

Der Embryo beginnt sich nun vom Dotter abzuheben, und zwar löst sich das vordere Drittel ab, während die hinteren beiden Drittel auf dem Dotter liegen bleiben (Stadium 30—34) 40

In der Art der Ablösung vom Dotter ähnelt der Ceratodusembryo den Embryonen der Cyclostomen und Amphibien; er unterscheidet sich sehr wesentlich von den Embryonen der Ganoiden (natürlich noch mehr von denen der Selachier und Teleostier), bei denen sich vornehmlich die hintere Körperhälfte vom Dotter ablöst, und letzterer in älteren Stadien einen sackartigen Anhang der vorderen Körperregion bildet 41

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Seite

Jetzt (von Stadium 30 an) legen sich auch die Kiemenspalten und Kiemenbögen an. Der Durchbruch der Spalten erfolgt aber erst spät, nachdem die ganze Kiemenregion vom Operculum überwachsen ist. Vor dem Hyoidbogen, der das Operculum trägt, bemerkt man noch die Andeutung zweier vorderer Bogen (Stadium 40) 41

Die Vorniere besitzt drei wohlausgebildete Segmente und Andeutungen eines vierten (Stadium 34—37) . 41

Das Herz tritt auf Stadium 38 als einfacher Schlauch auf. Auf Stadium 40 hat sich die Scheidung in Kammer und Vorkammer vollzogen. Auf Stadium 40 ist das Gehirn in die fünf secundären Hirnblasen zerfallen. Bemerkenswerth ist es, dass die Epiphyse zeitweilig bis an die Körperdecke herantritt 42

Das Gehörbläschen communicirt lange Zeit durch einen Ductus endolymphaticus mit der Aussenwelt. Spuren der äusseren Mündung des Ductus endolymphaticus erhalten sich bis in späte Stadien 42

Die Riechgruben entsenden je eine schräg nach innen gegen die Mundbucht laufende Furche (Stadium 29—35) 42

Nach dem Ausschlüpfen werden die jungen Fische für eine Zeit lang durchsichtig (Stadium 38—43) . . . 43

Der Durchbruch der Kiemenspalten und die Bildung der Kiemen erfolgt nach Ueberwachsung der Kiemenregion durch das Operculum. Es findet zu keiner Zeit Entfaltung larvaler Kiemen (sogenannter äusserer Kiemen) statt 44

Die Anlage der Leber bemerkt man auf Stadium 41—44; die Spiralklappe des Darmes ist auf den Stadien 47 und 48 wahrzunehmen 44

Das Dach der Mundhöhle wird auf Stadium 43 durch ein Paar in der Mittellinie zusammenstossende Fortsätze gebildet (sogenannte Oberkieferfortsätze), auf denen sich später vorn die Vomerzähne, hinten die Pterygopalatinalzähne entwickeln 44

Die beiden Nasenrinnen machen einen Lagewechsel durch. Indem sich auf Stadium 48 ihre mittleren Abschnitte zu einem Rohre schliessen, kommt es zur Bildung äusserer und innerer Nasenlöcher . . . 44

Die Zahnplatten werden durch Verschmelzung getrennter Zahnanlagen gebildet. Jede Zacke der Zahnplatte entspricht einer besonderen Zahnanlage ($47\,u^2$, $48\,u^2$) 45

Die Pigmentirung der Haut wird von Stadium 44 an so intensiv, dass sie die Durchsichtigkeit des Embryo aufhebt 45

Die erste Andeutung des Seitenorgansystems tritt auf Stadium 43 als ein von Pigment freier linearer Längsstreifen hinter dem Operculum auf, der allmählig nach hinten und nach vorn an Ausdehnung zunimmt. Es ist der am Ectoderm nach hinten wachsende Ramus lateralis nervi vagi. Auf Stadium 46 ist die Schwanzspitze erreicht; eine Fortsetzung dieses Streifens nach vorn umläuft im Bogen die dorsale Grenze des Operculum und bildet einen Kreis um das Auge. Auf demselben Stadium bemerkt man das Auftreten von drei ziemlich unregelmässigen Längsreihen von Endhügeln, deren Mittelreihe auf dem linearen Längsstreifen liegt und denselben theilweise verdeckt 45

Sehr ähnlich wie bei Ceratodus entwickelt sich das Seitenorgansystem bei Ganoiden, Teleostiern und ganz besonders bei Amphibien 45

Die vordere Extremität erscheint als Knospe auf Stadium 45 und 46. Auf Stadium 47 tritt der Mittelstrahl als eine noch ungegliederte Verdickung des centralen Bindegewebes auf. Auf Stadium 48 ist der Hauptstrahl in einen gegliederten Knorpelstab verwandelt, an seiner Basis treten die ersten Seitenstrahlen auf. Auf Stadium 47 und 48 legt sich die hintere Extremität in ganz ähnlicher Weise wie früher die vordere an 46

Eine Verbindung der Brustflosse mit der Bauchflosse durch eine Längsleiste oder einen besonders ausgezeichneten Epithelstreif konnte auf keinem Stadium beobachtet werden 46

Die Entwickelung des Ceratodus ist eine eigenartige. Die der jüngeren Stadien schliesst sich nach abwärts in der Wirbelthierreihe am nächsten an die Cyclostomen, nach aufwärts an die Amphibien an . . . 46

Es ist kein Grund vorhanden, die relative Dotterarmuth der Dipnoern- und Amphibieneier, ihre totale Furchung, ihre Gastrulationsverhältnisse, die sich an Amphioxus und die Cyclostomen anschliessen, auf secundäre Vereinfachung zurückzuführen, also sie von Selachiern mit sehr dotterreichen Eiern, partieller Furchung, Discogastrula abzuleiten 47

Letztere Eigenthümlichkeiten wurden wahrscheinlich erst allmählig innerhalb der Selachierreihe erworben und waren den ursprünglichen Selachierformen nicht eigenthümlich 47

Bemerkenswerth ist bei Ceratodus die Abwesenheit larvaler Kiemen und eines larvalen Saugmundes. Die Saugscheiben der Lepidosteuslarve und der Anurenlarven sind blosse Larvenanpassungen. Eine Homologisirung jener Saugscheiben mit dem Saugmund der Cyclostomen ist nicht aufrecht zu halten . . 47

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1196

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

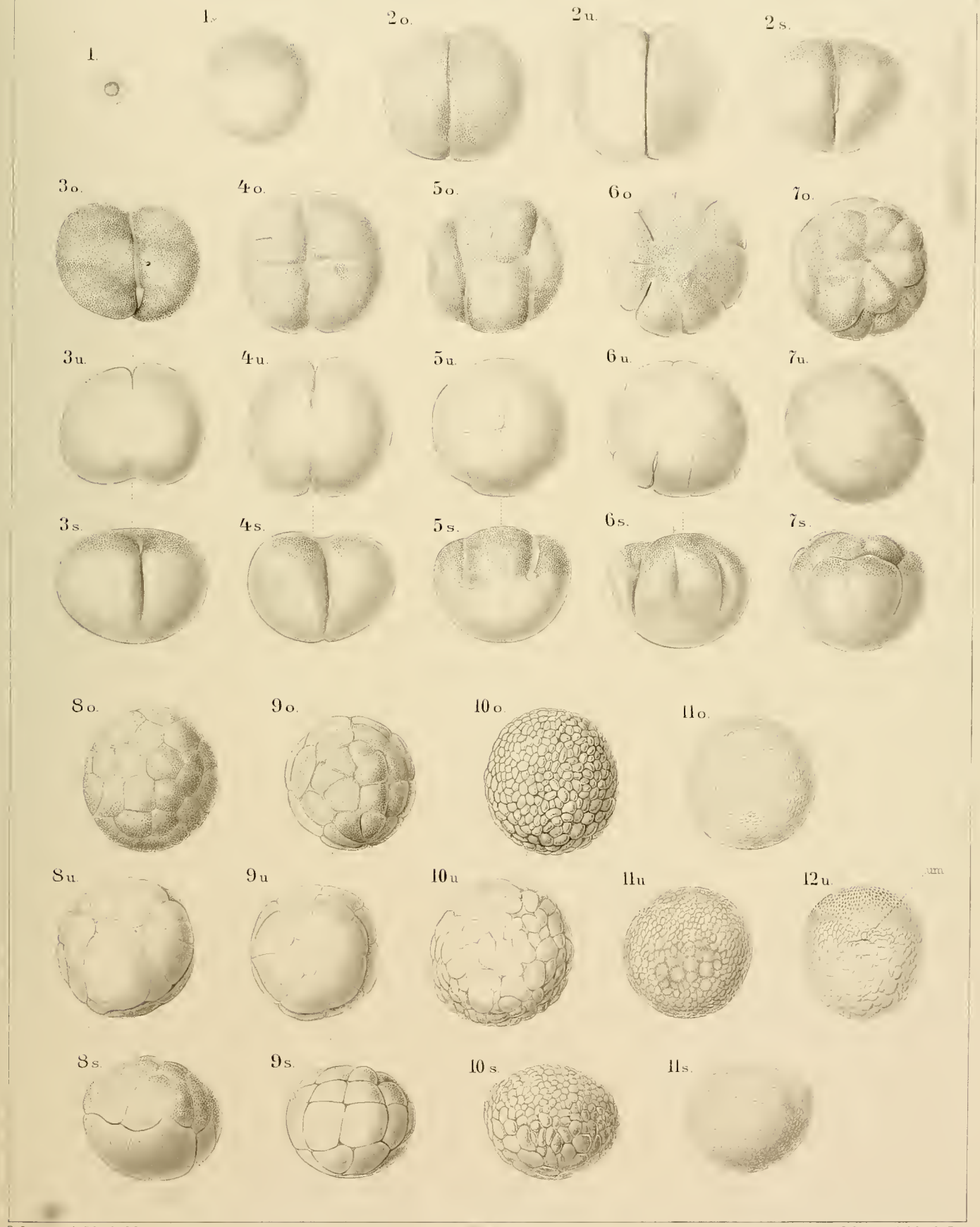
Tafel I.

Furchung.

Figur 1 in natürlicher Grösse; Figur 1* — 12 bei 9-facher Vergrösserung.
Der Zusatz *o* zur Nummer des Stadiums bedeutet Ansicht von oben, *u*: Ansicht von unten, *s*: Ansicht von der Seite.

Fig. 1. Ei des Ceratodus Forsteri in natürlicher Grösse mit Gallerthülle.
„ 1*. Beinahe reifes Ei aus dem Ovarium.
Stadium 2. Erste Theilungsphase. Erste verticale Theilungsfurche.
„ 3. Beginn der zweiten Theilungsphase. Erstes Auftreten der zweiten Verticalfurche.
„ 4. Zweite Theilungsphase. Zweite verticale Furche, auf der ersten senkrecht.
„ 5. Beginn der dritten Theilungsphase.
„ 6. Dritte Theilungsphase. Zwei weitere Verticalfurchen zerlegen das Ei in 8 Blastomeren.
„ 7. Vierte Theilungsphase. Die erste Horizontalfurche zerlegt das Ei in 8 Micromeren und 8 Macromeren.
„ 8. Fünfte Theilungsphase. Auftreten der zweiten Horizontalfurche.
„ 9. Sechste Theilungsphase. Auftreten der dritten Horizontalfurche. 32 Blastomeren.
„ 10. Grosszellige Blastula.
„ 11. Kleinzellige Blastula.
„ 12. Beginn der Gastrulation; *um* . . Urmund.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel II.

Gastrulation.

Alle Figuren bei 13-facher Vergrösserung.

Der Zusatz *o* zur Nummer des Stadiums bedeutet Ansicht von oben, *u*: Ansicht von unten, *h*: Ansicht von hinten, *s*: Ansicht von der Seite.

d . . . Dotterpfropf.
mw . . Medullarwülste.
prr . . Primitivrinne (Rückenrinne), in deren Tiefe die Urdarmnaht *umn* liegt (Fig. 20 *o*).
um . . offener Urmund.
umdl . dorsale Urmundlippe.
umn . Urmundnaht.
umvl . ventrale Urmundlippe.

Stadium 12. Erstes Auftreten des Urmundes (*um*) als querer Spalt.

„ 13. Sichelförmig gebogener Urmund. Die Concavität der Sichel ist gegen den vegetativen Pol gerichtet.

„ 14. Nahezu geschlossener Urmund.

„ 15. Völlig geschlossener, sehr weiter Urmund.

„ 16. Urmund zu einem kleinen Längsspalt verengert, Dotterpfropf nicht mehr sichtbar.

„ 17. Längsspalt des Urmundes beginnt sich gegen die Dorsalseite hin zu verschieben und auszudehnen.

„ 18. Der Urmund reicht vom Aequator, wo er offen ist, auf die Dorsalseite herüber (18 *o*), wo er sich als nahtförmig geschlossener Spalt darstellt.

„ 19. Die Medullarwülste (*mw*) beginnen sich zu erheben. Der Urmund reicht vom Aequator, wo er offen ist, über die Dorsalseite bis zum queren Gehirnwulst. Auf der Dorsalseite zeigt er sich als gezackte Nahtlinie (*umn*).

„ 20. Die Medullarwülste beginnen auch die hinteren Abschnitte der Urmundnaht und den offenen Urmund zu umgreifen. Die Urmundnaht liegt in der Tiefe einer Rinne *prr* (Primitivrinne, Rückenrinne der Autoren).

„ 21. Die Medullarwülste umgeben den ganzen Bereich des Urmundes. Biscuitform der Embryonalanlage.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel III.

Erhebung des Embryo über den Dotter.

Alle Figuren bei 13-facher Vergrösserung.

Der Zusatz *o* zur Nummer des Stadiums bedeutet Ansicht von oben, *u*: von unten, *h*: von hinten, *s*: von der Seite.

a . . . After.
hh . . Hinterhirn.
mh . . Mittelhirn.
mw . . Medullarwülste.
oc . . . Augenblase.
umn . . Urmundnaht.
vh . . Vorderhirn.

Stadium 22 und 23. Zusammenrücken der Medullarwülste gegen die Mittellinie.

„ 24. Die Medullarwülste stossen in der Mittellinie zusammen. Die Segmentirung der Embryonalanlage wird sichtbar.

„ 25. Das Medullarrohr beginnt sich zu schliessen.

„ 26 und 27. Schluss des Medullarrohres bis auf einen Schlitz am Hinterende beendigt. Die vordersten Abschnitte des Rohres beginnen sich blasenartig aufzutreiben.

„ 28. Man kann die drei primären Hirnblasen (*vh*, *mh*, *hh*) und die Augenblasen (*oc*) unterscheiden. An der Stelle des offenen Urmundes liegt jetzt der After (*a*). Der Embryo, der mehr als 22 Segmente besitzt, hat sich merklich über den Dotter erhoben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel IV.

Ausbildung des Embryo.

Die Figuren der ersten, zweiten und vierten Reihe bei 13-facher, die der dritten Reihe bei 16-facher Vergrösserung. Der Zusatz *u* zur Nummer des Stadiums bedeutet Ansicht von unten, *s*: von der Seite, $\frac{s}{o}$: halb von der Seite und von oben, $\frac{s}{h}$: halb von der Seite und von hinten, $\frac{u}{s}$: halb von unten und von der Seite, *x*: Seitenansicht eines künstlich aufgehellten Embryo.

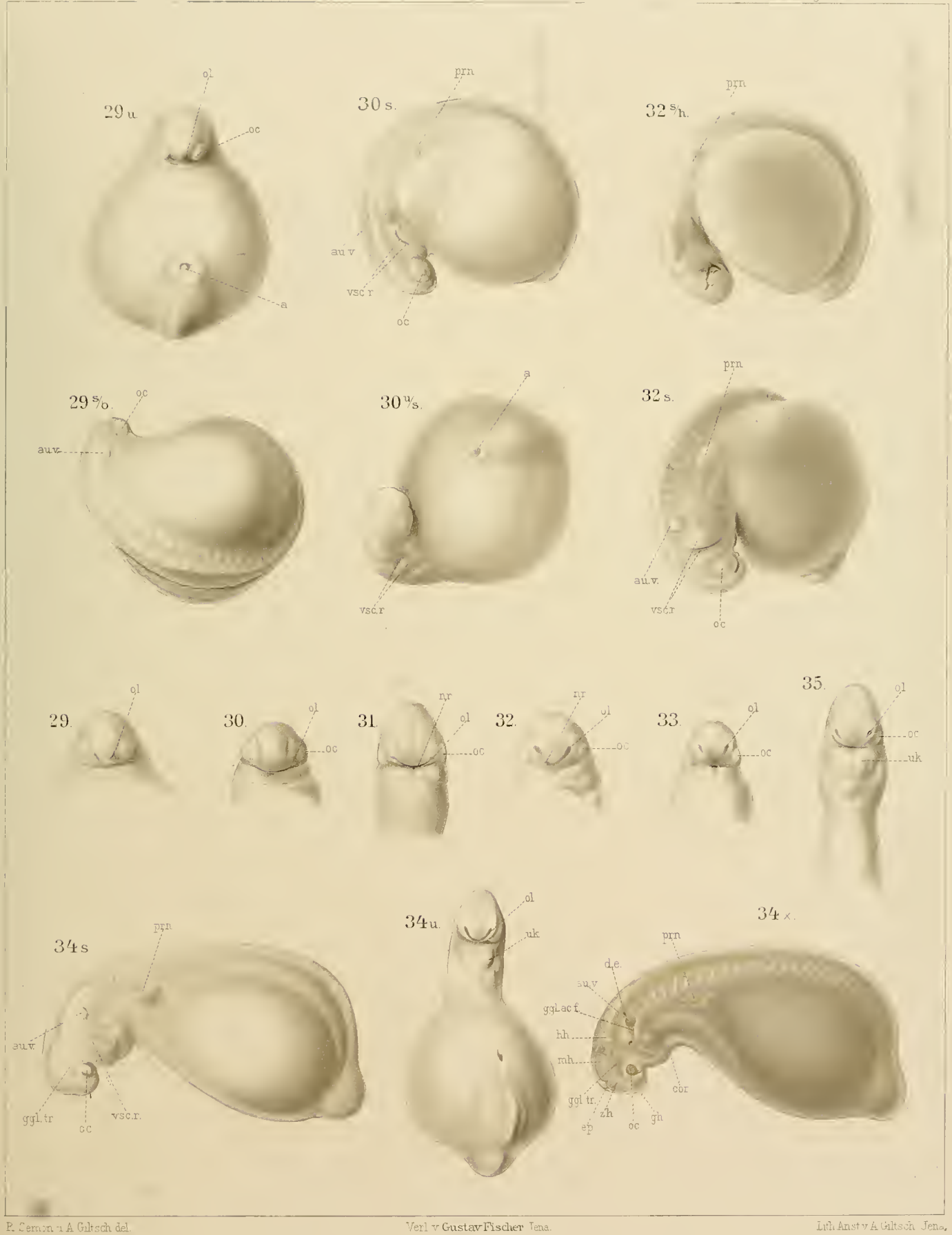
au. v . . Hörbläschen.
cor . . . Herz.
d. e . . . Ductus endolymphaticus.
ep . . . Epiphysis.
ggl. ac. f . Ganglion des Acusticofacialis.
ggl. tr . . Ganglion des Trigeminus.
gh . . . Grosshirn.
hh . . . Hinterhirn.
mh . . . Mittelhirn.
nr . . . Nasenrinne.
oc . . . Auge.
ol . . . Riechgrube.
prn . . . Vorniere.
uk . . . Anlage des Unterkiefers.
vscr. r . . Gegend der Visceralbögen und -spalten.
zh . . . Zwischenhirn.

Stadium 29. Embryo etwas spiralig um den Dotter gekrümmt. Auftreten des Hörbläschens und der Riechgruben.

„ 30—33. Spiralige Krümmung noch stärker ausgesprochen. Auftreten zweier Visceralbögen und -furchen. Die Anlage der Vorniere tritt als Höcker äusserlich hervor. Am Auge bemerkt man das Auftreten der Linse. Von den Riechgruben zieht jederseits eine Rinne nach innen abwärts zur Mundbucht, oft confluiren beide Rinnen in der Mitte.

„ 34 und 35. Auftreten von vier Kiemenfurchen, die sich aber noch nicht als Spalten nach aussen öffnen. Man sieht das Hörbläschen durch den Ductus endolymphaticus nach aussen münden. Durch künstliche Aufhellung kann man jetzt das Herz, sowie die Ganglien des Trigeminus und Acusticofacialis sichtbar machen. Man sieht dann auch, dass sich das Vorderhirn in Grosshirn und Zwischenhirn gesondert hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel V.

Ausbildung des Embryo. Fortsetzung.

Alle Figuren bei 13-facher Vergrösserung.

Der Zusatz *o* zu der Nummer des Stadiums bedeutet Ansicht von oben, *u*: von unten, *s*: von der Seite, *x*: Seitenansicht eines künstlich aufgehellten Embryo.

ao . . . Aorta.
au.v . . Hörbläschen.
cor . . . Herz.
d.e . . . Ductus endolymphaticus.
ep . . . Epiphysis.
ggl.ac.f . Ganglion des Acusticofacialis.
ggl.tr . . Ganglion des Trigeminus.
gh . . . Grosshirn.
klh . . . Kleinhirn.
mh . . . Mittelhirn.
nh . . . Nachhirn.
oc . . . Auge.
ol . . . Riechgrube.
oprc . . Operculum.
prn . . . Vorniere.
uk . . . Anlage des Unterkiefers.
vscr.r . . Region der Visceralbögen und -spalten.
zh . . . Zwischenhirn.

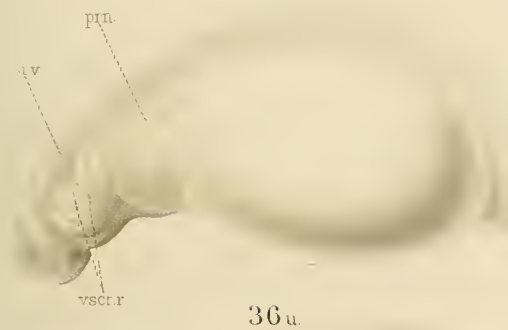
Stadium 36 und 37. Axe des Embryo noch mit starker ventraler Krümmung. Embryonen noch undurchsichtig (36 *x*, 37 *x* künstlich aufgehellt).

„ 38 und 39. Axe des Embryo beginnt sich zu strecken. Embryonen in lebendem Zustande durchscheinend.

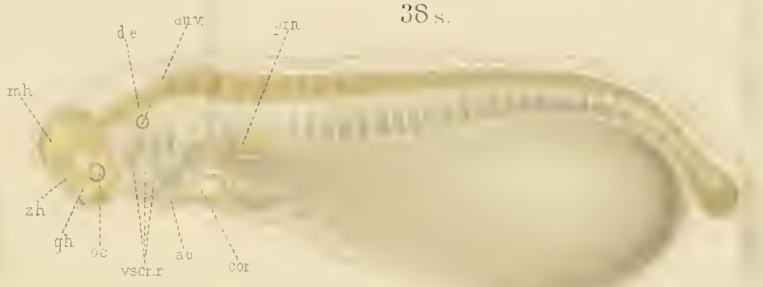
„ 40. Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. Axe des Embryo gerade. Operculum fängt an als Falte sichtbar zu werden. Am Herz Kammer und Vorhof zu unterscheiden. Das primäre Hinterhirn zerfällt in Kleinhirn und Nachhirn.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

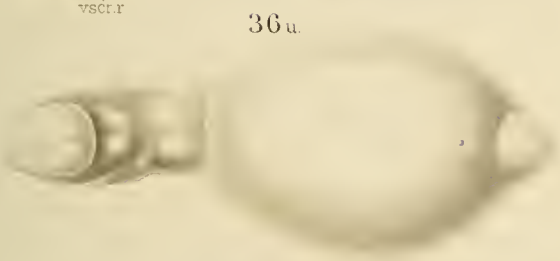
36 s.



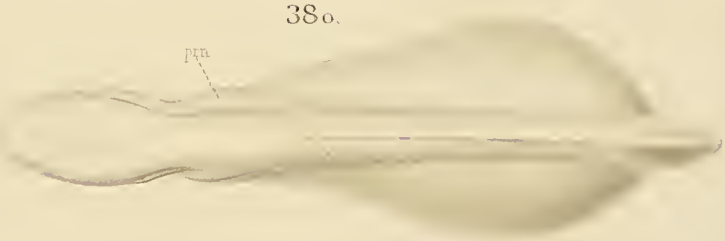
38 s.



36 u.

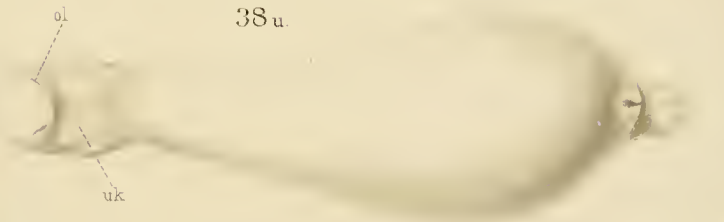


38 o.



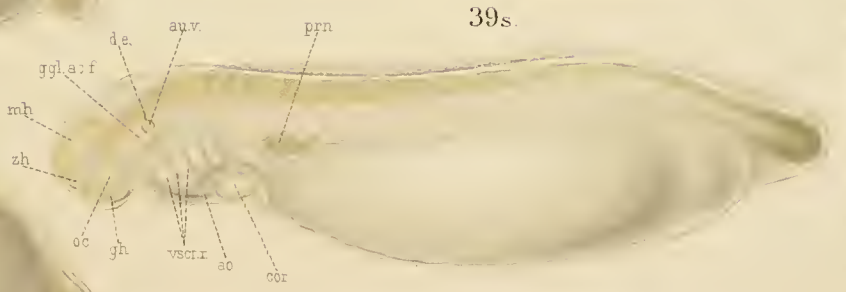
36 x

38 u.



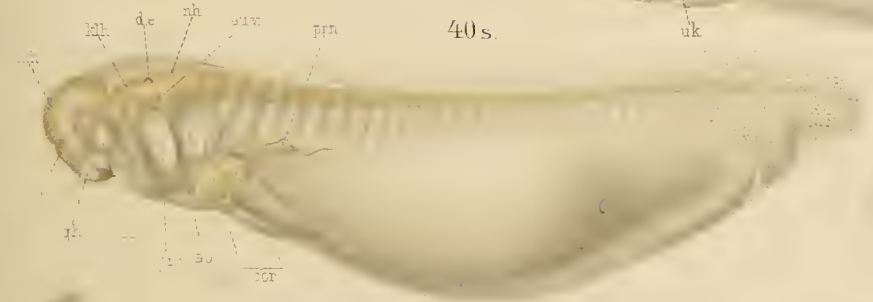
37 x

39 s.

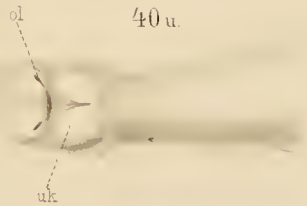


39 u.

40 s.



40 u.



[illegible] del. Gustav Fischer Jena. [illegible] Jena.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel VI.

Der junge Fisch nach dem Ausschlüpfen.

Alle Figuren bei 13-facher Vergrösserung.

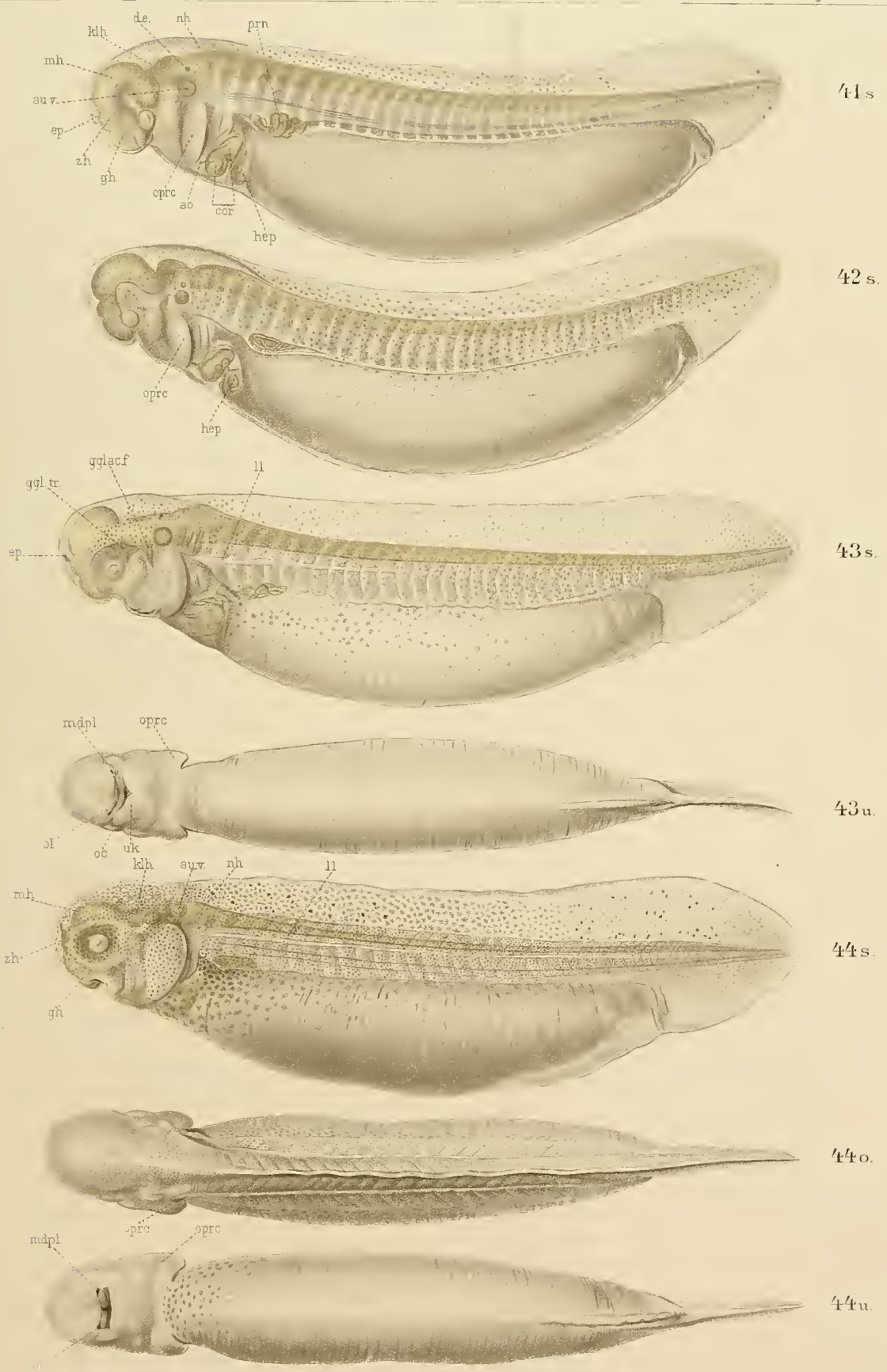
Der Zusatz *o* zu der Nummer des Stadiums bedeutet Ansicht von oben, *u*: von unten, *s*: von der Seite.

ao . . . primitive Aorta.
au.v . . . Hörbläschen.
cor . . . Herz.
d.e . . . Ductus endolymphaticus.
ep . . . . Epiphysis
ggl.ac.f . Ganglion des Acusticofacialis.
ggl.tr . . Ganglion des Trigeminus.
gh . . . Grosshirn.
hep . . . Leber.
klh . . . Kleinhirn.
ll . . . . linearer Epidermisstreifen der Seitenlinie (Ramus lateralis nervi vagi).
mdpl . . . Munddachplatten (sogenannte Oberkieferfortsätze).
mh . . . Mittelhirn.
nh . . . Nachhirn.
oc . . . . Auge.
ol . . . . Riechgrube.
oprc . . . Operculum.
prn . . . Vorniere.
uk . . . Unterkiefer.
zh . . . Zwischenhirn.

Stadium 41—43. Junge Fische in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen. Hoher Grad von Transparenz. In Stadium 43 fängt die Seitenlinie an hervorzutreten.

„ 44. Junger Fisch eine Woche nach dem Ausschlüpfen. Die Transparenz hat abgenommen. Das Operculum bedeckt die Kiemenregion beinahe ganz.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel VII.

Alle Figuren bei 13-facher Vergrösserung.

Der Zusatz *u* zu der Nummer des Stadiums bedeutet Ansicht von unten; bei den mit u^2 bezeichneten Figuren ist der Unterkiefer zurückgeklappt. *s*: Ansicht von der Seite.

br . . . . Kiemen.
d.vom . . . Vomerzähne.
d.ptpl . . . Pterygopalatinalzähne (Zahnplatte des Oberkiefers).
eh_1, eh_2, eh_3 . drei Längsreihen von Endhügeln der Seitenlinie.
ll . . . . . linearer Epidermisstreifen der Seitenlinie (Ramus lateralis nervi vagi).
n.ext . . . äussere Nasenlöcher.
n.int . . . innere Nasenlöcher.
nr . . . . Nasenrinne.
ol . . . . . Riechgrube.
p.abd . . . Bauchflosse.
p.pect . . . Brustflosse.
s . . . . . Saum, der die Mundhöhle seitlich begrenzt.
spd . . . . Darm mit Spiralklappe.
sq . . . . Schuppen.

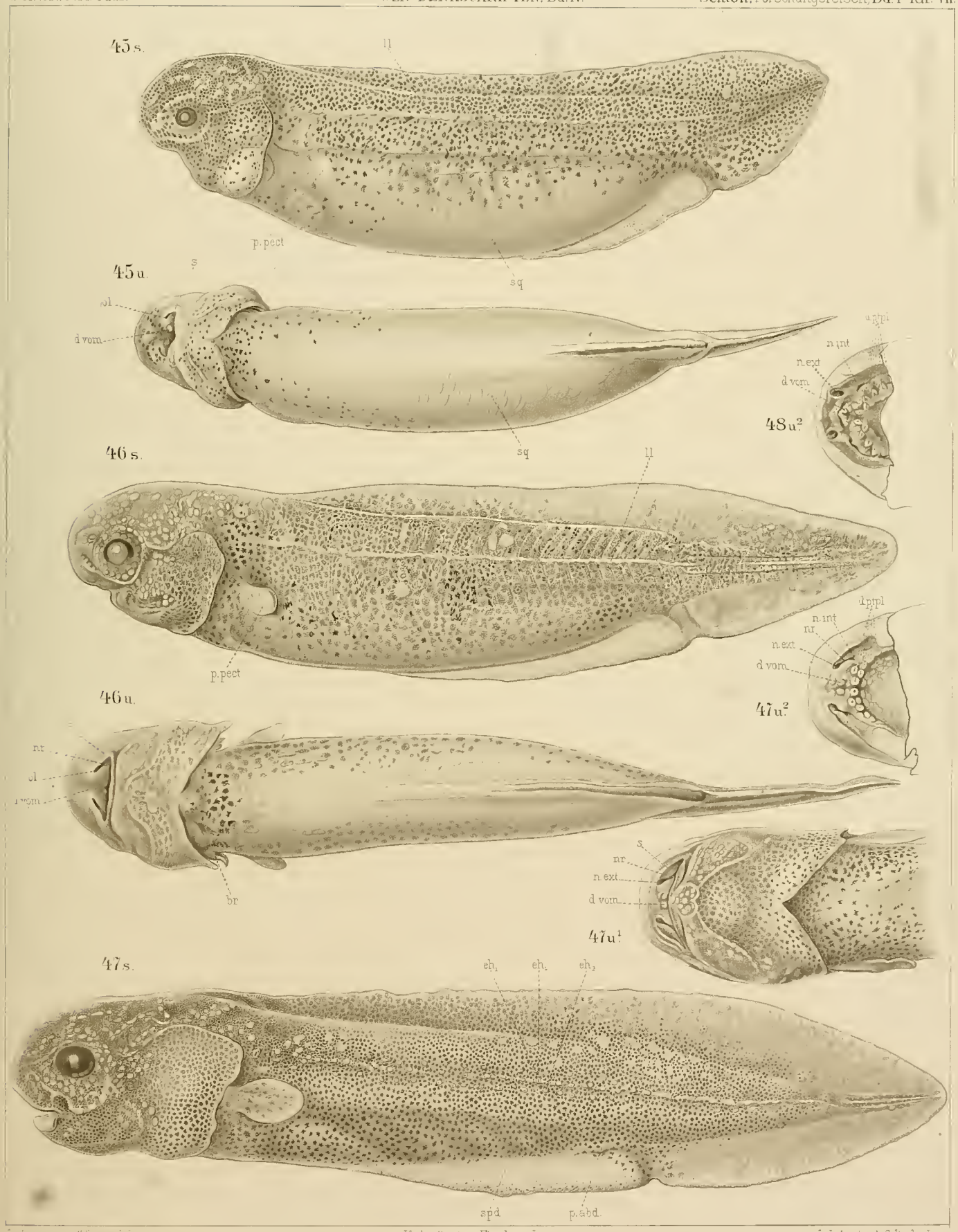
Stadium 45. Junger Fisch, zwei Wochen nach dem Ausschlüpfen, bei dem eben die Brustflosse hervorzusprossen beginnt. Auf diesem Stadium treten die Schuppen deutlich hervor. Zahnanlagen sichtbar.

„ 46. Junger Fisch, vier Wochen nach dem Ausschlüpfen. Kiemen angelegt; die hintersten noch nicht völlig vom Operculum bedeckt (46 *u*).

„ 47. Junger Fisch, sechs Wochen nach dem Ausschlüpfen. Erste Anlage der Bauchflosse. Am Darm tritt die Spiralklappe hervor.

Figur 47 u^2 und 48 u^2 Munddach von Stadium 47 und 48 nach Zurückklappen des Unterkiefers, um die Bildung der äusseren und inneren Nasenlöcher, die Zahnanlagen und ihre Verschmelzung zu den Zahnplatten zu zeigen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verl. v. Gustav Fischer Jena Lith. Anst. v. A. Giltsch. Jena.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel VIII.

Junger Fisch, zehn Wochen nach dem Ausschlüpfen bei 13-facher Vergrösserung.

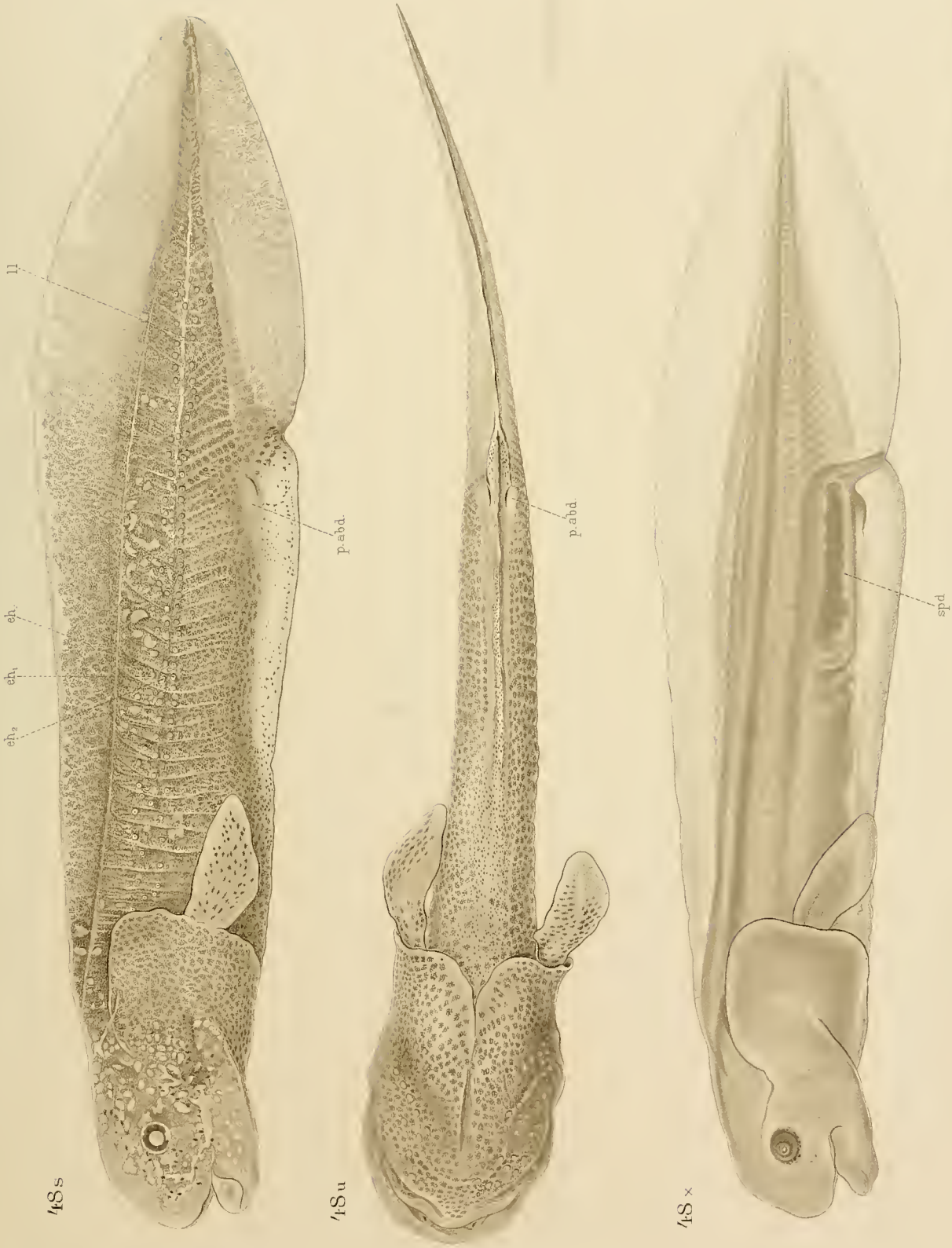
Stadium 48. *s*: Ansicht von der Seite, *u*: Ansicht von unten, *x*: Ansicht nach künstlicher Aufhellung.

eh_1, eh_2, eh_3 . drei Längsreihen von Endhügeln der Seitenlinie.

ll . . . . . linearer Epidermisstreifen der Seitenlinie (Ramus lateralis nervi vagi).

p.abd . . . . Anlage der Bauchflosse.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



L. Heron u. A. Giltsch del. Verl. v. Gustav Fischer Jena Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena

Jahr/Year: 1893-1913

Band/Volume: 4_1

Autor(en)/Author(s): Semon Richard Wolfgang

Artikel/Article: Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsten. 29-50