

# Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen, nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei Salmoniden.

Von

**N. Goronowitsch,**

Arzt aus Moskau.

---

Mit Tafel XVIII—XXI.

Eine kurze Schilderung des Standes der Frage über die Entwicklung des Centralnervensystems der Knochenfische wird, wie ich glaube, die vorliegende Arbeit genügend motiviren.

Die ersten Angaben über die Entwicklung des Medullarrohres bei Knochenfischen finden wir bei RATHKE (24). Dieser Forscher hat nicht die Anfangsstadien der Entwicklung untersuchen können, und die erste Form, die er eingehend beschrieb, hatte schon einen ausgebildeten Centralkanal, über dessen Entstehung er sich vermuthungsweise aussprach, als sei er durch die Verbindung der zwei Laminae dorsales entstanden. BAER (7) bestätigte später die Ansicht von RATHKE und in seiner Arbeit über Cyprinoiden gab er sehr genaue Angaben über die Bildung der Rückenfurche von den frühesten Stadien an. Er beschrieb ganz richtig das Verhalten der Deckschicht während des Einfaltungsprocesses und entdeckte die Thatsache, dass die noch nicht eingefaltete Medullarplatte der Cyprinoiden im Kopftheile drei Regionen aufweist, die eine Übereinstimmung mit ähnlichen Vorgängen bei der Ausbildung der Medullarplatte der Batrachier zeigen. BAER konnte aber mit den damaligen Methoden der Forschung den ganzen Process der Einfaltung nicht verfolgen,

und die Thatsache, dass es im Gange der Entwicklung einen Zustand giebt, wo das centrale Nervensystem in Form eines soliden Stranges erscheint, in welchem der Centralkanal erst nachträglich sich bildet, musste ihm unbekannt bleiben.

C. VOGT (23) theilte die Ansicht von BAER über den Schluss der Rückenfurche, beschrieb auch für jüngere Stadien (l. c. pag. 49) die Ausbildung der Gehirnregionen vor dem Schlusse der Einfaltung, war aber wegen des Standes der damaligen Technik im Unklaren über die ontogenetische Bedeutung der Medullarplatte selbst. Er hielt für möglich, dass aus deren Anlage Muskeln, Sehnen, Knochen, Nervenfasern und Ganglienzellen hervorgingen, und sagte (l. c. pag. 53): »On ne peut donc pas dire que les carènes, y compris le sillon, soient le système nerveux central ou son enveloppe; ils ne sont que les analogues de ces parties quant a la forme.« Die Bildung des Centralkanals war auch von VOGT nicht richtig dargestellt, da er für Stadien mit beinahe resorbirtem Dottersack einen noch offenen Zustand des Rückenmarks angiebt (l. c. pag. 70).

Die späteren Arbeiten von LEREBoullet (21, 22) sind nicht für unsere Frage maßgebend, denn dieser Forscher war der Ansicht, dass die »carènes dorsales« nur als die Anlage des lokomotorischen Apparates zu betrachten seien. Nach dem Schlusse der Rückenfurche sollte in dem so entstandenen Kanal das centrale Nervensystem erst nachträglich in Form zweier soliden parallelen Stränge entstehen.

Später erschien die Abhandlung von STRICKER (33), wo kurz angegeben wurde, dass bei der Forelle der Centralkanal durch Schluss der Rückenfurche entstehe.

Eine Arbeit von KUPFFER (6) endlich hat die Thatsache nachgewiesen, dass es in der Entwicklung des Medullarrohres der Knochenfische einen Zustand giebt, in welchem es als ein solider Strang erscheint. Die Entdeckung dieser Thatsache veranlasste aber KUPFFER die Resultate der früheren Forscher ganz zu negiren, indem er der Rückenfurche bei der Ausbildung des Centralkanals jede Bedeutung absprach. Nach seiner Ansicht entsteht er in sehr späten Stadien (bei Embryonen mit Linsenbildung) durch allmähliche Vertiefung einer neu gebildeten Furche, ein Vorgang, welcher unter dem einschichtigen Integument stattfindet. Diese Bildung einer soliden Anlage des Centralnervensystems wurde zuerst von GOETTE (16), später von SCHAPRINGER (36), WEIL (15) und OELLACHER (1) bestätigt, nicht aber der von KUPFFER geschilderte Modus der Bildung des

Centralkanal. SCHAPRINGER und WEIL ließen den Centralkanal durch einen im Innern des Stranges vor sich gehenden Spaltungsprocess, OELLACHER durch Zerstörung der centralen Zellen, entstehen.

Über die Art und Weise der Entstehung dieser soliden Anlage des Nervensystems gaben weder die Arbeiten von KUPFFER, noch die ausführliche Abhandlung von OELLACHER (1) einen richtigen Aufschluss. Sie ließen es entweder durch lokale Zellvermehrung, oder durch Abspaltung von einer axialen Zellmasse (Achsenstrang) entstehen. Von dieser Seite hat GOETTE die Frage behandelt (16, 20, pag. 185 und bes. 19). Er lieferte den Nachweis, dass die in früheren Stadien ausgebreitete Medullarplatte (Achsenplatte) der Knochenfische sich in späteren Stadien zu einem medianen, nach unten vorragenden, Kiel zusammenzieht, »indem die in der Medianebene gegen einander gestauten beiderseitigen Zellmassen nach unten ausweichen, und die Achsenplatte so gewissermaßen in derselben Richtung eine geschlossene Falte schlägt«. Dieser ektodermale Kiel entsprach der von KUPFFER gefundenen soliden Anlage des centralen Nervensystems. Den Centralkanal ließ GOETTE entstehen durch Auseinanderweichen der seitlichen Hälften der so eingefalteten, und von dem übrigen Ektoderm abgeschnürten Medullarplatte und zeigte somit, dass die Abweichung in der Entwicklung des centralen Nervensystems bei Knochenfischen von den für andere Wirbelthiere bekannten Vorgängen nur eine scheinbare ist.

In den Arbeiten von GOETTE sind aber einige wichtige Fragen unberührt geblieben. Die histologischen Vorgänge im Centrum des Medullarstranges, die »die geschlossene Falte« als ein mehr konkretes Gebilde uns darstellen sollten, waren nicht genügend untersucht, was GOETTE (19 pag. 148) und später C. HOFFMANN (13, II pag. 11) zu dem irrthümlichen Schlusse geführt hat, dass die Grundschiebt des Ektoderms im Bereiche der Medullarplatte keinen Antheil an dem Einfaltungsprocess nehme, so dass also außer der Deckschicht noch eine Zellschicht nicht in das Centrum des Stranges gerieth.

In den Arbeiten von GOETTE war auch die äußere Form der Embryonen nicht behandelt worden. Detaillirte Untersuchungen über Schnittserien haben GOETTE zu der Ansicht geführt, dass die seitlichen Theile der Medullarplatte, oder besser gesagt eine verdickte ektodermale Platte, die in direktem Connex mit dem schon gebildeten Medullarstrang steht und ihn saumartig umgiebt (Sinnesplatte), die Anlagen der drei höheren Sinnesorgane liefert. Nach der Bil-

ding dieser Anlagen sollten die Theile dieser Platte, die zwischen den bereits angelegten Sinnesorganen liegen, nachträglich sich dem Medullarstrange anschließen.

Es stellt sich uns nun die Frage, ob nicht die »Sinnesplatte« von GOETTE in irgend welchem Zusammenhange mit den von BAER beschriebenen Regionen der Medullarplatte stehe? Da aber spätere Arbeiten (ZIEGLER, HOFFMANN), die Anlage des Gehörorgans ohne jede Beziehung zur Medullarplatte entstehen ließen, so ist zu vermuthen, dass GOETTE im Unklaren war über den Schlusssmoment der Einfaltung, und die seitlichen noch nicht eingefalteten Theile der Medullarplatte als »Sinnesplatte« auffasste.

ROMITI (12) und CALBERLA (11) behandelten die Frage über die Herkunft der Zellen, die den in späteren Stadien erscheinenden Centralkanal bekleiden sollen. Beide Forscher aber schenkten dem Gange der Entwicklung des ektodermalen Kieles (im Sinne von GOETTE) zu wenig Aufmerksamkeit und kamen außerdem zu dem, den früheren Beobachtungen widersprechenden Schlusse, dass die Elemente der Deckschicht in den schon fertigen, soliden Medullarstrang einwachsen, oder sich »einsenken«.

HIS (3) hat im Ganzen die Bildung des Medullarstranges im Sinne von GOETTE behandelt. Das Hauptresultat seiner Untersuchungen war, dass er wieder die Ausbildung der Gehirnregionen im offenen Zustande der Medullarplatte besprach, und dabei die Stelle der Hinterhirnregion bezeichnete. Die äußere Körperform der jüngeren Stadien ward von ihm eingehend, aber sehr abweichend von den früheren Darstellungen von OELLACHER, beschrieben. Die von ihm beobachteten Thatsachen benutzte HIS, um ein Schema der Bildung der Körperform für Knochenfischembryonen zu geben, das in Ausbiegungen einer ursprünglich bogenförmigen Falte vor sich gehen sollte.

Von besonderer Wichtigkeit wegen der Berücksichtigung aller Momente des Einfaltungsprocesses der Medullarplatte der Knochenfische ist die neuere Arbeit von ZIEGLER (4). Dieser Forscher hat die Vergleichung des Einfaltungsprocesses der Medullarplatte der Knochenfische mit dem der Batrachier in allgemeinen Zügen behandelt. Das Studium der äußeren Körperform der Embryonen ist aber auch von ZIEGLER nicht ausführlich berührt worden.

Diese Seite der Frage behandelt die neueste Arbeit von KUPFER (5), seine Darstellungen sind aber wieder sehr abweichend von den früheren Angaben von OELLACHER und HIS, indem der von HIS

als Hinterhirnanlage bezeichnete Theil von KUPFFER als »Prostoma« bezeichnet wird.

Aus dieser kurzen, historischen Einleitung dürfte hervorgehen, dass eine erneute Prüfung der Frage über die erste Anlage des Centralnervensystems bei Knochenfischen nicht überflüssig ist, wäre es auch nur zu dem Zwecke, um eine möglichst zusammenfassende Darstellung der Vorgänge zu geben. Die äußere Veranlassung für die vorliegende Arbeit war die Frage über die Ausbildung der Gehirnregionen bei noch offenem Zustande der Medullarplatte, die gelöst sein musste, um eine festere Basis für weitere Untersuchungen über die Morphologie des Centralnervensystems bei Knochenfischen zu gewinnen, ein Thema, das mir von Geh.-Rath GEGENBAUR, in dessen Laboratorium ich diese einleitende Untersuchung ausgeführt habe, vorgeschlagen wurde, und für dessen Leitung ich hier meinen innigsten Dank auszusprechen mir erlaube.

Als Beobachtungsmaterial habe ich von den Salmoniden *Salmo salar* und *Salmo fario* benutzt. Die eingehendsten Studien habe ich über *Salmo salar* gemacht. Im Laufe der Wintermonate hatte ich Gelegenheit, den Entwicklungszyklus der Stadien, die im Kreise dieser Arbeit liegen, dreimal zu verfolgen. Das hat sich als nothwendig gezeigt, weil das Studium der äußeren Form der Embryonen Schwierigkeiten bietet, hauptsächlich wenn man eine vollständige Reihe darstellen will. Dieses Studium aber schien mir aus oben erörterten Gründen von besonderer Wichtigkeit.

Die Entwicklung von *Salmo fario* habe ich zweimal verfolgt und da ich mich eben sowohl von der allergrößten Übereinstimmung in der Entwicklung der beiden Formen, als auch davon überzeugt habe, dass einige Stadien ziemlich genau von OELLACHER dargestellt sind, habe ich bloß im Text einige Abweichungen notirt. Von Cyprinoiden ist es mir gelungen künstlich befruchtete Eier von *Chondrostoma nasus* zu bekommen. Der Vortheil dieses Materials liegt in der außerordentlich locker liegenden, und daher leicht abtragbaren Eihülle. Die interessantesten Thatsachen hat mir der Hecht geliefert, leider aber fehlte mir für ein wichtiges Stadium reicheres Material, so dass ich für dieses Stadium nur eine einzige Schnittserie erhielt. Diese Serie, so wie alle anderen Präparate, die das Material dieser Arbeit liefern, sind in dem anatomischen Institut der Heidelberger Universität aufbewahrt.

Für das Studium der äußeren Form habe ich ein von RABL-RÜCKHARD (44) empfohlenes Verfahren in etwas modificirter Weise benutzt. Ich legte das Ei in eine 5%ige Salpetersäurelösung, und ließ es dort liegen bis die äußeren Konturen des Embryo anfangen, durch die Eihülle durchzuschimmern, was gewöhnlich nach etwa drei Minuten geschieht. Länger darf das Ei in der Lösung nicht liegen, damit der Dotter nicht gerinne. Dann übertrug ich das Ei in eine Alaunlösung von etwa 5%; nach einer Stunde erschien der Dotter ganz durchsichtig, und nur der Embryo mit dem Randwulste schimmerte weiß hindurch. In derselben Alaunlösung halbirte ich das Ei aus dem Grunde, weil die Alaunlösung im Überschuss die Dottermasse auflöst, was den großen Vortheil hat, dass der Embryo sich nicht mit den äußerst störenden weißen Flocken geronnenen Dotters bedeckt, wie es beim Arbeiten mit anderen Reagentien außer Pikrinschwefelsäure geschieht. Die vorsichtig ausgeschälte Keimscheibe wurde gewöhnlich bei künstlichem Licht einer RANVIER'schen Lampe untersucht. Sogar sehr verdünnter Alkohol (40%) bringt jüngere Keimscheiben zur Schrumpfung, ist also für diese Studien unbrauchbar. Das Aufbewahren solcher Keimscheiben gelingt schwer; am besten empfiehlt sich behufs Anfertigung späterer Zeichnungen die Aufbewahrung in 10%igem Glycerin mit etwas Sublimat. Die günstigsten, optischen Kombinationen für solche Beobachtung habe ich mit HARTNACK Oc. I. Syst. 2 gefunden.

Beim Erhärten für Schnittserien habe ich die KLEINENBERG'sche Lösung benutzt, worin ich den Embryo drei Stunden liegen ließ, dann in Alkohol, 40, 70 und 90% nach bekannten Maßregeln übertragen.

Ich lege besonderes Gewicht darauf, dass man den Embryo möglichst schnell von der Eihülle befreie. Beim Arbeiten mit der KLEINENBERG'schen Lösung habe ich diese Operation gewöhnlich 10 Minuten nach dem Einlegen vorgenommen, also wenn der Embryo durch die Eihülle durchzuschimmern begann. Das gelingt in KLEINENBERG'scher Lösung besser, als an Chromsäurepräparaten, da jene Lösung im Anfange ihrer Wirkung den Dotter nicht coagulirt. Falls man aber den Embryo etwa für ein paar Stunden unter der durch Reagenswirkung sich zusammenziehenden Eihülle seinem Schicksale überlässt, so bekommt man, wie es RABL-RÜCKHARD (44, pag. 118) richtig angeht, die verunstalteten Formen, welche Veranlassung gaben eine nicht existirende Asymmetrie der Salmoniden-Embryonen anzunehmen (vgl. PARKER und BETTANY, Die Morphologie des Schädels). Die möglichst frühzeitige Befreiung der Embryonen aus der Eihülle halte ich für die wichtigste Bedingung auch für das Studium der Flächenbilder, so wie für die richtige Beurtheilung der Verhältnisse der Medullarplatte.

Nach Paraffin-Einbettung hatte ich ganz regelmäßige und vollständige Schnittserien von 0,015 Dicke dem ganz vorzüglichen Mikrotome von THOMA zu verdanken. Jede der benutzten Serien war Schnitt für Schnitt durch das Zeichenprisma auf Pauspapier projicirt, was die Beurtheilung des Entwicklungsganges sehr erleichterte, und die richtige Feststellung der Körperregionen möglich machte.

Alle an Flächenbildern gemachten Messungen wurden nicht an Alkoholmaterial vorgenommen, sondern direkt in Alaunlösung, oder an Präparaten, welche in 10%igem Glycerin aufbewahrt waren. Alle Zeichnungen sind mit der Camera angefertigt.

## 1. Die Anfangsstadien der Ausbildung des Embryo und die Anlage der Keimblätter und der Chorda.

Während der Anfangsstadien der Dotterumwachsungsperiode, wo die Keimscheibe bei *Salmo salar* einen Durchmesser von ungefähr 2 mm erreicht, bietet sie die Form eines Kugelsegments, dessen Radius etwas kleiner ist, als der der Dotterkugel, so dass sie auf der Oberfläche des Eies einen schwach gewölbten Ansatz darstellt. Bei auffallendem Lichte sind zu dieser Zeit auf der Keimscheibe keine besonderen Bildungen bemerkbar; sie hat bei der beschriebenen Behandlungsweise eine einförmige, weiße Farbe. Bei durchfallendem Licht aber sieht man, dass eine ziemlich breite Randzone dunkler ist als das centrale Feld und dass diese Randzone nicht überall die gleiche Breite hat; etwa ein Viertel der Peripherie ist etwas breiter. Von beiden Seiten nimmt diese Verbreiterung allmählich zu, so dass die ganze verbreiterte Stelle die Form eines Halbmondes besitzt, dessen Konkavität gegen das Centrum der Keimscheibe gerichtet ist. Die inneren Konturen der Randzone sind verwischt und der Übergang in das mittlere helle Feld ist ein ganz allmählicher. Die verbreiterte Stelle der Randzone ist das Embryonalfeld, da es die Gegend ist, in welcher die Ausbildung des Embryo in späteren Stadien vor sich geht. Auf Grund der künftigen Orientirung der embryonalen Längsachse bezeichnen wir diejenige Hälfte der Keimscheibe, wo das Embryonalfeld sich befindet, als hintere Hälfte; die entgegengesetzte als vordere. Nach dem Ablösen einer erhärteten Keimscheibe vom Dotter findet man, dass ihr mittleres Feld dünner ist, als die Randzone, und dass das centrale Feld ein Gewölbe über einer Höhle bildet, die zwischen ihm und dem Dotter liegt, und von einer wahrscheinlich serösen Flüssigkeit angefüllt ist. Es ist die sogenannte Keimhöhle. Dieses Stadium ist das erste, welches ich wegen der angegebenen Merkmale beim Einbetten sicher orientiren konnte.

Ein Medianschnitt dieser Keimscheibe zeigt, dass ihr mittlerer Theil etwa in der Dicke aus 6 Zellenreihen besteht; der hintere Theil, der dem Gebiete des Embryonalfeldes angehört, und der diametral entgegengesetzte Theil verdicken sich ganz allmählich; der hintere mehr und auf einer längeren Strecke, als der vordere. Diese Verdickungen verursachen das Erscheinen der dunklen Randzone. Bei den entsprechenden Stadien der Forelle habe ich, wie das auch

ZIEGLER angiebt, eine stärkere Verdickung des hinteren Theils gefunden. Die beiden Ränder der Keimscheibendurchschnitte enden nicht frei in der Rindenschicht des Dotters, sondern scheinen ventralwärts eingefaltet. Die Falte des hinteren Theils der Keimscheibe besitzt etwas dickere Schenkel, und der freie Schenkel der Falte setzt sich weiter centralwärts fort als der freie Schenkel der vorderen Falte.

Indem ich diese Randtheile als Falten beschreibe, will ich durchaus nicht sagen, dass sie als Einfaltungen entstanden sind, denn davon habe ich keine feste Überzeugung gewonnen; ich gebrauche den Vergleich mit Falten, weil er am besten den vorliegenden Verhältnissen entspricht. Oft sind die beiden Schenkel der Falten etwas aus einander gezogen, so dass ein offener Spalt zwischen ihnen besteht; dies ist aber nicht bei allen Keimscheiben der Fall, wie verschiedene Schnittserien lehren. An solchen Serien, an welchen die Ränder der Keimscheibe auf der Oberfläche des Dotters festhaften, und die Decke der Keimhöhle keine durch starke Schrumpfung entstandene Ausbiegungen zeigt, sind beide Schenkel der Falten in Kontakt mit einander, so dass ich das erst beschriebene Verhalten für ein Kunstprodukt halte. ZIEGLER (4, pag. 24) bezweifelt auch die normale Existenz dieses Spaltes (vgl. 26). Der freie Schenkel der hinteren Falte endigt mit einigen zusammenhangslos auf der Rindenschicht des Dotters liegenden Zellen, was für die vordere Falte selten und nicht in so ausgeprägter Weise zu beobachten ist. Die Längendifferenz der beiden Falten besteht für dieses Stadium nur in diesem Ansatz von zusammenhangslos liegenden Zellen.

Die Dicke der Faltenschenkel ist für den hinteren Theil immer um das Doppelte größer; in diesem Stadium wird also der Embryonaltheil der Keimscheibe nur durch massivere Ausbildung derselben Anlagen charakterisirt, die, wie man sich an Schnitten beliebiger Richtung überzeugen kann, auf der ganzen Peripherie der Keimscheibe vorhanden sind.

Der Randtheil, der sich ventralwärts eingebogen darstellt, ist das primäre Entoderm; die ganze übrige zellige Masse ist als Ektoderm aufzufassen.

Die ganze Oberfläche des Ektoderms ist mit einer Schicht von Zellen bedeckt, die anders beschaffen sind, als die Zellen der unteren Schichten; in dem Centraltheil der Keimscheibe sind sie stark abgeflacht, ihre Kerne sind auch nicht so lebhaft gefärbt. Diese Zellschicht ward von GOETTE Deckschicht benannt. Am Rande des

Präparates hört sie plötzlich auf, indem sie die Rindenschicht des Dotters berührt, setzt sich also nicht auf die ventrale Fläche des Entoderms fort. Selten habe ich beobachtet, dass die Deckschicht eine kurze Strecke sich distalwärts auf der Oberfläche des Dotters verbreitet, wie das OELLACHER für die Forelle beschrieb (1 pag. 16). In diesem Randgebiet, wo die Deckschicht aufhört, haben ihre Zellen konstant einen indifferenten Charakter. Sie sind größer und rundlicher. Oft habe ich gesehen, dass hier mehrere Zellen auf einander liegen. Hier und da kann man den Übergang der äußersten Zellen der Deckschicht in die Zellen des Randtheils des Ektoderms verfolgen.

Die Rindenschicht des Dotters, auf welcher die Keimscheibe ruht, hat ein anderes Aussehen, als die übrige Dottermasse; sie ist nicht so homogen, besteht aus einer körnigen, durch Karmin sich schwach färbenden Masse, die in der Mitte einen dünnen Überzug auf dem darunter liegenden Dotter bildet, und sich allmählich gegen die Ränder der Keimscheibe verdickt. In dieser Masse liegen hier und da zerstreut schwach gefärbte Kerne, welche die unregelmäßigsten Formen zeigen. Echte Zellen habe ich in dieser Schicht für so frühe Stadien niemals finden können. Es ist dies das sogenannte Parablast.

Vorübergehend will ich bemerken, dass diese »Parablastschicht« eine mit Dotterkörnern überlagerte Protoplasmamasse darstellt, die sich in früheren Stadien der Furchung, zur Zeit da der Keim etwa acht Segmente aufweist, von den unteren Segmenten ablöst. Sie hat also einen »archiblastischen« Ursprung. Damit bestätige ich die über diese Frage angestellte Untersuchung von KLEIN (32). Die erste Entstehung der Kerne im »Parablaste« habe ich nicht genauer beobachten können, da die Salmoniden-Eier wegen ihrer Größe, kein so günstiges Material liefern, als die kleinen, durchsichtigen Eier, welche HOFFMANN (13, I) auf diese Frage geprüft hat<sup>1</sup>. Das von mir eben beschriebene Stadium war gewöhnlich am sechsten bisweilen am siebenten Tag nach der Befruchtung zu beobachten.

Ein weiter entwickeltes Stadium des siebenten Tages, dessen Keimscheibe für *Salmo salar* einen Durchmesser von etwa 2,4 mm Länge

---

<sup>1</sup> Ich behalte in meiner Arbeit die mir wenig treffend scheinende Bezeichnung dieser im Nahrungsdotter sich befindenden Protoplasmamasse als »Parablast«, mit entschiedener Bestreitung der Ansichten über dessen vom übrigen Keime heterogenen Ursprung.

hat, zeigt schon bei auffallendem Licht ein dunkles, centrales Feld, welches von einer weißen Zone umgeben ist. Das dunkle Feld entspricht der Keimhöhlendecke, die jetzt bedeutend dünner ist, und die darunter liegende, dunklere Dottermasse durchschimmern lässt. Die peripherische Zone ist schärfer von dem centralen Felde abgegrenzt; man sieht, dass ihre verbreiterte Stelle, die dem Gebiete des embryonalen Feldes angehört, eine andere Kontur besitzt, als in dem zuerst beschriebenen Stadium. Sie ist schwach konvex gegen das Centrum der Keimscheibe. Ihre Länge ist wegen der unsicheren Konturen schwer anzugeben; sie beträgt ungefähr 0,75 mm. Die übrige Peripherie der Randzone, die wir von jetzt an Randwulst nennen werden, hat eine Breite von 0,4 mm, und ist centralwärts bedeutend schärfer abgegrenzt, als das Embryonalfeld. Bei seitlicher Ansicht findet man, dass das Gebiet des Embryonalfeldes eine schwache Erhöhung bildet, die aber ganz allmählich in die übrige schwach gewölbte Oberfläche der Keimscheibe übergeht, ohne eine Falte auf ihrer Oberfläche zu bilden.

Die allgemeinen Umriss eines Medianschnittes dieses Stadiums sind dieselben, wie die der vorhergehenden. Man findet aber, dass das Ektoderm im Bereiche der Keimhöhlendecke beträchtlich dünner ist. In der Mitte besteht sie aus vier Reihen von Zellen, deren oberste die Deckschicht bildet. Diese Deckschicht zeigt überall dieselben Verhältnisse, wie in dem zuerst beschriebenen Stadium, nur bieten ihre Elemente im Gebiete der centralen Theile der Keimscheibe eine größere Abflachung. Die zweite und dritte Reihe besteht aus runden Elementen. Es ist leicht zu sehen, dass diese im Gebiete der Keimhöhlendecke nicht so kompakte Reihen bilden, wie im Gebiete des Embryonalfeldes und des Ektoderms des Randwulstes. Zwischen einzelnen Zellen sind Interstitien vorhanden. Die unterste Zellenlage bietet einige Eigenthümlichkeiten. In der Mitte der Keimscheibe liegen ihre Elemente gruppenweise, oft durch große Zwischenräume getrennt; sie bestehen aus blasigen Gebilden, die eine kleine Menge von blass gefärbtem Protoplasma und hier und da einen körnigen, geschrumpften Kern enthalten. Ich fand diese Gebilde auch auf der unteren Fläche des Ektoderms im Bereiche des Embryonalfeldes, aber viel sparsamer. Es ist bekannt, dass in späteren Stadien die untere Schicht des Ektoderms durch hohe Cylinderzellen gebildet wird. Ein dünner Schnitt durch solche Cylinderzellen bei einer etwas schiefen Richtung, könnte ungefähr ein ähnliches Bild hervorrufen, und man sollte allerdings dann erwarten, immer intakte Zellen und Kerne zu

finden. Bei diesen Präparaten habe ich aber nie welche gefunden. Ich habe auch an Isolationspräparaten die oben beschriebenen Gebilde gesehen. Da diese Gebilde in früheren Stadien nicht zu finden sind, und da das Aussehen dieser Gebilde sie als degenerirende Zellen charakterisirt, so scheint mir erlaubt, an ein atrophisches Verhalten der untersten Schicht des Ektoderms der Keimhöhlendecke denken zu dürfen.

Im Bereiche des Embryonalfeldes ist das verdickte Ektoderm von dem ventral liegenden primären Entoderm durch eine deutliche Grenze getrennt, die aber auf dem Medianschnitt nicht so weit nach hinten sich erstreckt, wie es an den seitlichen Sagittalschnitten der Fall ist. Je seitlicher der Schnitt fällt, desto weiter nach hinten erstreckt sich diese Grenze, und desto mehr nimmt auch die Länge des Entoderms ab. Wir gewinnen also bei der Untersuchung einer sagittalen Schnittserie die Vorstellung, dass die beiden Keimblätter auf einer gewissen kurzen Axialstrecke noch nicht getrennt sind, obgleich seitlich von dieser Achse diese Trennung schon eingetreten ist. Diese axiale, noch nicht in Keimblätter getrennte Strecke des Embryonalfeldes nenne ich aus später zu erörternden Gründen den hinteren Achsenstrang.

Die ganze Strecke vom Rande der Keimscheibe bis zum Ende des Entoderms im Gebiete des Embryonalfeldes hat ungefähr die Länge von 0,5 mm, dieselbe Strecke am Randwulste hat 0,2 mm Länge.

An einer Querschnittserie fand ich die Bestätigung der oben beschriebenen Verhältnisse. Ein Querschnitt in der Nähe des Randes der Keimscheibe zeigt, dass unter der Deckschicht eine kompakte Zellenmasse liegt, wie es für ein späteres Stadium auf Taf. XIX Fig. 13 dargestellt ist. Diese kompakte Masse zeigt für dieses Stadium noch keine concentrische Anordnung ihrer Zellelemente; diese tritt erst später ein. Weiter nach vorn erscheinen seitlich zwei Grenzen, welche die oberen, dem Ektoderm angehörenden Zellschichten von den unteren entodermalen trennen (Taf. XIX Fig. 14). Dasselbe Verhalten der Grenzen im hinteren Theile des Schildes beschrieb auch OELLACHER für die Forelle. Die medianen Enden dieser Grenzen rücken allmählich gegen einander, indem sie sich dorsalwärts umbiegen, und in den noch weiter nach vorn liegenden Schnitten vereinigen sich schließlich diese doppelseitigen Abgrenzungen.

Ihre mediale Strecke bildet also einen dorsalwärts konvexen Bogen (Taf. XIX Fig. 15). Dieser Verlauf der Grenzfläche zeigt, dass das ektodermale Blatt dieser Region aus einem dünneren, me-

dianen Theil und zwei verdickteren lateralen, das entodermale aber im Gegentheil aus einer medianen verdickten und zwei lateralen dünneren besteht, wie das schon GOETTE (17, 19) beschrieben hat. Diese mediane Verdickung des Entoderms werde ich »vorderen Achsenstrang« nennen, um ihn von der axialen nicht in Keimblätter gespaltenen Zellmasse des hinteren Theiles des Embryonalfeldes zu unterscheiden.

Im vorderen Theile des Embryo kommt man in eine Gegend, wo das Entoderm keine mediane Verdickung mehr zeigt und noch weiter nach vorn einen zungenförmigen Vorsprung bildet, der eine Strecke weit gegen das Centrum der Keimscheibe sich fortsetzt und der, wie oben gesagt, mit einem Ansatz endigt, dessen Zellen an Schnitten zusammenhangslos zu liegen scheinen, wahrscheinlich aber eine netzförmig angeordnete Zellenlage bilden. Das Ektoderm, das über dieser lockeren Zellenlage liegt, ist nicht in der Mitte verdünnt, es geht allmählich in die dünne Keimhöhlendecke über.

Die beträchtliche Verdünnung der Keimhöhlendecke, die schon in diesem Stadium ausgeprägt ist, kann auf Grund ihrer strukturellen Umänderungen erklärt werden. Die lockere Beschaffenheit der mittleren Schichten der Keimhöhlendecke, die im Anfange der Umwachsungsperiode nicht zu beobachten war, zeigt, dass hier eine allmähliche Umlagerung von Zellen möglich erscheint, die als Ortsveränderung in engen Grenzen aufzufassen ist, indem eine Reihe von Zellen in die Lücken zwischen anderen sich einschiebt. Eine theilweise Atrophie der unteren Zellschichten scheint mir nach den oben erörterten Gründen für Salmoniden annehmbar. Beim Hecht und bei *Chondrostoma* habe ich nie ein atrophisches Verhalten der Keimhöhlendecke gefunden.

Beim weiteren Gange der Umwachsung des Dotters durch die Keimscheibe wird ihre außer der Embryonalanlage befindliche Oberfläche immer dünner, und wenn schließlich der Randwulst den Äquator des Eies erreicht, besteht sie nur aus der Deckschicht und einer unteren, an vielen Stellen durchbrochenen Schicht. Die Anlagen des Embryonalfeldes dagegen werden immer mächtiger.

In dem Stadium, welches auf Taf. XVIII Fig. 1 dargestellt ist, finden wir, dass der Randwulst ganz scharf von dem Centralfelde abgegrenzt ist, auch das Embryonalfeld tritt schärfer hervor. Es hat bei *Salmo salar* eine Länge von 0,9 mm bei einem Durchmesser der Keimscheibe von 2,73 mm. In der Seitenansicht findet man, dass der mittlere Theil des Feldes sich auf der Oberfläche der Keim-

scheibe mehr erhebt, als die seitlichen Theile, die allmählich zu beiden Seiten in den Randwulst übergehen. Dieser centrale, höher liegende Theil des Feldes ist von KUPFFER als Embryonalschild bezeichnet. Das ist die erste, am Flächenbild wahrnehmbare Umgrenzung des Embryonalkörpers, welche annähernd die Form eines der Längsachse nach querliegenden Ellipsoidsegments besitzt, was die Bezeichnung von OELLACHER als Stadium des querovalen Schildes rechtfertigt. Die hintere Peripherie dieses Ellipsoids geht allmählich in einen kleinen, birnförmigen Vorsprung über, den wir nach OELLACHER als Schwanzknospe bezeichnen werden; diese hat die Form eines Sphäroids, dessen vorderer ausgezogener Pol eine kurze Crista auf der Medianlinie des Schildes bildet. Trotz aller Versuche ist es mir weder an Alaunpräparaten, noch an Alkoholpräparaten gelungen, irgend welche Spuren von Faltungen oder Rinnen auf der Oberfläche der Keimscheibe zu finden.

An einer Sagittalschnittserie dieses Stadiums fand ich, dass die Strecke vom Randtheile der Keimscheibe bis zum annähernden Ende des Entoderms gemessen zunahm, sie betrug 0,8 mm. Eine Querschnittserie bietet die schon beschriebene Erscheinung von zwei, seitlich vom Achsenstrang liegenden Grenzen, die allmählich mit ihren medialen Enden zusammenfließen, indem sie ein ektodermales median verdünntes Blatt von einem entodermalen median verdickten abtrennen. Für dieses Stadium ist die so beschaffene Strecke viel länger geworden. Das gesammte entodermale Blatt ist bedeutend mächtiger geworden und bedingt dadurch das Relief des Embryonalschildes. Weiter nach vorn gleicht sich die mittlere Verdickung des Entoderms aus, indem wir bald die vordere Grenze seines Gebietes finden. Das Ektoderm geht allmählich in die verdünnte Keimhöhlendecke über. Das beschriebene Stadium ist am 8. und 9. Tag der Entwicklung zu beobachten.

Die Keimscheibe (Taf. XVIII Fig. 2) hatte einen Durchmesser von ungefähr 3,2 mm Länge. Die Länge des Embryo 1,15 mm, seine hintere Peripherie ist im Vergleiche mit dem vorher beschriebenen Stadium nach hinten ausgezogen und endigt mit der Schwanzknospe, die jetzt einen kleinen Vorsprung über den Rand der Keimscheibe bildet. Der ganze Embryonalschild ist deutlich von den umgebenden Theilen abgegrenzt, und da seine Längsachse größer als seine Querachse ist, so ist seine Form mit einem Eie zu vergleichen, dessen hinterer Pol etwas stärker verlängert erscheint. Von der vorderen Peripherie der Schwanzknospe sieht man eine schmale

Furche verlaufen, die zur Zeit nur im Bereiche des hinteren Drittels der Längsachse liegt. Dieses Stadium erreicht der Embryo am 9. und 10. Tag der Entwicklung.

Da ich meines großen Materials wegen sicher bin, keine Lücken in der Reihenfolge meiner Beobachtungen zu haben, und da diese frühen Stadien von *Salmo salar* und *Salmo fario* ganz übereinstimmen, so bezweifle ich die Existenz der von OELLACHER (1 pag. 21) als Stadium des runden Embryonalschildes beschriebenen Form, die wahrscheinlich zu einer der früheren durch Alkoholwirkung veränderten Formen zu rechnen ist.

Querschnitte durch das Bereich der Schwanzknospe zeigen, wie bei dem vorher beschriebenen Stadium, eine noch nicht in Keimblätter geschiedene Zellmasse, deren Elemente konzentrisch angeordnet sind. Spuren dieser konzentrischen Anordnung waren auch im Bereiche des Achsenstranges in dem vorher beschriebenen Stadium zu sehen. Die in der Mitte liegenden Zellen Fig. 13 sind größer und haben eine runde Form; man findet zwischen ihnen oft solche, die in Theilung begriffen sind. Die mehr peripherisch dazu befindlichen Zellen sind schwach abgeplattet und lagern in kreisförmigen Schichten um die centrale Masse. Auf etwas weiter nach vorn liegenden Schnitten findet man das doppelseitige Erscheinen der Keimblättergrenze. Die untere Schicht des Ektoderms besteht jetzt in der Mitte jeder abgegrenzten Strecke aus vertikal in die Länge ausgezogenen Zellen.

Indem ich die Konturzeichnungen der Querschnittserien der Stadien Taf. XVIII Fig. 1 und 2 mit einander verglich, fand ich, dass die Zahl der Schnitte durch die Gegend des Embryo, in welcher noch keine Abgrenzung der Keimblätter in der Mittellinie angedeutet ist, für beide Stadien ungefähr dieselbe ist, so dass also die Länge des hinteren Achsenstranges für beide Stadien auch unverändert blieb, obgleich die Länge des Embryo zugenommen hat. Die große Regelmäßigkeit der Serien, die das Mikrotom von THOMA liefert, erlaubt diesen Schluss zu ziehen.

Weiter nach vorn findet man auf fünf bis sechs Schnitten ein in der Mitte verdünntes Ektoderm, und kommt allmählich ins Gebiet der Rückenfurche, welche am Querschnitt als eine Einbiegung erscheint, über deren Boden die Deckschicht sich brückenartig lagert (Fig. 16). Man sieht, dass die obersten Schichten des Ektoderms, die unmittelbar unter der Deckschicht liegen, eine viel lockerere Beschaffenheit in der Mitte des Präparats, als auf den seitlichen Theilen

desselben zeigen. Die Zellen dieser obersten Schicht sind von runder Form, was sie von den Zellen der unteren Schichten scharf unterscheidet, da die letzteren im Allgemeinen eine mehr oder weniger in die Länge gezogene Gestalt besitzen. Im vorderen Theile des Embryonalschildes, wo keine Rückenfurche vorhanden ist, ist diese lockere Beschaffenheit der obersten Schicht des Ektoderms nicht zu beobachten. An der Stelle der Längsausdehnung des Embryo, wo die Rückenfurche am tiefsten ist, findet man, dass die seitlichen Theile des Entoderms sich stark verdickt haben, was in früheren Stadien nicht der Fall war, wie es aus dem Vergleiche der beiden Fig. 15 und 16 Taf. XIX deutlich zu sehen ist. Daher sind auch die seitlichen Theile des Ektoderms etwas von der Oberfläche des Dotters erhoben, der mittlere dagegen ruht auf der Oberfläche des vorderen Achsenstranges, welcher annähernd dieselbe Dicke behält.

Die Erhebung der seitlichen Theile des Entoderms könnte für dieses Stadium als Hauptmoment des Erscheinens der Rückenfurche betrachtet werden. Eben so muss auch das Ausweichen des mittleren Theils des Ektoderms nach unten, welches durch sein Flächenwachsthum bedingt wird, in Betracht gezogen werden, obgleich es durch direkte Beobachtungen nicht zu konstatiren ist.

Der beschriebene Zustand ist nur im Bereiche der primären Furche zu beobachten; weiter nach vorn bietet das ältere Stadium dieselben Verhältnisse des Ektoderms und des darunter liegenden Entoderms, wie es für die jüngeren Stadien beschrieben wurde.

Auf den vordersten Schnitten sind die seitlichen Theile des Entoderms gar nicht vorhanden. Das Entoderm bildet hier den, für das vorher beschriebene Stadium zungenförmigen Vorsprung, in dessen medianer Linie kein vorderer Achsenstrang nachzuweisen ist. Wenn ich die Zahl der Schnitte, auf welchen nur der mittlere Theil des Entoderms ohne die seitlichen vorhanden ist, berücksichtige, so finde ich, dass sie bedeutend größer ist, als in dem vorigen Stadium. Es hat sich also das Entoderm weiter nach vorn zu ausgedehnt.

Taf. XVIII Fig. 3 stellt ein Stadium vor, dessen hintere Hälfte bedeutend nach hinten verlängert ist, auch das vordere Ende sieht mehr zugespitzt aus, und setzt sich von den seitlichen Theilen als ein spitzer Fortsatz ab. Die beiden seitlichen Theile sind mehr auf die Oberfläche der Keimscheibe gehoben, daher ihre Konturen viel schärfer. Die Längsfurche hat an Länge zugenommen und endigt in der vorderen Hälfte des Körpers. Die Länge des Embryo dieses Stadiums beträgt 1,32 mm.

Dieses Stadium tritt auf am 10. Tage der Entwicklung.

Wenn man Fig. 1, 2 und 3 mit einander vergleicht, so findet man, dass das vorderste Ende des Embryonalschildes etwas nach vorn gewachsen ist; in Fig. 1, wo die seitlichen Abgrenzungen des Schildes im Anfange ihrer Ausbildung begriffen sind, ist das vordere Ende des Schildes gleichmäßig abgerundet. In Fig. 2 bildet das vordere Ende schon einen deutlichen Vorsprung. In Fig. 3 endlich ist dieser Vorsprung als ein ansehnlicher zu bezeichnen. Wir haben gesehen, dass in dem Stadium Fig. 2 das Entoderm sich weiter nach vorn fortsetzt als im Stadium Fig. 1. Im Stadium Fig. 3 ist diese Verlängerung des Entoderms eine noch größere; sie erreicht in diesem Stadium die Stelle, wo das Ektoderm des Embryonalfeldes die allmählich dünner werdende Strecke bietet, durch welche sie in die Keimhöhlendecke übergeht. Da das Entoderm, indem es sich verlängert, einen nach vorn gerichteten zungenförmigen Fortsatz bildet und da das es bedeckende Ektoderm an diesen Fortsatz sich anpasst, wie es aus dem Querschnitte (Taf. XIX Fig. 17) zu sehen ist, so ist durch diese Verhältnisse die Ausbildung des vorderen zugespitzten Endes des Embryonalschildes erklärt.

Der Vergleich des hinteren Abschnittes des Embryonalschildes zeigt auch eine allmählich sich vollziehende Verlängerung dieses Abschnittes, die gleichzeitig mit der Ausbreitung der Keimscheibe über die Oberfläche des Dotters vor sich geht.

Im Bereiche des hinteren Achsenstranges dieses Stadiums zeigen die Querschnitte dieselben Verhältnisse wie in den früheren. Das Erscheinen der Grenzlinien zwischen den Keimblättern geht nach demselben Gesetz. Die Länge des Gebietes, wo die Keimblätter nicht durch die ganze Breite des Präparates geschieden sind, bleibt ungefähr dieselbe. Die konzentrische Anordnung der Zellen ist jetzt sehr deutlich ausgeprägt und ist nicht bloß im hinteren Achsenstrange zu finden, sondern setzt sich eine kurze Strecke weiter nach vorn in den vorderen Achsenstrang, d. h. in den mittleren verdickten Theil des Entoderms fort.

Aus dem Vergleiche der mittleren breiteren Theile der Embryonen auf Fig. 2 und 3 erscheint deutlich, dass sie in allen drei Stadien dieselbe Breite behalten. Diese Thatsache diente mir, um beim Vergleiche der Konturzeichnungen der Querschnittserien dieser drei Stadien ungefähr die entsprechenden Mittelregionen festzustellen, und danach den Gang des Wachsthums des hinteren und vorderen Abschnittes des Embryonalschildes zu beurtheilen.

Aus dem Vergleiche der drei Figuren ist ersichtlich, dass die Schwanzknospe sich allmählich von dem breitesten Theile des Schildes entfernt, indem sie nach hinten rückt. Da aber in der Schwanzknospe sich die axiale, nicht in Keimblätter geschiedene Zellmasse befindet, so kann man sagen, dass der hintere Achsenstrang allmählich nach hinten rückt, indem er dabei dem Rand der Keimscheibe folgt, der, wie ich weiter besprechen werde, bei der Umwachsung des Dotters sich allseitig gegen den entgegengesetzten Pol des Eies mit seiner ganzen Peripherie hin bewegt.

Mir scheint mit OELLACHER (1, pag. 49, 54) wahrscheinlich anzunehmen, dass der centrale Theil des hinteren Achsenstranges als ein Vermehrungsherd von Zellen aufzufassen ist. Ich habe nämlich zwischen diesen centralen Zellen oft solche gefunden, die in Theilung begriffen waren. Die centralen Zellen haben die runde Form, die für neu entstandene, indifferente Elemente charakteristisch ist. Je mehr man sich vom Centrum entfernt (Taf. XIX Fig. 13), desto mehr abgeplattet erscheinen die Zellen bis zu einer gewissen Grenze, von welcher an sie wieder ihre rundliche Form annehmen. Diese Anordnung der Zellen ist scheinbar durch Druckverhältnisse zu erklären. Die Vermehrung der centralen Zellen und das Wachsthum der neu entstandenen Elemente übt einen gewissen Druck auf die umgebenden Zellschichten, wodurch diese abgeplattet werden. Die peripherischen Zellen aber behalten, da sie einem geringeren oder gar keinem Druck unterworfen sind, ihre rundliche Form bei. Indem der Achsenstrang sammt der übrigen Peripherie der Keimscheibe nach hinten rückt, hinterlässt er eine Zellmasse, die beträchtlich durch Zellvermehrung wächst und sich allmählich in Keimblätter spaltet. Da die am meisten peripher vom Achsenstrange liegenden Zellen als die ältesten zu betrachten sind, so ist das Erscheinen der beiden Grenzen im hinteren Theile des Achsenstranges weit lateralwärts erklärlich aus dem Grunde, weil die Zellen eine gewisse Specialisirung erfahren müssen, um die Sonderung der Keimblätter darzustellen.

Im Gebiete des embryonalen Schildes kann man also der Länge nach zwei Abschnitte unterscheiden. Der eine umfasst den vordersten Theil des Embryo, dessen Entoderm keinen Achsenstrang aufweist. Diese Strecke des Entoderms war zum Theil angelegt in dem zuerst von mir beschriebenen Stadium, also zu der Zeit der Entwicklung, wo der hintere Achsenstrang noch nicht ausgebildet ist. Bei späteren Stadien verlängert sich diese Strecke des Ento-

derms durch Wachstum nach vorn, indem sich das vordere zugespitzte Ende des Embryo allmählich ausbildete. Der andere, hintere Abschnitt des Schildes ist bei der Ausbildung des hinteren Achsenstranges entstanden. Sein Ektoderm und Entoderm zeigen von den ersten Anlagen an Verhältnisse, die am vorderen Abschnitte nicht zu beobachten waren, nämlich im Entoderm den vorderen Achsenstrang und den medianen, verdünnten Theil des Ektoderms. Es ist unmöglich eine bestimmte Grenze zwischen den beiden Abschnitten zu ziehen, da es eine kurze Übergangsstrecke zwischen denselben giebt, die etwa in der Mitte des breitesten Theiles des Embryo liegt. Während des beschriebenen Entwicklungscyklus hat sich also der hintere Abschnitt des Schildes durch Anlage neuer, in Keimblätter geschiedener Zellmassen nach hinten verlängert, während der vordere nach vorn ausgewachsen ist.

Die Rückenfurche ist in diesem Stadium weit nach vorn zu verfolgen und es ist zu bemerken, dass an derjenigen Strecke des Embryo, in welcher für das vorher beschriebene Stadium die Rückenfurche vorhanden war, schon die beiden seitlichen Theile stark nach oben gewölbt sind, was mit einer starken Verdickung der seitlichen Theile des Entoderms gleichen Schritt geht (Taf. XIX Fig. 18). Der mittlere Theil des Ektoderms dieser Gegend bildet einen schwachen kielartigen Vorsprung, der gegen den Dotter sich zu senken scheint, resp. gegen das Entoderm.

Ich habe an dem vorigen Stadium auf gewissen Strecken der Mittellinie des Embryonalschildes eine Lockerung der obersten Schichten des Ektoderms unmittelbar unter der Deckschicht beschrieben. Dieser Zustand ist jetzt durch die ganze Länge der Rückenfurche zu beobachten. Es ist möglich, dass diese Elemente ihre runde Form durch Verminderung des seitlichen Druckes bei der Ausbiegung des Ektoderms erhalten haben.

Indem wir das Centralgewebe des ektodermalen Kiels an der Stelle, wo er am meisten ausgebildet ist, näher betrachten, finden wir, dass diese runden Zellen der obersten Schichten des Ektoderms nicht bloß bis zum Boden der Rückenfurche nach unten zu verfolgen sind, sondern es liegen einige im kompakten Gewebe des Kiels eingefaltet und sind dabei durch ihre runde Form scharf von den übrigen Zellen des Kiels zu unterscheiden, wie es auf Taf. XIV Fig. 18 Cz wiedergegeben ist.

In den Regionen, wo der ektodermale Kiel schon ausgebildet ist, findet man, dass die lateralen Theile des Ektoderms so stark

erhoben sind (Fig. 18), dass zwischen ihnen eine leichte Rinne sich auszubilden anfängt. Am Boden dieser Rinne verläuft die Rückenfurche, über welcher die Deckschicht immer etwas abgehoben erscheint. Es ist interessant bei diesem Schnitte die von GOETTE schon beschriebene Stellung der verlängerten Zellen der mittleren Schichten des Ektoderms zu betrachten. Man findet, dass sie sich von beiden Seiten her zur Mittellinie neigen und durch diese Stellung, welche in früheren Stadien noch vor der Ausbildung des ektodermalen Kiels nicht zu beobachten war, auf den Gang des Processes der Kielbildung hinweisen, der darin besteht, dass die lateralen Theile des Ektoderms sich von dem Dotter nach oben entfernen, während der mittlere Theil stehen bleibt. Es bildet sich somit eine Falte, deren Schenkel sich an einander legen, indem die obersten aus runden Zellen bestehenden Schichten des Ektoderms, vom ersten Anfang der Faltenbildung an in diese Falte eingeschlossen werden.

Im vorderen Theil des Embryo ist die Zahl der Schnitte, welche nur den mittleren Theil des Entoderms ohne die seitlichen zeigen, eine bedeutend größere. Auf dieser Verlängerung beruht, wie wir früher bemerkt haben, die Bildung des vorderen Abschnittes des Embryo.

Es bleibt für dieses Stadium noch übrig einen wichtigen Fortschritt in der Entwicklung des primären Entoderms zu besprechen. In der Region, in welcher der Anfang der Kielbildung vor sich geht, ist der vordere Achsenstrang durch zwei dünnere Strecken des entodermalen Blattes mit den beiden seitlichen stark verdickten Theilen verbunden, wie es die Fig. 16 (Taf. XIX) aus früheren Stadien uns zeigt; noch weiter nach vorn sieht man in den seitlichen Theilen des Entoderms zwei deutliche Grenzen erscheinen, welche die oberen Zellenreihen von den 2—3 unteren scheiden. Diese Grenzen erscheinen als helle Linien und sind wie alle anderen Grenzlinien im ersten Momente des Erscheinens deutlicher mit schwacher, als mit starker Vergrößerung wahrnehmbar. Noch weiter vorwärts, wo die Grenze deutlicher ausgeprägt ist, sieht man sie bei beliebiger Vergrößerung (Taf. XIX Fig. 18).

Die so im Bereiche der seitlichen Theile des Entoderms entstandenen Grenzen trennen vollständig die beiden seitlichen, verdickten Theile dieses Blattes von den darunter liegenden Schichten, so wie vom vorderen Achsenstrang. Die beiden seitlichen abgegrenzten Theile sind die Mesodermplatten. In der Gegend, in welcher der vordere Achsenstrang aufhört, sind die beiden Mesodermplatten durch 2—3

Zellenreihen dargestellt, die noch vom Entoderm deutlich abgegrenzt sind.

Die Mesodermplatten sind also als zwei seitlich von der Medianlinie entstandene solide Auswüchse des Entoderms zu betrachten, die sich allmählich vom Entoderm abgrenzen, in diesem Sinne geben die Bildung des Mesoderms auch ZIEGLER für Lachs (4, pag. 46), CALBERLA (11, pag. 240) für Syngnathus und Salmoniden an.

HOFFMANN (13, I, pag. 155) hat eine andere Auffassung über die Entstehung der paarigen Mesodermplatten; er sagt, dass in früheren Stadien das Mesoderm als eine unpaare, mittlere Schicht erscheint, die zwischen dem einschichtigen Entoderm (13, II, pag. 9) und dem Ektoderm liegt, und erst später durch das Eindringen des ektodermalen Kiels in zwei laterale Hälften getheilt wird. Diese Angabe kann ich nicht bestätigen.

Das Entoderm ist ferner in diesen, so wie auch in späteren Stadien nur in gewissen Regionen seiner seitlichen Theile als einschichtig zu bezeichnen, wie es auf meinen Tafeln angegeben ist. Auch habe ich nie gesehen, dass das Mesoderm ohne dazwischen liegendes Entoderm auf den seitlichen Theilen des Schnittes die sogenannte Parablatschicht berührt, wie das HOFFMANN darstellt.

Durch den dargestellten Gang der ersten Bildung des ektodermalen Kiels ist also konstatiert, dass die obere Schicht des Ektoderms, die unmittelbar unter der Deckschicht liegt, im Centrum des Kiels eingefaltet wird. Über diesen Punkt war GOETTE im Unklaren, da er in seiner letzten Arbeit über Knochenfische (19, pag. 150) sagte: »Nur muss ich entschieden bestreiten, dass eine obere kontinuierliche Zellschicht — von der sich nicht verändernden, bisweilen sogar abgehobenen Deckschicht ganz zu schweigen — sich von oben her faltenförmig in den von den übrigen Zellschichten gebildeten Kiel einsenkt und so zur Auskleidung einer kontinuierlichen, wenn auch noch so engen Spalte wird, welche sich später zum Centralkanal der Cerebromedullarröhre erweiterte. An Hunderten von Durchschnitten des Forellenkeims habe ich nichts Derartiges gesehen.« Diese, nicht den Thatsachen entsprechende Darstellung ist auch in der neueren Arbeit von HOFFMANN wiedergegeben (13, II, pag. 13). Er bestätigt im Ganzen die Ansichten von GOETTE und beschreibt, dass bei der Bildung des Kiels die Zellmassen des Ektoderms zur Medianlinie gegen einander rücken, indem sie eine einfache Zellenlage als Grundschiebt der Oberhaut zurücklassen.

Dass die Deckschicht nicht in das Centrum des Kiels geräth, wird von allen Autoren bestätigt, welche die Entwicklung des Centralnervensystems bei Knochenfischen im Sinne einer Einfaltung verstanden haben, nur nicht von ROMITI (12) und CALBERLA (11). Die Arbeiten dieser Forscher, die sich hauptsächlich mit der Frage über die Herkunft der Zellen, die den späteren Centralkanal bekleiden sollen, beschäftigen, enthalten aber keine bestimmten Angaben über die Art und Weise des Entstehens des ektodermalen Kiels, wie ich es weiter unten näher besprechen werde.

An demselben Bebrütungstage findet man immer Embryonen, bei denen die Rückenfurche vollständig an Flächenbildern geschwunden ist, an Schnitten aber kann man für dieses, wie überhaupt für alle späteren Stadien der Dotterumwachsungsperiode, unmittelbar vor der Schwanzknospe, eine kurze Strecke erkennen, auf welcher die Rückenfurche vorhanden ist. Diese Embryonen haben stets die auf Taf. XVIII Fig. 3 dargestellte Form; der einzige Unterschied, den sie bieten, ist die Abwesenheit der Rückenfurche. An Flächenbildern ist keine Depression auf dem Rücken des Embryo zu finden, an Schnitten aber sah ich die flache Rinne, die ich schon in dem vorigen Stadium beobachtet habe. Im Übrigen sind keine wichtigen Fortschritte zu beobachten.

Diese konstant vorkommende embryonale Form geht über in die, welche auf Taf. XVIII Fig. 4 dargestellt ist. Sie ist gewöhnlich am 10. und 11. Tag der Entwicklung zu beobachten. Die äußere Form dieses Stadiums zeigt keine besonderen Abweichungen von den vorigen, ihre Länge ist auch dieselbe. Statt der Rückenfurche aber findet man eine im vorderen Theile verbreiterte und tiefere Rinne, die sich nach hinten schmaler werdend fortsetzt, und in der Nähe der Schwanzknospe endigt. Diese Rinne ist die Medullarrinne; an Querschnitten war sie in schwach ausgeprägtem Zustande schon im vorderen Theil der früheren Stadien nachweisbar.

Die Region der Schwanzknospe und die unmittelbar vor ihr liegende zeigen dieselben Verhältnisse wie in den vorher beschriebenen Stadien. Man findet im hinteren Theil des Embryo eine Strecke, in welcher das Vorhandensein der Rückenfurche nachweisbar ist; diese Furche erweitert sich allmählich, indem sie weiter nach vorn in die Medullarrinne übergeht. Der ektodermale Kiel dieser Gegend ist bedeutend stärker ausgebildet. Der unter dem Kiel liegende vordere Achsenstrang ist gegen den Dotter gedrängt,

dessen Oberfläche, entsprechend seinem Verlaufe, rinnenförmig deprimirt erscheint. Beim Vergleiche der Konturzeichnungen der Querschnittserien dieser Stadien mit den vorher beschriebenen ward es mir klar, dass das Ektoderm in den vorderen und mittleren Abschnitten des embryonalen Körpers sich besonders in seinen seitlichen eingefalteten Theilen verdickt hat.

Ein Querschnitt aus dem breitesten Theil des Embryo (Taf. XIX Fig. 19) hat, wie OELLACHER sich ausdrückte, die Form eines Armbrustbogens, da zu beiden Seiten der Medullarrinne zwei starke, wellenförmige Ausbiegungen des Ektoderms entstanden sind, deren erste Andeutungen auf Querschnitten schon in früheren Stadien zu beobachten waren und die jetzt so stark entwickelt sind, dass sie am Flächenbilde das Erscheinen der Medullarrinne hervorrufen. Die unter diesen Ausbiegungen des Ektoderms liegenden Mesodermalplatten bestehen nicht, wie in früheren Stadien, aus kompakten Zellmassen, sondern sind stark aufgelockert, manchmal etwas vom Entoderm abgehoben, indem sie dem sich bogenförmig krümmenden seitlichen Theile des Ektoderms in seiner Gestaltung folgen. In späteren Stadien, wo der ektodermale Kiel dem fortschreitenden Prozesse der Einfaltung gemäß tiefer in den Dotter sich senkt, legen sich wieder die Mesodermalplatten den übrigen Keimblättern an. Diese Ablösung der Mesodermalplatten kann auf Reagenswirkung zurückgeführt werden, allein die Auflockerung des mesodermalen Gewebes, die nichts mit Reagenswirkung zu thun hat, beweist genügend, dass hier die Erhebung der seitlichen Theile des Ektoderms nicht hauptsächlich durch Wucherung des Mesoderms, sondern durch Flächenwachsthum des Entoderms vor sich geht, wobei ihr mittlerer Theil nach unten ausweicht und durch Einfaltung den Kiel bildet. Das zeigt auch die in diesem Stadium in dem breitesten Theil des Embryo stark ausgesprochene rinnenförmige Depression des Dotters. Der Einfaltungsprocess, welcher die Ausbildung des Kiels bedingt, wird von denselben, in früheren Stadien beschriebenen, histologischen Erscheinungen begleitet. Diese bestehen in der speciellen Anordnung der Längsachsen der Zellen und in der Beschaffenheit der medialen Zellen des Kiels. Es ist aber zu bemerken, dass diese Zellen in diesem Stadium schon eine Eigenthümlichkeit bieten (Taf. XIX Fig. 19 Cz), die hervorgehoben werden muss. Auf Querschnitten der früheren Stadien (Fig. 18) sahen wir, dass die zwei oder drei kolonnenartig angeordneten Zellenreihen, deren rundliche Form sie als Derivate der obersten Schicht

des Ektoderms aufweist, sich näher zur unteren Peripherie des Kiels erstrecken, als es in dem späteren Stadium der Fall ist. In der mittleren Region des Körpers ist in diesem Stadium der Kiel viel länger, obgleich die kolonnenartig angeordneten Zellen (*Cz*) bloß in seinen oberen Theilen deutlich nachzuweisen sind. In dem unteren Theil des Kiels haben die mittleren Zellen ganz dieselbe Beschaffenheit wie die übrigen, weil sie sich schon durch ihre Form an die übrigen centralen Zellen des Kiels angepasst haben.

Diese Thatsache erklärt, dass man nicht an allen Regionen des Embryo mit der wünschenswerthen Deutlichkeit die von CALBERLA beschriebene Anordnung der centralen Zellen des Kiels beobachten kann. Am deutlichsten sieht man sie nur da, wo die Einfaltung rascher vor sich geht; also für das betreffende Stadium im mittleren Theil des Embryo, wo der Kiel stärker ausgesprochen ist und unmittelbar vor der Schwanzknospe, wo das Vorhandensein der Rückenfurche noch nachzuweisen ist. Ich kann also für die von mir untersuchten Fische die Angabe von CALBERLA, als seien die Centralzellen des Kiels von Anfang ihrer Entstehung an bis zur Abschnürung des Medullarstranges von den sie umgebenden Zellen durch ihre Form und Größe zu unterscheiden, nicht bestätigen.

Es ist von KUPFFER (8, pag. 217) bemerkt worden, dass aus dem Texte der Arbeit von CALBERLA nicht ersichtlich sei, wesshalb die centralen Zellen des ektodermalen Kiels auf seinen Figuren dunkler konturirt sind als die übrigen. Ich muss bemerken, dass bei verschiedenen Fischen die im Kiel eingefalteten Elemente einige Verschiedenheiten zeigen, besonders was die Schärfe der Konturen betrifft. Beim Hecht z. B. erscheinen diese Zellen in bestimmten Zeiten der Entwicklung mit außerordentlicher Schärfe der Konturen, wie es auf meiner Taf. XXI Fig. 42 für ein späteres Stadium der Entwicklung wiedergegeben ist.

Bei allen von mir untersuchten Fischen besteht die Deckschicht zur Zeit der Entwicklung des Kiels aus sehr platten Zellen, ich vermute daher, dass CALBERLA diese Schicht übersehen hat, denn auf seinen Tafeln besteht die oberste Schicht des Ektoderms aus zu voluminösen Zellen, um für die Deckschicht gehalten werden zu können, diese blieb wahrscheinlich an der Eihülle haften; nur so erkläre ich mir, dass diesem Beobachter ein so klarer Vorgang, wie der, dass die Deckschicht keinen Antheil am Einfaltungsprocesse nimmt, entgehen konnte.

In der Arbeit von ROMITI (12) ist die richtige Deckschicht ab-

gebildet; ich kann aber seine Angaben nicht für überzeugend halten, denn seine beiden Figuren 1' und 2', welche verschiedene Vergrößerungen eines und desselben Präparates zeigen, haben sehr wenig Übereinstimmendes mit einander. In Fig. 1' könnte man eine Einbiegung von zwei höchstens drei kernhaltigen Zellen in der Furche des stark entwickelten Kiels annehmen. Die Form dieser Zellen entspricht der Form der Zellen der Deckschicht, die aber ohne Kern abgebildet sind; Fig. 2' dagegen zeigt sechs kernlose Zellen, die durch ihre Form den Deckschichtzellen entsprechen, sich sehr scharf von den umgebenden Zellen unterscheiden, und zu wenig sich senken, um wirklich ihr Eindringen in das Centrum des Kiels annehmbar zu machen. Diese Zellen stehen nämlich alle in einer fast horizontalen Reihe und sind nicht kolonnenartig gegen das Centrum des Kiels geordnet.

Ich habe, wie oben gesagt, gefunden, dass es beim Lachs und bei Forellenembryonen ein Stadium giebt, in welchem die Rückenfurche verschwindet. Am Flächenbilde ist keine Andeutung einer Einfaltung zu erkennen. An Schnitten aber findet man immer noch vor dem Verschwinden der Rückenfurche die erste Andeutung der Medullarrinne, die allmählich in die Taf. XIX Fig. 19 dargestellte Rinne übergeht.

OELLACHER hat (1, pag. 23) zwei Rückenfurchenbildungen unterschieden, seine Angaben differiren aber von den meinigen, wie ich es bei der Zusammenstellung seiner Resultate über die äußere Form der Embryonen besprechen werde.

In meiner vorläufigen Mittheilung (Zool. Anz. VII. Bd.) habe ich die Beziehungen der beiden Rückenfurchenbildungen unrichtig zu einander dargestellt. Die Rückenfurche ist nicht das Ergebnis einer Ausgleichung der Dicke der Medullarplatte in ihrem mittleren verdünnten Theile, sondern das Ergebnis der ersten Ausbildung des Kiels, d. h. der Einfaltung, die zu der Zeit hauptsächlich durch die Erhebung der seitlichen Theile des Ektoderms durch das wuchernde Mesoderm entsteht. Diese Furche ist also im Grunde vollständig identisch mit der Medullarrinne, oder wie ich sie in meiner vorläufigen Mittheilung genannt habe, mit der »Einfaltungsrinne«. Die beiden Furchenbildungen erscheinen als Ergebnis des gleichen Processes der Einfaltung und bezeichnen nur quantitative Verschiedenheiten desselben Processes. Bei der Einfaltungsrinne werden nur größere, seitliche Strecken des Ektoderms bogenförmig aufgehoben.

Das Entoderm zeigt in diesem Stadium das Erscheinen einer

deutlichen Grenze, welche sein mittlerer, verdickter Theil (vorderer Achsenstrang) (Taf. XIX Fig. 18 *vAx*) von den darunter liegenden zwei bis drei Zellenreihen trennt; damit ist die Anlage der Chorda gegeben. Die Chorda-Anlage ist in diesem Stadium nur im hinteren Drittel deutlich abgegrenzt. Weiter nach vorn setzt sich bis zum vorderen Drittel der Serie der noch nicht abgegrenzte vordere Achsenstrang fort.

## 2. Die Anlage der Gehirnregionen und die vollständige Abgrenzung der Chorda.

Das auf Taf. XVIII Fig. 5 dargestellte Stadium vom Lachs hatte eine Länge von 1,7 mm. Ich habe es meistens am 12. Tag der Entwicklung beobachtet. Seine Medullarrinne zeigt eine weitere Ausbildung und kann in drei Abschnitte getheilt werden. Wir sehen vorn (*I*) eine ovale, vertiefte Stelle, die dem vorderen Theil der Medullarrinne der früheren Stadien entspricht. Nach hinten erhebt sich allmählich der Boden dieser ovalen Vertiefung und bildet so eine Strecke, die zwischen zwei Erhebungen liegt. Diese Strecke der Medullarrinne verbindet die ovale Grube mit einer Vertiefung von unregelmäßiger, rhomboidaler Form; man kann also diese Vertiefung als zweiten (*II*) Abschnitt bezeichnen. Die hintere Ecke dieser rhomboidalen Vertiefung verlängert sich nach hinten, indem sie in eine sehr schmale Rinne übergeht, welche den dritten Abschnitt der Medullarrinne (*III*) bildet. Entsprechend diesen drei Abschnitten der Medullarrinne ist der Körper des Embryo in drei Regionen gegliedert. Die vordere Region umschließt die ovale Verbreitung der Medullarrinne; sie verlängert sich nach vorn in das oben besprochene zugespitzte Ende. Die beiden seitlichen Theile dieser Region erscheinen als zwei dicke Wülste, deren hintere Abschnitte höher liegen als die vorderen. In der Mitte sind diese seitlichen Theile stark verbreitert. Die Region des Embryo, in welcher die rhomboidale Grube sich befindet, zeigt zwei Ausbuchtungen der seitlichen Konturen, welche sie von der hinteren bis zur Schwanzknospe allmählich dünner werdenden Region abgliedern. Diese letzte Region entspricht dem Verlaufe des verschmälerten Theils der Medullarrinne.

Später werde ich versuchen den Beweis zu liefern, dass die Region, welche die rhomboidale Verbreiterung der Medullarrinne enthält, der Deutung von His entsprechend als Hinterhirnanlage auf-

zufassen ist. Die hintere Region entspricht der Rückenmarksanlage, ist also als Rumpf aufzufassen.

Die von mir gegebene Beschreibung dieses Stadiums ist an nicht mit Alkohol behandelten Objekten gemacht, eben so wie die beigegebene Zeichnung. An Alkoholpräparaten traten gewisse Erscheinungen auf, die an mit Alaunlösung behandelten Objekten nicht zu sehen waren. An Alkoholmaterial findet man nämlich eine viel deutlichere Abgrenzung der rhomboidalen Verbreiterung, der Medullarrinne, und an der Stelle ihrer seitlichen Ecken erscheinen zwei grubenartige Vertiefungen. Dieses Stadium ist mit den vorher beschriebenen durch einige Zwischenformen verbunden. Man findet nämlich an denselben, öfters aber am 11. Entwicklungstag, Formen, bei welchen die seitlichen Theile des vorderen Abschnitts sich nicht so stark von der Oberfläche des Dotters abheben. Die rhomboidale Verbreiterung ist aber schon bei diesen Formen angedeutet. Der Rumpfabschnitt hat ungefähr dieselbe Länge wie Fig. 4 und zeigt die mediale Rinne.

Bei Forellenembryonen (Fig. 6) ist die rhomboidale Verbreiterung viel schmaler; ihre seitlichen Ecken verlängern sich lateralwärts, indem sie in zwei grubenartige Vertiefungen (*HG*) enden. Diese Verhältnisse bei der Forelle sind ohne Alkoholbehandlung wahrzunehmen. Es sind also die zwei seitlichen Gruben der Hinterhirnregion bei Forellen deutlicher ausgesprochen, als beim Lachs, bei welchem sie nur an Alkoholpräparaten nachzuweisen sind.

Die Querschnitte durch die Schwanzknospe zeigen dieselbe concentrische Anordnung der Zellelemente, wie es früher beschrieben ward. Nach vorn ist eine Strecke vorhanden, wo der mittlere Theil des Ektoderms auf fünf bis sechs Schnitten dünner als die seitlichen Theile erscheint. Weiter treffen wir Schnitte, welche das Erscheinen der Rückenfurche zeigen. Diese Furche geht, indem sie sich allmählich erweitert, in die Gegend der Medullarrinne über, wo schon ein starker ektodermaler Kiel ausgebildet erscheint.

Wir finden also, dass der hintere Theil in diesem Stadium, in welchem die Rumpfggend bedeutend länger geworden ist, in Bezug auf die Ausbildung des Ektoderms genau dieselben Verhältnisse zeigt, wie in früheren Stadien.

In der Nähe der rhomboidalen Verbreiterung der Medullarrinne sind die seitlichen Theile des Ektoderms stark verdickt, wie es für ein späteres Stadium (Taf. XX Fig. 25) dargestellt ist. Durch die

Bildung dieser Verdickungen unterscheidet sich die Hinterhirnregion von der Rumpfgegend, in welcher die seitlichen Theile der Medullarplatte ganz allmählich in das übrige zweischichtige Ektoderm übergehen. An der Stelle wo diese Verdickungen am stärksten ausgesprochen sind und welche am Flächenbilde den seitlichen Ecken des Rhombus entsprechen, finden wir zwei lateralwärts von der Medianlinie liegende grubenartige Einsenkungen des Ektoderms (*HG*). Sie liegen zu beiden Seiten einer medianen Einsenkung, die der Mitte des Kiels entspricht. Am Boden dieser Einsenkung sind gewöhnlich die eingefalteten Zellen der oberen Schicht des Ektoderms (*Cz*) sehr deutlich ausgesprochen. Die Deckschicht ist über die mediane Einsenkung eben so wie über die lateralen brückenartig ausgespannt. Aus der beigegebenen Fig. 25 ist zu sehen, dass der Übergang der seitlichen Theile der Medullarplatte in das übrige Ektoderm durch eine wulstartig dorsalwärts konvexe Falte dargestellt ist. Den Scheitel dieser Falte, der die Übergangsstelle zwischen Medullarplatte und Ektoderm bildet, bezeichne ich mit ZIEGLER als Medullarwulst (*Mw*).

Weiter nach vorn gleichen sich die seitlichen Verdickungen allmählich aus, und wir finden eine Reihe von Schnitten, auf welchen die seitlichen Theile der Medullarplatte keine seitlichen Verdickungen zeigen und so, allmählich sich verdünnend, in das übrige Ektoderm übergehen, wie es in der Rumpfgegend der Fall ist. Ein Schnitt dieser Gegend durch den breitesten Theil des Embryo ist auf Taf. XIX Fig. 20 dargestellt. Diese Region werde ich als Mittelhirnregion bezeichnen; sie charakterisirt sich in diesem Stadium durch ihre Breite und ihren außerordentlich stark entwickelten Kiel. Wir können eine Strecke weit in der kompakten Substanz des Kiels die eingefalteten Zellen der oberen Schicht von oben her verfolgen.

Weiter nach vorn finden wir noch eine Region, aus welcher ein Querschnitt durch ein jüngeres Stadium auf Fig. 21 dargestellt ist. Die seitlichen Theile des Ektoderms sind ebenfalls sehr stark verdickt, bedeutend stärker als in der Hinterhirnregion. In dem betreffenden Stadium sind auf diesen lateralen Verdickungen noch keine seitlichen Gruben vorhanden. Erst in späteren Stadien bilden sich solche aus. Diese Region bezeichne ich als Region des primären Vorderhirns und die seitlichen Verdickungen als Anlagen der Augenblasen; die Richtigkeit dieser Bezeichnungen wird sich aus den weiteren Darstellungen ergeben. Ganz allmählich geht diese Region in das kurze, zugespitzte Ende des Embryo über. Ein Querschnitt dieser Gegend ist für ein etwas älteres Stadium auf Taf. XX Fig. 28

dargestellt. Wenn man diesen Schnitt mit den entsprechenden der früheren Stadien Taf. XIX Fig. 17 vergleicht, findet man, dass eine Einfaltung vor sich gegangen ist, welche durch dieselben Erscheinungen, wie es für andere Regionen beschrieben war, gekennzeichnet wird.

Die abgegrenzte Chordaanlage ist für dieses Stadium bis zum Anfang der Mittelhirnregion deutlich zu verfolgen. Weiter nach vorn setzt sich beinahe durch die ganze Mittelhirnregion der vom Entoderm unabgegrenzte vordere Achsenstrang fort. Auch in späteren Stadien (am Schlusse der Dotterumwachsungsperiode) verlängert sich die Chorda nicht nach vorn. Es geht also nicht der ganze vordere Achsenstrang in die Chordaanlage über, sondern es bleibt unter dem Mittelhirn eine gewisse Strecke des vorderen Achsenstranges, die in späteren Stadien eine Reduktion zu erfahren scheint.

Ehe ich die Beschreibung des nächsten Stadiums gebe, will ich die Angaben der Autoren, welche die Entwicklung der Chorda bei Knochenfischen auf Schnitten studirt haben, kurz besprechen.

Wir haben gesehen, dass das primäre Entoderm nur in dem vordersten Abschnitt seiner Anlage keinen verdickten, axialen Theil aufweist. Es ist der Abschnitt, der noch früher angelegt ist als die axiale Bildung entsteht, welchen ich hinteren Achsenstrang nannte und wo primäres Ektoderm und Entoderm axial nicht von einander getrennt sind. Dieser vorderste Abschnitt des Entoderms verlängerte sich später nach vorn und bildete mit dem darauf liegenden Ektoderm das vorderste zugespitzte Ende des Embryo. In dem zweiten von mir beschriebenen Stadium wird der hintere Achsenstrang angelegt. Beim fortschreitenden Process der Umwachsung des Dotters rückt der hintere Achsenstrang immer rückwärts und hinterlässt dabei eine Zellmasse, welche in Keimblätter sich spaltet. Es wird dabei das Entoderm mit einer centralen, axialen Verdickung abgespaltet, die ich als vorderen Achsenstrang bezeichnete, um diese Bildung irgend wie von der wesentlich verschiedenen axialen, nicht in Keimblätter geschiedenen Bildung, die in der Schwanzknospe und etwas weiter nach vorn liegt, zu unterscheiden und die ich mit OELLACHER als Zellvermehrungsherd auffasste. Später verdicken sich die seitlichen Theile des primären Entoderms und grenzen sich allseitig ab; so entstehen die paarigen Mesodermplatten. Erst in dem nächsten Stadium erscheint die Abgrenzung des vorderen Achsenstranges, der zur Chordaanlage wird. Der Process der Abgrenzung geht rasch von hinten nach vorn vor sich und bei dem Stadium, das

die erste Anlage der Gehirnregionen aufweist, ist das dünnere Ende der Chorda deutlich bis zum Anfang der Mittelhirnregion zu verfolgen. Diese Vorgänge sind bei genügender Anzahl von Schnittserien leicht nachweisbar.

Die Chorda entsteht also bei Salmoniden entodermal durch Abspaltung einer von Anfang an im Keimblatte gegebenen Anlage. Wie sich das Mesoderm und die Chorda bei *Esox* und *Chondrostoma* bilden, habe ich des spärlichen Materials wegen nicht untersuchen können.

OELLACHER lässt die Chorda aus dem Rumpf- und Schwanzknospentheile seines Achsenstranges entstehen (1, pag. 46). Er fasst aber den Achsenstrang in einem ganz anderen Sinne und lässt ihn durch nachträgliche Verschmelzung der einmal getrennten Keimblätter entstehen. Abgesehen davon, dass eine nachträgliche Verschmelzung der Blätter nicht annehmbar ist und auf einer unrichtigen Feststellung der Grenzen der Axialgebilde beruht, wie das schon GOETTE (19 und 20) ausführlich hervorgehoben hat, ist auch die Lehre von OELLACHER nicht mit der wünschenswerthen Klarheit entwickelt, wie es aus folgender Zusammenstellung seiner Angaben hervorzugehen scheint.

Für frühere Stadien beschreibt OELLACHER (1, pag. 20) die Verschmelzung der Keimblätter als etwas Thatsächliches. Im vorderen Theil der späteren Stadien dagegen ist nach seiner Meinung nur eine scheinbare Verschmelzung vorhanden (1, pag. 45), die darauf beruht, dass in den centralen Theilen des Kiels eine Zellvermehrung stattfindet, welche die untere Cylinderzellenreihe, die so deutlich das Ektoderm vom Mesoderm scheidet, aus einander schiebt und somit eine scheinbare Verschmelzung des Ektoderms mit Mesoderm hervorruft. Wenn das so wäre, so könnte das durch scheinbare Verschmelzung der Keimblätter entstandene Gebilde überhaupt nicht verglichen und mit demselben Namen bezeichnet werden, wie dasjenige, bei welchem OELLACHER (1, pag. 20) es zweifelhaft lässt, ob in ihm die Keimblätter von Anfang an getheilt waren. Man kann es auch nicht mit demjenigen axialen Theil des Rumpfes vergleichen, in welchem nach OELLACHER eine nachträgliche axiale Verschmelzung der Keimblätter stattfand. Alle drei Abschnitte werden aber dennoch »Achsenstrang« bezeichnet.

Den Rumpf- und Schwanztheil des Achsenstranges hielt OELLACHER (1, pag. 46) »größtentheils« dem mittleren Keimblatt, den Kopftheil des Achsenstranges dem Sinnesblatte angehörend. Aus

dem ersten Theile ließ er nach Abspaltung der ektodermalen Elemente die Chorda (1, pag. 50), aus dem Kopftheil des Achsenstranges das Gehirn entstehen.

GOETTE (19, pag. 191, 20, pag. 415) ist der Ansicht, dass das primäre Entoderm zuerst sich in zwei über einander liegende Keimblätter spalte: in ein oberes, kontinuierliches Mesodermalblatt, das median einen axial verdickten Theil des primären Entoderms (Achsenstrang) aufweist, und in ein unteres entodermales, das keine mediane Verdickung zeigt. Später soll sich diese mediane Verdickung des Mesoderms als Chordaanlage abgrenzen, indem die seitlichen Theile des Blattes die Mesodermplatten bilden.

GOETTE bemerkt aber hierzu (19, l. c.): »Immerhin muss ich auf Grund zahlreicher Vergleichen annehmen, dass die Ablösung des Achsenstranges vom Darmblatte etwas träger erfolgt, als an den Seitentheilen und dass selbst die seitlich eben abgesonderte Chordaanlage unten nicht so glatt und rein, wie die Segmentplatten vom Darmblatte getrennt ist.«

Aus dem Texte von GOETTE ist mir nicht ersichtlich, ob er seine Embryonen mit der peripherischen Dotterschicht geschnitten hat, oder nicht. Die Abbildungen seiner Taf. VII (19) geben Schnitte ohne Dotterschicht. Bei Abtrennung der erhärteten Keimscheibe vom Dotter werden sehr leicht die natürlichen Verhältnisse des Entoderms verunstaltet, wie ich mich oft überzeugt habe. Die unteren Zellenreihen des primären Entoderms lassen sich künstlich eher von den oberen abtrennen, als die natürlichen Abgrenzungen stattfinden. Indem ich die Figuren der Taf. VII von GOETTE mit meinen Präparaten vergleiche, finde ich, dass seine Fig. 1 einen Querschnitt eines Stadiums darstellt, bei welchem noch keine Abgrenzung des definitiven Entoderms existiren kann, da dieser Vorgang erst dann stattfindet, wenn die Kielbildung schon im Gange ist. Auch soll sie viel weiter fortgeschritten sein als es die Fig. 2 von GOETTE dargestellt. Beide Figuren aber zeigen ein abgegrenztes Entoderm.

Anders kann ich die Divergenz unserer Ansichten mir nicht erklären, als durch die Annahme, dass GOETTE durch künstliche Verhältnisse vom richtigen Wege abgeleitet wurde. RADWANER (30) lässt die Chorda bei Salmoniden aus dem Ektoderm entstehen, indem ihre Anlage durch Abgrenzung des unteren Theiles des Kiels sich bildet. Dieser Forscher hat aber, wie es mir scheint, die Zeit der Abgrenzung der Chorda nicht richtig gefasst, denn alle seine Figuren, welche die erste Bildung der Chorda darstellen sollen,

gehören sehr späten Stadien an, bei welchen die Chorda schon angelegt sein muss. Das beweist der weit fortgeschrittene Gang der Einfaltung der Medullarplatte, den diese Figuren darstellen.

CALBERLA konnte für *Syngnathus acus* nicht bestimmt angeben (11, pag. 241), ob die Chordaanlage aus Ektoderm oder Entoderm abzuleiten sei. Die Anlage des Mesoderms beschrieb er als paarig (l. c. pag. 240). Für Salmoniden behauptet CALBERLA positiv einen entodermalen Ursprung der Chorda, leider ohne seine Untersuchungen näher vorzuführen.

HOFFMANN (13, I, pag. 156) giebt einen entodermalen Ursprung der Chorda an. Bezüglich dieser Frage muss ich aber einigen Detailangaben dieses Forschers widersprechen. Es ist schon oben bemerkt, dass HOFFMANN die erste Entstehung des Mesoderms unrichtig dargestellt hat. Indem er seine Anschauungen über die Anlage der Chorda und Keimblätter bei Knochenfischen mit der Coelomtheorie von O. und R. HERTWIG zusammenstellt, sagt er (l. c. I, pag. 152), dass das Mesoderm paarig erscheint »in dem Stadium, in welchem die Chorda sich anzulegen anfängt«. Das Zellmaterial der Chorda ist aber von Anfang an vorhanden. Man kann also bei Salmoniden nur von einer Abgrenzung der Chorda vom übrigen Entoderm sprechen. Ferner ist zu betonen, dass zu keiner Zeit vor der Abgrenzung der Chorda, zwischen ihrer Anlage und dem Ektoderm ein kontinuierliches mesodermales Blatt vorhanden war. Weiter sagt HOFFMANN (13, II, pag. 32): »Die Chorda ist also ein Produkt des Entoderms, ihre Bildung fängt am hinteren Theil des Embryo an, und ihre Entwicklung schreitet allmählich nach vorn zu fort; dabei bleibt dann die Chorda noch eine Zeit lang mit dem Entoderm in kontinuierlichem Zusammenhang und schnürt sich erst später vollständig vom unteren Keimblatt ab.« Diesen Gang der Chordaentwicklung von hinten nach vorn kann ich gleichfalls nicht bestätigen.

ZIEGLER (4, pag. 45) leitet die Chorda ebenfalls vom Entoderm ab. Er sagt aber, dass der »Bildungsvorgang der Chorda immer weiter nach vorn schreitet und die entstandene Chorda sich durch Wachsthum und durch mit Verdünnung verbundener Streckung verlängert«. Ich bestätige die von ZIEGLER und von HOFFMANN angegebene Thatsache, dass die ursprüngliche Anlage der Chorda viel voluminöser in früheren, als in späteren Stadien ist. Aber ZIEGLER'S Meinung, dass die Verdünnung der Chorda durch Streckung derselben erklärt werden könne, muss ich bestreiten.

Die Anlage der Chorda erscheint als abgegrenzter Strang, der bei dem von mir zuletzt beschriebenen Stadium den Anfang der Mittelhirnregion erreicht. Später verlängert sich ihr vorderes Ende nicht mehr, da seine Lagebeziehungen zu den umgebenden Theilen dieselben bleiben. Dennoch wird die Anlage der Chorda bedeutend dünner und zwar in dem Stadium, in welchem der Rand der Keimscheibe den Äquator des Eies erreicht. Die Verlängerung der Chorda nach hinten geschieht durch Ablagerung neuer Zellmassen von hinten, durch die Zellvermehrung im hinteren Achsenstrang, wo während der ganzen Dotterumwachsungsperiode die Keimblätter angelegt werden, indem das Entoderm mit der Zellenlage der künftigen Chorda (vorderen Achsenstrang) zugleich erscheint. Obgleich es unmöglich ist ein interstitielles Wachstum des Embryo während der Dotterumwachsungsperiode ganz zu leugnen, muss man es doch für außerordentlich minimal halten im Vergleiche zu dem Wachstum des hinteren Endes des Embryo, durch Apposition neuer Zellmassen des Achsenstranges. Während der Periode der Umwachsung bis zum Überschreiten des Äquators verlängert sich nämlich der Kopftheil des Embryo von dem in Fig. 5 bis 10 dargestellten Stadium gar nicht, wie man sich durch Abmessen der Länge vom vordersten Ende des Embryo bis zur Mitte der rhomboidalen Verbreiterung überzeugen kann. Es ist also in dieser Gegend kein interstitielles Wachstum nachzuweisen. Ich finde auch keine Gründe um ein interstitielles Wachstum des Rumpfes für die betreffenden Stadien anzunehmen, wenigstens kein solches Wachstum, welches die starke Verschmälerung der Chordaanlage erklären könnte. Ich finde immer neue beträchtliche Keimblätterstrecken von hinten angelegt, die eine genügende Erklärung für die Verlängerung des Rumpfes geben. Bedingungen einer Dehnung der Chorda, die ihre Verdünnung erklären könnten, sind mir nicht erkennbar.

Das nächstfolgende Stadium Taf. XVIII Fig. 7 zeigt in seiner äußeren Form die größte Übereinstimmung mit dem vorher beschriebenen. Es ist nur zu bemerken, dass die Region der ovalen Verbreiterung der Medullarinnre bedeutend schmaler ist. Die Länge vom vorderen Ende des Embryo bis zur Mitte der rhomboidalen Grube ist dieselbe geblieben. Die gesammte Länge des Embryo beträgt 1,72 mm. Dieses Stadium ist am 12. Tag der Entwicklung zu beobachten. Am Boden der ovalen Verbreiterung der Medullarinnre sieht man eine schmale, lineär erscheinende Furche verlaufen. Am vordersten Theil der Medullarinnre ist eine Bildung entstanden,

die am Flächenbilde als eine etwas vertiefte Stelle sich erweist. Am Boden der rhomboidalen Verbreiterung findet man auch eine lineäre Längsfurche. Den seitlichen Ecken des Rhombus entsprechend erscheinen deutlich die oben beschriebenen seitlichen Gruben dieser Gegend.

Die Hinterhirnregion dieses Stadiums zeigt außer einer stärkeren Ausbildung der seitlichen Gruben dieser Gegend dieselben Verhältnisse wie in dem vorher beschriebenen Stadium. In der Mittelhirnregion finden wir, dass die seitlichen Theile der Medullarplatte ähnliche Verdickungen bilden, wie es für die Hinterhirnregion beschrieben war. Ein Schnitt (Taf. XX Fig. 22) durch die Grube des vorderen Theiles der ovalen Verbreiterung der Medullarrinne trifft die Augenblasengegend. Aus dem Vergleiche dieses Schnittes mit dem entsprechenden der früheren Stadien ist ersichtlich, dass die seitlichen Theile des Ektoderms in dem späteren Stadium sich beträchtlich verdickt haben. Zu beiden Seiten der Medianlinie sind zwei Gruben entstanden; die zwischen diesen Gruben befindliche mittlere Strecke des Ektoderms bildet einen dorsalwärts konvexen Vorsprung. In der Mitte dieses Vorsprungs sind nicht mehr die eingefalteten Zellen der oberen Schichten des Ektoderms in dem Kiel zu verfolgen, wie es auf Taf. XIX Fig. 21 der Fall war. Der Kiel hat sich wenig in dorsoventraler Richtung verlängert, die seitlichen Theile des Ektoderms sind dorsalwärts gekrümmt. Die Medullarwülste (*Mw*), die in Fig. 21 am Anfang ihrer Ausbildung begriffen waren, sind stark ausgeprägt. Der Fortschritt in der Entwicklung der betreffenden Gegend besteht also in der Ausbildung der seitlichen Verdickungen des Ektoderms, die ich als die erste Anlage der Augenblasenbildung bezeichnet habe. Eine gewisse Strecke des Ektoderms zu beiden Seiten des Kiels wächst bei diesem Vorgang in Fläche und Dicke, wobei ihr mittlerer Theil nach unten ausweichen muss und so die erwähnten seitlichen Gruben bildet.

Fig. 8 zeigt ein älteres Stadium vom 12. bis 13. Tag der Entwicklung. Die Länge des Embryo beträgt 1,9 mm. Der vordere Theil des Embryo ist noch schmaler geworden und nimmt allmählich eine ellipsoidale Form an, indem die seitlichen, im früheren Stadium stark lateralwärts vorspringenden Theile sich mit den vorderen in ihren Konturen ausgleichen. Alle diese Erscheinungen sind, wie wir gleich aus Querschnitten erfahren werden, auf Einfaltung zurückzuführen, indem zur Seite des Medullarstranges liegende Ektodermstrecken dem letzteren sich anschließen. Am Boden der

ovalen Verbreiterung sind zwei grubenartige Vertiefungen wahrzunehmen; die eine am vordersten Ende, die andere etwa in der hinteren Hälfte. Die rhomboidale Verbreiterung ist viel schmaler geworden, und die lateralen Gruben dieser Gegend stark gegen einander gerückt.

Querschnitte durch die hinterste Rumpfgegend zeigen dieselben Verhältnisse in Bezug auf die Abgrenzung der Keimblätter, wie es für die früheren Stadien beschrieben ward. Taf. XX Fig. 23 zeigt einen Schnitt durch die hintere Rumpfgegend, wo die Ausbildung des Kieles schon weit vorgeschritten ist. An solchen Schnitten findet man die besten Objekte für die Darstellung der histologischen Vorgänge, welche die Einfaltung der Medullarplatte bei Knochenfischen begleiten. Man sieht deutlich, dass die unmittelbar unter der Deckschicht liegenden Zellen des Ektoderms von Anfang der Kielbildung an ins Centrum des Stranges eingefaltet werden. Dabei behalten sie längere Zeit ihre charakteristische rundliche Form, wie es auch Taf. XX Fig. 24, ein Querschnitt aus dem vorderen Rumpfabschnitt desselben Stadiums, darstellt.

Diese Deutlichkeit der Einfaltungsfiguren ist in der Rumpfgegend durch den Mangel an störenden Wirkungen des seitlichen Druckes bedingt. Im Kopfteil dagegen, wo die seitlichen Theile der Medullarplatte bei der Ausbildung der Gehirnregionen in starkem Wachstum begriffen sind, werden diese runden Zellen bald abgeplattet und nehmen die Form der übrigen Zellen des Kieles an. Aus der Vergleichung der beiden Fig. 21 und 22, die zwei verschiedene Stadien der Augenblasengegend darstellen, treten diese Wirkungen des seitlichen Druckes deutlich hervor. Auf Fig. 22 sieht man sogar den medialen Theil des Kiels dorsalwärts wulstartig emporgehoben.

Die Vergleichung der Größe der Flächen der beiden Fig. 23 und 24, die denselben Vergrößerungen entsprechen, ergibt, dass die Schnittfläche des Ektoderms in der hinteren Rumpfgegend bedeutend kleiner ist als in der vorderen. Es ist also im hinteren Rumpfabschnitt das ektodermale Blatt dünner angelegt. In früheren Stadien aber, bei welchen, wie gesagt, der Rumpfabschnitt bedeutend kürzer als in den späteren ist, fanden wir auf den hintersten Schnitten (Taf. XVIII Fig. 15) schon eine mächtige Anlage des Ektoderms. Je älter der Embryo wird, desto dünner findet man die Anlage des Ektoderms auf den hintersten Schnitten. Es ist dies eine Thatsache, die beweist, dass das Wachstum des Rumpfes während der Dotterumwachungsperiode hauptsächlich, wenn nicht

exclusiv durch Anschluss neu angelegter Keimblätterstrecken vor sich geht. Auf diese Thatsache werde ich später bei der Besprechung des Ganges der Umwachsung des Dotters zurückkommen.

Ein Querschnitt aus der Hinterhirnregion dieses Stadiums ist auf Fig. 25 dargestellt. Von den entsprechenden nicht abgebildeten Schnitten der früheren Stadien unterscheidet er sich dadurch, dass die seitlichen Gruben dieser Region bedeutend näher an einander liegen, da die Zwischenstrecke in den Kiel eingefaltet ist. Dadurch wird auch eine Verlängerung des Kieles hervorgerufen, so wie eine Verschmälerung des Kopfes in dieser Gegend. Die Übergangsstellen der Medullarplatte in das übrige Ektoderm, die ich als Medullarwülste bezeichnet habe, sind viel stärker abgehoben als in den früheren Stadien. Ein Schnitt durch die Mittelhirnregion ist auf Fig. 26 abgebildet. Man findet im Ganzen die größte Ähnlichkeit mit der Ausbildung der vorher beschriebenen Region. Der Unterschied liegt bloß in dem massiveren und viel längeren Kiel, so wie in einer sehr starken Entwicklung der verdickten seitlichen Theile, die bedeutend breiter geworden sind. Die seitlichen Gruben sind dagegen viel kleiner. Diese Region ist von der vorher beschriebenen durch eine Reihe von Schnitten getrennt, die keine seitlichen Gruben zeigen; es ist die Gegend, wo die Übergangsstrecke zwischen der rhomboidalen und ovalen Verbreiterung der Medullarrinne liegt. Weiter nach vorn von den Gruben der Mittelhirnregion ist noch eine Strecke, welche keine seitlichen Gruben zeigt. Das Mesoderm dieser Gegend ist äußerst schwach entwickelt. Noch weiter nach vorn liegt die Region des primären Vorderhirns (Taf. XX Fig. 27). Die seitlichen Gruben dieser Region sind bedeutend vertieft in latero-ventraler Richtung. Die seitlichen verdickten Theile, die ich als Augenblasen bezeichnet habe, haben eine andere Stellung angenommen, als in dem vorher beschriebenen Stadium, wie es aus der Vergleichung der Fig. 22 und 27 ersichtlich ist. In diesem Stadium erhalten sie eine lateralwärts gerichtete Stellung, indem die Medullarplatte sich nach oben hebt und dorsalwärts krümmt, und damit ein allmähliches Gegeneinanderrücken der beiden Augenblasen bewirkt. Diese Erhebung der lateralen Theile der Medullarplatte der betreffenden Region ist gar nicht durch eine mechanische Wirkung des darunter liegenden Mesoderms erklärbar, da dieses in dieser Gegend außerordentlich schwach entwickelt ist. Die Einfaltung wird deutlich bewiesen durch die, auf der Zeichnung wiedergegebene, Stellung der Längsachsen der Zellen. Das Ektoderm außer-

halb des Medullarwulstes ist stark auf die ventrale Peripherie der seitlichen, verdickten Theile der Medullarplatte aufgerollt. Dasselbe Verhalten ist auch für die übrigen Regionen des Gehirns nachweisbar; hauptsächlich für die Hinterhirnregion.

Es verläuft also jetzt der Einfaltungsprocess der Medullarplatte im Kopftheile anders, als in den Anfangsstadien. Während der Bildung des Kiels wird eine Falte gebildet, deren Schenkel dorsalwärts konvex sind (Taf. XIX Fig. 19). Die beiden Schenkel legen sich sofort an einander nach Art einer geschlossenen Falte, wie das GOETTE dargestellt hat. Wenn aber die Ausbildung der Gehirnregionen eintritt, so biegen sich die noch nicht in den Kiel eingefalteten seitlichen Theile der Medullarplatte gegen einander, und die Medullarwülste nähern sich allmählich. Am meisten ist dieses zweite Moment der Einfaltung im Kopftheile ausgesprochen.

ZIEGLER (4, pag. 43) hat mit Recht diese zwei Momente des Einfaltungsprocesses der Medullarplatte der Knochenfische mit entsprechenden Momenten bei Batrachiern verglichen, indem er die mediane Einfaltung, welche bei Batrachiern bei der Bildung der Rückenfurche stattfindet, der medianen Einfaltung bei der Kielbildung der Knochenfische als entsprechend ansah. In der That kann die mediane Einfaltung der Medullarplatte der Batrachier als rudimentärer Kiel angesehen werden. Ich habe schon oben besprochen, dass die paarigen Gruben jeder Region in jüngeren Stadien weiter von einander als in älteren liegen. Dieses Verhalten beruht darauf, dass die mediane Strecke der Medullarplatte, die zwischen diesen Gruben liegt, in späteren Stadien in den Kiel eingefaltet wird. An Flächenbildern erscheinen die Gruben der Mittel- so wie der Vorderhirnregion erst dann, wenn sie stärker ausgebildet sind; dann aber liegen die Gruben paarweise so nah an einander, dass sie das Bild zweier einfachen Vertiefungen am Boden der ovalen Verbreiterung der Medullarrinne hervorrufen, wie ich es für Stadium Taf. XVIII Fig. 8 beschrieben und abgebildet habe. Erst an Querschnitten kann man sich von der Paarigkeit jeder am Flächenbilde als unpaar erscheinenden Grube überzeugen. Jene an Flächenbildern wahrnehmbaren Verhältnisse der den Regionen entsprechenden Gruben haben OELACHER, wie ich gleich besprechen werde, irre geleitet.

Aus der Untersuchung der zuletzt beschriebenen Stadien habe ich also die Ansicht gewonnen, dass der Kopftheil der Medullarplatte einige Differenzirungen erfährt, die im Wesentlichen darin bestehen, dass durch Verdickung, also durch Wachstum ihrer seit-

lichen Theile, drei Regionen entstehen, die durch zwei intermediäre Strecken mit einander verbunden sind, in welchen nur eine schwache Verdickung der seitlichen Theile nachzuweisen ist. Die Bildung der Gruben, die diesen Regionen entsprechen, erkläre ich mir durch Vergrößerung der wachsenden Flächen, welche grubenartige Einsenkungen bilden. Später wird der Nachweis geliefert, dass diese grubentragenden Regionen am Schluss des Einfaltungsprocesses in die primären Regionen des Gehirns des Embryo übergehen. Das hintere Grubenpaar entspricht der Hinterhirnregion des ausgebildeten Gehirns, das vordere der primären Vorderhirnregion, das mittlere Grubenpaar der Mittelhirnregion.

Das Wesen des Vorgangs ist also die Bildung der Anlagen für künftige Abschnitte des Centralnervensystems bei noch offenem Zustande der Medullarplatte.

Aus der im Jahre 1835 erschienenen Arbeit von BAER (7, pag. 13) ersehe ich, dass dieser Forscher schon ganz genau die soeben dargestellten Thatsachen an *Cyprinus erythrophthalmus*-Embryonen beobachtet hat. Er sagte nämlich: »Im Kopfe kann derjenige, der die Entwicklung der Batrachier genau verfolgt hat, mit ziemlicher Bestimmtheit drei Regionen unterscheiden, von denen nur die vorderste geschlossen ist. Schaut man in die noch geöffneten Hirnzellen hinein, so glaubt man deutlich zu erkennen, dass seitlich schon ein Theil der Wand als Grübchen nach außen drängt, — die erste Spur der Hervorstülpung des Auges.« Die vorderste »geschlossene Gehirnregion« war wahrscheinlich die kurze Strecke des Vorderhirns, welche vor den Augenblasen liegt, und welche während des ganzen Einfaltungsprocesses keine Medullarrinne sondern nur eine Rütckenfurchung (Taf. XVIII Fig. 11 *Rf*) aufweist, die leicht am Flächenbilde zu übersehen ist und danach die noch nicht geschlossene Gehirnregion für eine solche zu halten. An *Chondrostoma* habe ich nicht so viel Stadien untersuchen können, um eine vollständige Schilderung der Vorgänge der Einfaltung zu geben, daher sind mir die Gruben der Augenblasenregion für diese Form entgangen.

Eine andere Angabe über die Bildung einer Gehirnregion besteht von HIS (45, 2, pag. 17; 3, pag. 182). Er bezeichnet die rhomboidale Verbreiterung der Medullarrinne als »Rautengrube«, eine Bezeichnung, welche für eine noch offene Medullarplattenstrecke zwar wenig passend erscheint, aber die örtlichen Beziehungen richtig darstellt.

Ehe ich zur Beschreibung der weiteren Entwicklung der Medul-

larplatte bei Salmoniden komme, will ich die Angaben anderer Autoren über die äußere Form der Salmoniden-Embryonen mit meinen Angaben vergleichen. In diesem Punkt stimme ich am meisten mit OELLACHER (1) überein, muss aber bemerken, dass ich an seinen Figuren eine durch den Druck der Eihülle hervorgerufene Abplattung der Embryonen zu erkennen glaube. Die dorsale Fläche aller Embryonen ist zu flach gedrückt, daher hat die Medullarrinne nicht die normale Breite, und die erwähnten Gruben, die am Boden der ovalen Verbreiterung der Medullarrinne liegen, müssen sehr scharf als ausgebreitete vertiefte Stellen einer schmalen Furche sich darstellen. Die seitlichen Gruben der Hinterhirnregion liegen nach seinen Zeichnungen an der breitesten Stelle des Kopfes, was niemals von mir beobachtet wurde. An Fig. 11 von OELLACHER muss ich auch bezweifeln, dass sie ein normales Aussehen besitze. Ferner sehe ich an Fig. 14 die Andeutung einer Asymmetrie des Kopfes, was mich noch mehr zweifeln lässt, dass OELLACHER eine frühzeitige Befreiung der Embryonen aus der Eihülle vorgenommen hat, eine durchaus nothwendige Bedingung für solche Untersuchungen.

Ich habe schon bemerkt, dass die äußere Form der Forellen und Lachsembryonen für frühere Stadien, die dem Entwicklungszyklus bis zu meiner Taf. XVIII Fig. 10 vom Lachs entsprechen, eine höchst übereinstimmende ist. Dies erlaubt mir die Forellenformen von OELLACHER direkt mit meinen Lachsembryonen zu vergleichen.

Oben habe ich schon die Existenz des Stadiums des runden Schildes bezweifelt, welches OELLACHER auf Fig. 7 darstellt. Es ist möglich, dass das querovale Schild Fig. 8 von OELLACHER eine Rückenfurche aufweist, doch habe ich dies nicht beobachtet; abgesehen davon entspricht seine Schilderung dieses Stadiums meiner Fig. 1. Zwischen den Stadien 8 und 9 von OELLACHER sind zwei Formen zu bemerken, deren eine meiner Fig. 3 gleicht, und eine andere, welche keine am Flächenbilde wahrnehmbare Furchen oder Rinnen hat. Dass die Fig. 9 von OELLACHER meiner Fig. 4 ungefähr entspricht, beweist mir die Stellung der Rückenfurche im vorderen Theil des Embryo, und die Kürze des Rumpfabschnittes. Wenn die Übereinstimmung festzustellen wäre, so könnte ich nur gegen OELLACHER's Figur bemerken, dass der nachträglich nach vorn wachsende Abschnitt nicht dargestellt ist; das könnte auf einen Mangel der Strecke der Medullarplatte hinweisen, die später vor die Augenblasen zu liegen kommt, was für dieses Stadium unrichtig wäre.

Ferner, wenn das Stadium Fig. 9 von OELLACHER meinem Stadium Fig. 4 entsprechen soll, so müsste es schon die Medullarrinne, also sekundär erscheinende Furchenbildung, nicht aber die primäre Furche, wie OELLACHER meint, enthalten.

Zwischen den Stadien Fig. 9 und 10 von OELLACHER sind noch zwei Stadien zu notiren; das eine Stadium gab ich auf Fig. 6. Es ist nach einem in Alkohol gehärteten Forellenembryo abgezeichnet und zeigt die größte Übereinstimmung in der Form und Größe mit dem Lachsembryo Fig. 5. Nur die Schärfe der Gruben der Hinterhirnregion bildet, wie für alle Forellenstadien, den Unterschied. Am Boden der ovalen Verbreiterung der Medullarrinne dieser Form findet man keine vertiefte Stellen. In dem Stadium Fig. 7 erscheint, wie ich es schon oben geschildert, eine vertiefte Stelle in dem vorderen Theil der ovalen Verbreiterung. Ein entsprechendes Stadium für Forellen hat OELLACHER nicht beschrieben. Das Stadium Fig. 8 entspricht dem Stadium Fig. 10 von OELLACHER. Man sieht eine zweite Vertiefung im hinteren Theil der ovalen Verbreiterung entstehen.

Ich habe oben gesagt, dass die paarigen Gruben, welche auf dem Flächenbilde jedoch wie eine ungetrennte Grube erscheinen, die Gehirnregionen örtlich, wie zeitlich, bezeichnen. OELLACHER hat auch diese Gruben beobachtet, hat aber ihre Entstehung als paarige Gebilde nicht gefunden. Und da er die eben besprochenen Zwischenstadien nicht beobachtet hat, so konnte er auch keinen richtigen Aufschluss über die Zeit ihrer Entwicklung geben. OELLACHER war der Ansicht, dass diese Gruben örtlich den primären Gehirnabtheilungen des schon fertigen Medullarstranges entsprechen. Als Anhänger der Lehre der Entwicklung des Centralnervensystems der Knochenfische aus einer ektodermalen Verdickung, konnte OELLACHER nicht die wahre Bedeutung der Medullarrinne und auch der Gruben, die als Differenzirungen der Medullarrinne aufzufassen sind, richtig verstehen. Er erklärte sich ihre Entstehung durch lokale Einsenkungen des Medullarstranges gegen den Dotter, oder durch den Druck des wachsenden Mesoderms.

Wie gesagt, jede dieser Vertiefungen der ovalen Verbreiterung der Medullarrinne ist als gleichwerthig den Gruben der Hinterhirnregion zu betrachten. OELLACHER dagegen hält (1, pag. 52) mit einiger Unsicherheit (1, pag. 57) die Gruben der Hinterhirnregion für die Gehörorgananlage, und giebt dabei die Anfangsgründe der »Sinnesplatten-Theorie« von GOETTE, indem er sagt: »Beim Gehör, so wie

beim Sehorgan ist die erste Anlage eine mehr diffuse Anschwellung (Ausbauchung beim Auge, Einsenkung beim Ohre) der Seitentheile des Sinnesblattes, resp. des Medullarstranges, etc.

Den allmählichen Gang der Entwicklung der betreffenden Gruben beschreibt OELLACHER wie folgt: »Zuerst erscheint die Grube der Mittelhirnregion (*v* seiner Fig. 10), die er dem Ende der Medullarrinne für entsprechend hält (*v* Fig. 9), was jedoch nicht richtig ist, da wir wissen, dass die Verlängerung des Embryo in diesem Stadium nur durch das Wachsthum des Rumpfes, und nicht durch das des Kopfes vor sich geht, wie es ja auch OELLACHER annimmt (1, pag. 40, 53). Daher kann *v* Fig. 9 nur *v'* Fig. 10 entsprechen, da diese Gruben der beiden Figuren gleich weit vom vorderen Ende des Embryo entfernt liegen. *v''* Fig. 10 müsste also nach OELLACHER zuerst erscheinen. Die beiden Bildungen sind aber nicht gleichwerthig, denn die Gruben der primären Vorderhirnregion erscheinen nicht eher, als die der Hinterhirnregion, deren erste Entstehung OELLACHER nicht beobachtet hat. Also *v* Fig. 9 ist nur das vordere Ende der Medullarrinne, da bei diesem Stadium noch keine Hinterhirnanlage vorhanden ist. *v'* Fig. 10 ist auch nicht gleichwerthig mit *v''*, da es das Centrum der rhomboidalen Verbreiterung darstellt. Diese Bildung lässt OELLACHER als die zweite erscheinen und die allervorderste (primäres Vorderhirn) zuletzt.

Im größtem Widerspruche mit den Angaben von HIS (3) stehen meine Beobachtungen über die äußere Form der Lachsembryonen.

Ich habe schon oben, bei der Beschreibung der äußeren Form der Embryonen bis meiner Fig. 3 speciell betont, dass ich trotz aller Anstrengung keine an Flächenbildern wahrnehmbaren Faltungen an nicht durch Alkohol behandelten Keimscheiben beobachten konnte. Dasselbe negative Resultat erhielt ich an mit KLEINENBERG'scher Lösung behandelten Objekten. Ich habe Faltungen (Schrumpfungen) im Gebiete der Keimhöhlendecke nur nach dem Übertragen der Keimscheibe in 40 % igen Alkohol beobachtet. Diese Kunstprodukte waren, was Form und Ausdehnung betrifft, sehr inkonstant, und ich konnte in ihnen keine »typische Reagenswirkung« erkennen. HIS beschreibt für den Lachs eine Reihe von Formen, die offenbar dem Entwicklungscyklus bis meinem in Fig. 5 dargestellten Stadium entsprechen, dessen Schild verschiedene Faltenbildungen aufweist. Die Metamorphosen dieser Falten haben HIS zur Folgerung Veranlassung gegeben (3, pag. 187), »dass die ersten Anfänge embryonaler Formung auch beim Knochenfischkeim als Faltungen sich einleiten«.

Dieser wichtige Schluss ist aber nicht vorsichtig genug aufgestellt. His sagt nämlich (3, pag. 186): »Die erste auf die Embryogliederung hinweisende Oberflächenformung macht sich an Keimscheiben von 2 bis 2,4 mm geltend. Man begegnet zu der Zeit einer gewissen Mannigfaltigkeit von Gestaltungen, die Anfangs auf Ungleichheiten der Reagenswirkung, oder auf individuelle Schwankungen hinzuweisen scheinen. Letztere mögen auch, gleich wie in den entsprechenden Entwicklungsstufen des Hühnerkeimes, vorkommen, allein eine genügende reichliche Durchmusterung von Keimen lässt bald gewisse Erscheinungen als typische erkennen und erlaubt die Entwerfung eines Gesamtbildes«. Obgleich ich solche typische Erscheinungen, wie gesagt, nicht beobachtet habe, die Möglichkeit solcher lässt sich dennoch denken. Das dickere Embryonalfeld ist vorn von der stark verdünnten Keimhöhlendecke umgeben. Die schrumpfmachende Reagenswirkung ist also gewissermaßen limitiert durch das verdickte Embryonalfeld, welches jener Wirkung einen Widerstand bietet, so dass die Faltungen sich um die Peripherie des Embryonalfeldes gruppieren können. Das hat aber mit der normalen Entwicklung nichts zu thun, wie dies die nicht durch schrumpfmachende Reagentien behandelten Keimscheiben genügend beweisen.

Das Stadium Fig. 5 von His (3), habe ich niemals im Flächenbilde beobachtet. An Sagittalschnitten habe ich Bilder wie seine Sagittalschnitte Fig. 5 B und Taf. IX Fig. 3 l. c. oft gesehen, aber deren »Bogenwulst« erweist sich mir als höchst inkonstant; öfters war er nur im Bereiche der Keimhöhlendecke zu beobachten und griff nicht in jene Region des embryonalen Schildes, in welcher das Entoderm vorhanden war. Die Breite des Wulstes war ebenfalls höchst inkonstant. Dieses inkonstante Verhalten des Bogenwulstes und hauptsächlich die Thatsache, dass er nur an durch schrumpfmachende Reagentien behandelten Keimscheiben vorhanden ist, erweisen mir diese Bildung als ein Kunstprodukt. Ferner bildet niemals das embryonale Schild ein Relief außerhalb des verdickten Ektoderms, auch erscheint das normale Relief niemals so bogenförmig, wie His auf seinem Schnitt es darstellt. Die Fig. 3 l. c. scheint meiner Fig. 4 zu entsprechen, obgleich die Länge der Embryonen nicht stimmt. Der von His hat die Länge von 1,4 mm, da aber der Embryo von His noch keine rhomboidale Verbreiterung der Medullarlinie besitzt, so muss ich annehmen, dass unsere Fig. 3 u. 4 ungefähr denselben Stadien angehören. Die Zeichnung von His ist aber viel

zu schematisch. Der die Medullarrinne umgebende Wulst ist zu stark übertrieben dargestellt. Das zeigen auch die von ihm auf Fig. 4 beigegebenen Querschnitte dieses Stadiums, da dessen »Bogenwulst« am Flächenbilde nicht ein solches Relief geben kann, wie Fig. 3 l. c. uns zeigt. Diese schematische Behandlung der Figuren veranlasst ihn auch zu einer nicht der Wirklichkeit entsprechenden Beschreibung. His sagt nämlich (3, pag. 185): »Der Embryo wird auch hier durch einen vom Rande schleifenförmig abgehenden Wulst umgrenzt.« Die durch ihre Rumpfanlage charakteristische Form, die ich in Fig. 2 darstellte, erscheint früher als die Medullarrinne oder irgend welche Faltenbildung, außer der linear erscheinenden Rückenfurche, eine Bildung, die aber nicht die äußere Form des Embryo beeinflusst und also nichts mit den »ersten Anfängen embryonaler Formung« zu thun hat. Die erste Embryogestaltung geht also durch Wachsthum vor sich und lässt keineswegs »Faltenbildungen« erkennen.

Aus dem Studium der Querschnittserien von verschiedensten Stufen, die zwischen meiner Fig. 4 (1,34 mm Länge) und Fig. 9 (2,2 mm Länge) liegen, bin ich zum Resultate gekommen, dass die Bildung, welche His (3, pag. 181) »Parallelfurche« nennt, zu keiner Zeit der embryonalen Entwicklung als eine, längs der Seitentheile der Medullarplatte kontinuierlich verlaufende Furche existirt. Es können bloß zwei Regionen in der ovalen Verbreiterung der Medullarrinne Querschnitte liefern, die meiner Taf. XX Fig. 26 oder 27 der Form nach entsprechen, und wo wir zwei seitlich von der Medianlinie stehende Einbuchtungen, als Querschnitte einer »Parallelfurche« im Sinne von His auffassen können. Die beiden Regionen sind aber vom ersten Entstehen der Einbuchtungen an, bis zum Schlussakte der Medullarplatte durch eine Zwischenregion geschieden, deren Querschnitte keine Einbuchtungen darstellen, sondern nur die mediane winkelartig einspringende Medullarrinne zeigen, die in späteren Stadien ausgeprägter erscheint. Somit ist eine Diskontinuität der Einbuchtungen auf jeder Seite der Medullarplatte nachzuweisen, die sich also als Gruben, nicht als kontinuierliche Furchen darstellen.

Es ist mir auch unverständlich, wie His (3, pag. 183) auf dem Querschnitte *e* seiner Fig. 2, welcher der Region der rhomboidalen Verbreiterung der Medullarrinne auf seiner Fig. 1 entspricht, nicht die in dieser Region außerordentlich deutlich ausgesprochenen Gruben der Hinterhirnanlage gesehen hat. Die Form seines Schnittes

e Fig. 2, welcher der Medianlinie entsprechend eine Rückenfurche aufweist, wie es aus dem Vergleiche mit meiner Fig. 23 klar ist, muss der Rückenmarkregion entsprechen, also caudalwärts von der von His sogenannten »hinteren Querrinne« (Hinterhirnanlage) liegen. Ich nehme folglich an, dass in dem hinteren Theile des Embryo, den His auf Fig. 1 dargestellt hat, eine Verlängerung der Medullar-rinne nach hinten von seiner Querrinne vorhanden war, was allein schon die Ausbildung einer Rumpfanlage beweist, obgleich His sie in diesem Stadium vermisste.

Durch eigene Beobachtungen an reichem Material, und durch die mit meinen Figuren in diesem letzten Punkte übereinstimmenden Zeichnungen von OELLACHER, habe ich mich überzeugt, dass die Rumpfanlage schon längst vorhanden ist. Sie ist schon früher als irgend welche Spuren der rhomboidalen Verbreiterung der Medullar-rinne zu sehen, was mich zum Widerspruche gegen die Angabe von His (2, pag. 19) zwingt, dass die erste Anlage im Knochenfisch-embryo nur die Anlage des Kopfes, ohne Rumpfabschnitt sei. Auf die Kontrolle dieser Angabe habe ich ein besonderes Gewicht gelegt, da sie mir für allgemeine ontogenetische Schlüsse von Wichtigkeit schienen.

Auch solche Formen wie Fig. 1 (3) und Fig. 2 (2) von His, habe ich nie beobachtet. Die seitlichen Theile der Mittelhirnregion, die His, wie weiter bewiesen wird, unrichtig für Augenblasen hält, sind zu stark vorspringend und zu abgerundet abgebildet. Die Schwanzknospe ist gar nicht als kugeliger Vorsprung zu sehen etc. Ich halte für nöthig in diese Details einzugehen, weil His sich über die im Ganzen richtigen Zeichnungen von OELLACHER folgendermaßen ausdrückt (2, pag. 17): »Von den meinigen differiren sie in erheblichem Maße. Ob Schrumpfung in Folge zu starker Chromsäure, ob Vertrocknung seine Präparate verunstaltet haben, oder ob er sie bei ungenügender Beleuchtung gezeichnet, und das undeutlich Gesehene ergänzt hat, — vermag ich nicht zu entscheiden.« Und er bezweifelt unter Anderem die richtigsten Fig. 9 und 10 von OELLACHER. Was die Beleuchtung betrifft, benutzte His »konzentriertes Sonnenlicht«, nach meinen Erfahrungen eine höchst ungünstige, für das Wahrnehmen zarter Reliefgegenstände zu sehr blendende Beleuchtung<sup>1</sup>. ZIEGLER (4) schilderte ganz richtig den Gang der Einfaltung

<sup>1</sup> Bei Sonnenlicht geben schwache Reliefgegenstände unter dem Mikroskope keine Schatten. Die Rückenfurche z. B. ist sehr schwer zu erkennen, denn

der Medullarplatte, und ich kann seine Angaben über diesen Punkt im Ganzen bestätigen. Die Bildung der Gehirnregionen ist ihm aber entgangen, so dass er veranlasst war, die »Parallelfurche« von His im Kopftheile anzunehmen, und sie als eine Einknickung der Seitentheile der Medullarplatte zu betrachten. Diese Annahme lässt eine Lücke in dem von ihm so glücklich vorgeschlagenen Vergleich der Medullarplatte der Teleostier mit jener der Batrachier, den ich oben besprochen habe. Ich muss aber entschieden ZIEGLER widersprechen, wenn er die Richtigkeit der Fig. 5 (3) von His bestätigt (4, pag. 39). Dagegen kann ich ZIEGLER's Fig. 5 und 6 Taf. II als sehr richtige bezeichnen.

Der Vergleich meiner Figuren mit denen von KUPFFER (5) zeigt, dass wir bezüglich der äußeren Form der Salmoniden-Embryonen nicht mit einander übereinstimmen können. Noch weniger aber kann ich seiner Bestätigung des Stadium Fig. 1 (3) von His, das er in einer Kopie wiedergibt (5, pag. 23), beistimmen. Ferner schildert und deutet KUPFFER (5, pag. 22) ganz anders die Vorgänge der Entwicklung der rhomboidalen Verbreiterung der Medullarrinne, welche His örtlich, als dem Hinterhirne entsprechend, richtig aufgefasst hat. Er sagt nämlich: »die nächste Erscheinung besteht in einer Einsenkung oder Einstülpung der Oberfläche des Schildes, wie am Blastoporus der Reptilien oder Vögel«. Weiter beschreibt KUPFFER, dass der Rand dieser Einstülpung die Form eines Rhombus annimmt und sagt: »Es kann wohl eben so wenig einem Zweifel unterliegen, dass diese kreuzförmige Grube der Medullargrube von His am Lachskeim entspricht, wie es bezweifelt werden kann, dass dieser Einstülpungsvorgang dem am Reptilien-Eie beobachteten zu vergleichen sei.« Es hält also KUPFFER die rhomboidale Verbreiterung der Medullarrinne als entsprechend dem Prostoma der Reptilien und Vögel.

Aus dem vorher Beschriebenen ist klar, dass ich diese Deutung als unrichtig erklären muss. Ich habe beim Lachs und bei der Forelle

die sie bedeckende Deckschicht glänzt zu stark. Die Schwanzknospe ist auch meistens als kugelig Vorsprung unsichtbar. Die ganze Oberfläche des Embryo irisirt in jenem Licht sehr stark, was die Beobachtung außerordentlich stört. Tiefere Einsenkungen, wie z. B. die Medullarrinne in späteren Stadien, sind sehr dunkel schattirt, was ein richtiges Urtheil über ihre wahre Tiefe unmöglich macht. Diese ungünstigen Eigenschaften des Sonnenlichtes erklären mir viele der Fehler von His, z. B. das Übersehen der Rumpfanlage, die unrichtige Darstellung der Schwanzknospe, die außerordentlich tiefe Medullarrinne einiger seiner Figuren etc.

die betreffende Bildung vom Anfang ihrer Entstehung verfolgt und an Querschnitt- so wie Sagittalschnittserien studirt. Ich fand dabei, wie gesagt, dass diese rhomboidale Grube eine verbreiterte Stelle der Medullarrinne ist und folglich keine lokale Einsenkung des Ektoderms darstellt. Noch mehr wird diese Deutung als nicht annehmbar erscheinen durch die Thatsache, dass zur Zeit des Auftretens dieser rhomboidalen Verbreiterung der Medullarrinne zwischen dem ektodermalen Kiel und Entoderm die vollständig abgegrenzte Chordanlage liegt, die von dieser Stelle nach vorn und nach hinten ununterbrochen sich fortsetzt. Eine weitere Kritik dieser Auffassung werde ich nach dem Erscheinen des zweiten Theiles der Arbeit von KUPFFER geben, welcher die Resultate seines Studiums dieser Frage auf Schnitten behandeln wird.

### 3. Der Schluss des Einfaltungsprocesses der Medullarplatte und Besprechung der Dotterumwachsungsperiode.

An einem am 13. Entwicklungstag beobachteten Stadium (Taf. XVIII Fig. 9), welches eine Körperlänge von 2,2 mm besaß, findet man keine Spur der ovalen Verbreiterung der Medullarrinne, es ist nur eine lineäre Furche vorhanden, die zwei schwach erweiterte Stellen darbietet. Die hintere Erweiterung entspricht der Mittelhirnregion, die vordere der Augenblasengegend.

Indem ich die Länge des vorderen Theiles der von mir dargestellten Embryonen vom vordersten Ende bis zur Mitte der Hinterhirnanschwellung messe und mit einander vergleiche, so finde ich, dass diese Länge noch immer dieselbe geblieben ist; sie beträgt 0,83, die Breite aber, durch den breitesten Kopftheil gemessen, nimmt in späteren Stadien immer mehr ab. Diese Messungen sind an meinen Zeichnungen leicht auszuführen, denn sie entsprechen alle einer und derselben Vergrößerung (18,5 lin.). Jene Thatsache hat auch OELLACHER beobachtet (1, pag. 48). Seine Erklärung war aber keine glückliche, da er die Entwicklung des centralen Nervensystems nicht durch Einfaltung annimmt. Er meint, dass der Embryo in diesen Stadien »mit dem größten Theile seiner Masse in dem Dotter steckt, während der Kiel in diesem Stadium die größte Tiefe besitzt«. Da aber der Kiel im Kopftheil und vorderen Rumpftheil nach seiner Meinung durch Wucherung des mittleren Theiles des Sinnesblattes sich vergrößert, so kann dieser Vorgang keine Erklärung der Verschmälerung des Embryo geben. Die Ausbildung des

Kiels durch Einfaltung der in früheren Stadien ausgebreiteten Medullarplatte, wie das His (2, pag. 15) schon angegeben hat, ist die richtige Erklärung dieser Erscheinung.

In der Hinterhirnregion des Stadiums Fig. 9 finden wir an der Stelle der rhomboidalen Grube eine sehr schwach ausgeprägte Vertiefung; in der Rumpfggend ist keine Spur mehr von der Medullarrinne zu sehen. Die Rumpfggend zerfällt in einen mittleren und zwei laterale Theile. Die lateralen Theile erscheinen am Flächenbilde als Ausdruck der medialen verdickten Theile der Mesodermalplatten, die bald in Ursegmente zerfallen werden. Das mittlere Feld bietet eine longitudinale, wulstförmige Erhebung, welche dem Rückenmarke entspricht. Der Randwulst erreicht bei diesem Stadium den Äquator der Dottersphäre.

Die hinteren Querschnitte durch den Embryo dieses Stadiums zeigen, wie es in früheren Stadien beschrieben war, dieselben Verhältnisse in Betreff der allmählichen Spaltung der Zellmassen des hinteren Achsenstranges in Keimblätter. Es ist auch für eine kurze Strecke des hinteren Theiles des Embryo das Vorhandensein der Rückenfurche zu konstatiren.

In diesem Stadium findet man unter der Chorda die von KUPFER beschriebene Blase, deren erste Entstehung als Einstülpung des Entoderms in sehr frühen Stadien, die etwa meiner Fig. 5 entsprechen, zu konstatiren ist. Doch will ich hier nicht näher die Verhältnisse dieser Bildung besprechen.

Ein Schnitt etwa aus der Mitte des Rumpfes (Taf. XX Fig. 29) zeigt keine Spur einer Einfaltungsrinne. Dorsal ist der Rückenmarkstrang dicker als ventral. In den lateralen Theilen des Rückenmarkes sieht man den dickeren Theil von dem übrigen zweischichtigen Ektoderm abgetrennt, noch nicht aber median, wo der Strang kontinuierlich in das zweischichtige Integument übergeht. Der ganze Strang bietet noch kein Lumen. Die centralen Zellen im ventralen Abschnitte haben die längliche Form der äußersten Zellschichten dieser Gegend. Ihre Längsachse ist horizontal gerichtet. Die centralen Zellen des dorsalen angeschwollenen Abschnitts haben eine rundliche Form; es ist also für diese im Schlussakte begriffene Strecke des Medullarstranges noch die auf Einfaltung hinweisende Anordnung der centralen Zellen zu beobachten.

Auf derselben Fig. 29 findet man die eigenthümlichen Umänderungen, welche die Bildungen im Dotter zu dieser Zeit erfahren (siehe oben pag. 384). Jedes der dort erwähnten Gebilde besteht

jetzt aus einem runden scharf begrenzten und lebhaft gefärbten Kern, welcher das Ganze als echte Zellen charakterisirt; sie sind auch viel größer geworden als in früheren Stadien. Diese Umänderungen gehen schon früher allmählich vor sich. Ich habe mehrere Mal gesehen, dass ein solches zelliges Element zwei Kerne aufweist; niemals aber konnte ich Kerntheilungsfiguren wahrnehmen. Sehr selten habe ich Bilder bekommen, welche hätten erkennen lassen, dass solche parabolastische Zellen den unteren Schichten des Entoderms in den seitlichen Theilen des Embryo sich anschließen.

Ein Schnitt durch die Stelle der Grube (Taf. XVIII Fig. 9 *Hh*), die der Hinterhirnregion entsprach, zeigte den Rest der Einfaltungsrinne, an deren Boden zwei Reihen von rundlichen Zellen eine Strecke weit in die kompakte Masse des Medullarstranges zu verfolgen waren. Die seitlichen, dorsalen Abschnitte der Medullarplatte waren bis zur völligen Schließung gegen einander eingefaltet. Der Schnitt Taf. XX Fig. 30 entspricht der Mittelhirnregion. Der Vergleich der Fig. 26 und 30 zeigt einige Eigenthümlichkeiten. Der Kiel ist in dorsoventraler Richtung stark zusammengepresst und auf Fig. 30 des späteren Stadiums kürzer, dabei aber viel dicker geworden; die Zellen des Kiels sind stark in der Richtung des Druckes abgeplattet; die mediane, dorsale Strecke des Kieles ist wulstartig aufgetrieben, wie es oben (Taf. XX Fig. 22) für die Augenblasengegend beschrieben war. Dabei ist zu bemerken, dass der vordere Achsenstrang nach rechts geschoben ist.

Diese am Schlusse der Einfaltung der Medullarplatte zu beobachtenden Erscheinungen treten konstant auf, und sind als normale Vorgänge zu betrachten. Am deutlichsten sind sie in der Gegend des Hinter- und Mittelhirns d. h. da, wo die Gehirnanlagen stark in dorsoventraler Richtung ausgedehnt sind. Bei Forellenembryonen ist, wie es schon OELLACHER (1) beschrieben hat, der Kiel der Hinterhirnregion am Schlusse der Einfaltung konstant stark S-förmig gekrümmt. Bei Lachsembryonen ist diese Erscheinung auch, obgleich in nicht so ausgesprochener Weise wie bei Forellen, zu beobachten. ZIEGLER (4, Taf. III Fig. 12) hat eine sehr starke S-förmige Krümmung für Lachsembryonen in der Hinterhirnregion dargestellt.

Der Schnitt Taf. XX Fig. 31 entspricht der Gegend der Augenblasen des Stadiums Fig. 9. Die Augenblasen dieses Stadiums werden noch durch eine kompakte Zellmasse gebildet, deren Mitte aber aus lockerer liegenden Zellen besteht. Die beiden Augenblasen, welche in früheren Stadien etwas ventralwärts gerich-

tet waren, stehen jetzt ganz lateral. Als letzte Spur einer Einfaltungsrinne ist die kleine Grube *M* geblieben. Die seitlichen Theile der Medullarplatte sind aber noch nicht vollständig eingefaltet. Lateralwärts liegt noch eine ziemlich große Strecke von verdicktem Ektoderm, die in dem nächsten Stadium in den Medullarstrang eingeeht, durch welchen Process die Augenblasen ventralwärts geschoben werden. Der Rest der Medullarrinne ist noch im Querschnitt als schmale Einsenkung der oberen Kontur des Schnittes wahrzunehmen, die im Flächenbilde als schwach ausgeprägte Grube *Vh* erscheint. Einen ähnlichen Schnitt, offenbar aus dem vorderen Theil der Augenblasenregion, bildet OELLACHER ab (1, Taf. VIII Fig. 5). Die Bildung der Grube erklärt OELLACHER als durch von unten her wirkenden Druck des Mesoderms entstanden (1, pag. 58), was nicht richtig sein kann, weil das Mesoderm dieser Gegend sehr schwach entwickelt ist, wie es auf meiner Fig. 31 *Ms* zu sehen ist. Daher kann von da keine mechanische Wirkung auf das Ektoderm ausgeübt werden. Ich bespreche diese Figuren, eben so wie die Fig. 3 Taf. IV (1), auch aus dem Grunde, weil OELLACHER'S Zeichner die in den Medullarstrang eingefalteten Zellen der obersten Schichten der Medullarplatte außerordentlich klar darstellte, wie das CALBERLA schon bemerkt hat. Diese Zellen beweisen auch, dass der Einfaltungsprocess nicht abgeschlossen ist. Vor der Augenblasengegend findet man noch einen kurzen ektodermalen Strang, dessen Ausbildung, wie aus dem vorher Gesagten klar wird, ebenfalls durch Einfaltung zu erklären ist.

Am 14. Tag der Entwicklung trifft man Embryonen, deren Körperlänge 2,3 mm beträgt. Ein solches Stadium ist auf Fig. 10 dargestellt. Im Kopftheil ist der Medullarstrang dieser Embryonen vollständig vom Integument abgegrenzt. Der Einfaltungsprocess ist somit zum Schlusse gekommen. Man sieht schon auf dem Flächenbilde die Stelle, welche den Augenblasen entspricht. Es sind die vordersten Theile des ovalen vorderen Abschnittes des Körpers.

Aus dem vorher Gesagten ist klar, dass von Anfang der Entwicklung an die Augenblasen als Anschwellungen der Medullarplatte nicht in der Gegend des breitesten Kopftheiles des Embryo angelegt sind, wie das OELLACHER (1, pag. 60) und HIS (3, pag. 182) meinen, sondern weiter nach vorn zu. Entsprechend der Stelle ihrer ersten Anlage erscheinen sie auch in späteren Stadien am Flächenbilde nicht am breitesten Kopftheil, sondern weiter vorn. Wie schon OELLACHER bemerkt hat (l. c.), können auch die Augenblasen in

früheren Stadien nicht am Flächenbilde wahrnehmbar sein, da sie zu der Zeit am Embryonalkörper keine äußeren Hervorragungen bilden. Desshalb ist auch die Deutung, welche His den zwei seitlichen, auf seiner Fig. 1 (3) abgebildeten, Vorsprüngen giebt, keine richtige. Es können keine Augenblasen sein, denn sie sind in einem sehr frühen Stadium am Flächenbilde zu sehen, und ihre Stellung entspricht dem breitesten Theil des Kopfes. Ich kann diese Theile demnach nur als die unrichtig dargestellte Mittelhirnregion ansehen.

Man sieht die Hinterhirnregion (Fig. 10) als eine Anschwellung, welche zwischen Rumpf und Vorderkopf liegt. Indem wir die gesammten Flächenbilder vergleichen, finden wir, dass die Gliederung des embryonalen Körpers in Vorderkopf, Hinterhirnregion und Rumpf schon auf dem Stadium Fig. 5 angegeben war, und dass die Deutung desjenigen Theils, welcher der rhomboidalen Verbreiterung der Medullarrinne entspricht, ganz richtig von His als Hinterhirn gegeben wurde.

Auf Schnitten, die unmittelbar vor der Schwanzknospe liegen, findet man, eben so wie es für frühere Stadien beschrieben war, eine mediane noch nicht in Keimblätter getrennte Zellmasse. Die Abgrenzung des Ektoderms von dem darunter liegenden Entoderm erscheint etwas weiter nach vorn an den lateralen Seiten des Schnittes. Man sieht, dass auch in diesem Stadium der Dotterumwachsungsperiode die Spaltung der Keimblätter vom Achsenstrange gerade so wie in den früheren Stadien stattfindet.

Ich muss demnach die Angabe von HOFFMANN, dass im hinteren Theile des Knochenfischembryo alle Organe und Gewebe unmittelbar sich ohne vorhergehende Bildung von Keimblättern anlegen (13, II, pag. 2), und dass hier der Process der Keimblätterbildung »übersprungen« wird (l. c. pag. 31), so dass verschiedene Organanlagen direkt von indifferenten Zellen der Endknospe hervorgehen, für unrichtig halten. Der Medullarstrang dieses Stadiums hatte in der mittleren Rumpfgegend eine unregelmäßig viereckige Form; die dorsale Hälfte des Stranges war noch etwas breiter als die ventrale. Sie war überall von dem zweischichtigen Integument deutlich abgegrenzt. Ein Schnitt durch die Hinterhirnregion dieses Stadiums ist auf Taf. XXI Fig. 32 gegeben. Wir sehen eine vollständige Abgrenzung des Medullarstranges vom Integument. Der dorsale Abschnitt ist breiter, und diese Verbreiterung besteht aus rundlichen Zellelementen, die medialwärts allmählich in die länglichen Zellen

des Medullarstranges übergehen (Fig. 32 *GI*). Diese neu entstandene Anlage bildet zu jeder Seite der Medianlinie einen Vorsprung, der in den nächstfolgenden Stadien sehr bedeutend in latero-ventraler Richtung auswächst. In dem betreffenden Stadium kann man an Querschnitten diese Anlage von dem Hinterhirn bis zum primären Vorderhirn ohne Unterbrechung verlaufen sehen. Im Vorderhirn ist sie bedeutend schwächer entwickelt, doch lässt sie sich in der Gegend der Augenblasenstiele (Taf. XXI Fig. 33 *GI*) leicht erkennen. Diese Anlage bildet also eine zu jeder Seite der dorsalen Medianlinie des Gehirns kontinuierlich verlaufende dicke Leiste. In diesem Stadium ist sie von dem überall deutlich abgegrenzten zweischichtigen Ektoderm getrennt. Doch konnte ich Spuren ihrer Anlage noch früher, als die vollständige Trennung des Ektoderms vom Gehirnstrang stattfindet, beobachten.

Diese leistenförmige Bildung ist zuerst von BALFOUR (28, pag. 348) für die Rückenmarkregion der Selachierembryonen beobachtet und als Anlage der dorsalen Wurzeln der Spinalnerven aufgefasst worden. Später hat MARSHALL (38, 39) diese Leiste im Kopfteile der Hühnerembryonen genau untersucht, als Anlage der Cranialnerven gedeutet, und »Neural Crest« genannt. MARSHALL fand, dass sie angelegt wird, ehe der Schluss der Medullarplatte stattfindet und dass ihre Anlage bis zur Augenblasengegend sich erstreckt. Von BALFOUR und PARKER ward diese Leiste von *Lepidosteus* (27) erwähnt und abgebildet. HOFFMANN hat (13, II, pag. 47) dieselbe Bildung in der Gegend des Hinterhirns bei Knochenfischen beobachtet, und auch als die Anlage der Hirnnerven gedeutet. SAGEMEHL (40) hat dieselbe Bildung in der Rückenmarksggend von *Petromyzon*, Hecht, Frosch und Amnioten untersucht und fand, dass diese Leiste nicht die Anlage der Nerven, sondern die der Ganglien ist.

Vorläufig kann ich mich keiner dieser Meinungen positiv anschließen, da mir noch weitere Untersuchungen über Stadien, die nicht im Kreise dieser Arbeit liegen, nöthig sind. Im zweiten Abschnitt meiner Arbeit werde ich die Entwicklung dieser Leiste, so wie die Angaben von HOFFMANN näher besprechen.

Etwa der Mitte der Hinterhirnanlage entsprechend bildet das Ektoderm zu beiden Seiten des Gehirnstranges eine Einsenkung (Taf. XXI Fig. 32 *GO*), über welcher die Decksicht abgehoben erscheint; das ist die erste Anlage des Gehörorgans.

Die centralen Theile der dorsalen Hälfte des Mittelhirns bestehen aus einer kompakten Zellmasse; in der ventralen Hälfte aber

findet man eine starke Auflockerung des centralen Gewebes. In der Augenblasenregion hat der vollständige Schluss der Medullarplatte stattgefunden. Die Augenblasen sind ventralwärts gerückt (Taf. XXI Fig. 33), was auf der Einfaltung der distalwärts von ihnen gelegenen Strecke der Medullarplatte beruht. Das centrale Gewebe der Augenblasen ist sehr stark aufgelockert und stellenweise durch Lücken unterbrochen. In dem vorher beschriebenen Stadium (Taf. XX Fig. 31) hatten die Augenblasen das Aussehen von sitzenden, starken Ausbuchtungen des Medullarstranges. An horizontalen Schnitten (Taf. XXI Fig. 34) des betreffenden Stadiums findet man, dass diese Augenblasenanschwellungen sich stark nach hinten gegen das Mittelhirn und eben so dorsalwärts ausdehnen. Die ursprüngliche Verbindung der Augenblasenanschwellungen mit dem Medullarstrang behält indessen dieselbe Breite und bildet somit den Augenblasenstiel. Das Stadium Fig. 10 ist das erste, bei welchem der Schluss des Einfaltungsprocesses durch die vollständige Abtrennung des Medullarstranges vom Ektoderm im Kopftheile und im größten Theile des Rumpfes ausgeführt ist. Die Gehirnregionen sind bei diesem Stadium, wie es aus der Betrachtung der Entwicklung der noch offenen Medullarplatte zu erwarten war, durch ihre Maßdifferenzen von einander zu unterscheiden. Das Hinterhirn in der Gegend der Gehörgane hat eine Breite von 0,12 mm; in dorsoventraler Richtung beträgt es 0,39 mm. Das Mittelhirn hat in seinem breitesten Theil 0,19 mm, dorsoventral 0,62 mm. Das primäre Vorderhirn in der Gegend der Augenblasenstiele hat dorsoventral 0,39 mm.

Aus der von mir geschilderten Bildung der Gehörganganlage, deren Entwicklung ich bis in spätere Stadien verfolgt habe, ist ersichtlich, dass sie als Derivat des schon vom Medullarstrange abgelösten Ektoderms zu betrachten ist. Diese Thatsache haben schon ZIEGLER und HOFFMANN festgestellt. Nach den Untersuchungen dieser Autoren hat also die Anlage des Gehörgans keinen gleichwerthigen Ursprung mit der Anlage der Augenblasen; es sind demnach die seitlichen Theile der Medullarplatte nicht im Sinne GOETTE's als Sinnesplatte aufzufassen.

So weit ich nach den Konturzeichnungen von GOETTE (19) urtheilen kann, scheint mir die Fehlerquelle GOETTE's darin zu liegen, dass er den Schlussakt des Einfaltungsprocesses nicht richtig aufgefasst hat. Die seitlichen Theile der noch zum Theil ausgebreiteten Medullarplatte bilden die Sinnesplatte. Alle Figuren der Taf. VIII

von GOETTE müssen Stadien angehören, bei denen noch kein Schluss des Einfaltungsprocesses stattgefunden hat; das beweisen die dicken, seitlich vom Kiel liegenden Ektodermstrecken. Auf diesen Schnitten kann man also keine Anlage des Gehörorgans finden, wie es von GOETTE geschah. Daher sind auch die auf seiner Fig. 26 dargestellten Verdickungen *sp'* nicht als Gehörorgane zu deuten, sondern wahrscheinlich als seitliche Theile der Hinterhirnanlage. Die Fig. 27 l. c. kann schon aus dem Grunde kein Gehörorgan darstellen, weil auf dem Schnitte keine Chorda zu finden ist, welche in dem ganzen Gebiete der Gehörorgananlage vorhanden sein muss. Dasselbe gilt auch für Fig. 37 Taf. IX von GOETTE.

Ehe ich zur Darstellung meiner Beobachtungen über die Einfaltung der Medullarplatte beim Hecht und bei *Chondrostoma* übergehe, will ich noch einige Bemerkungen über den Gang des Processes der Umwachsung des Dotters bei Salmoniden hinzufügen.

OELLACHER (1, pag. 45) hat die Ansicht ausgesprochen, dass bei der Umwachsung diejenige Stelle des Randes der Keimscheibe, die der Lage der Schwanzknospe entspricht, als unbeweglich im Gegensatz zu den übrigen Theilen des Randes zu betrachten sei. Die Umwachsung geschieht also nach OELLACHER indem der ganze Rand der Keimscheibe, außer der Schwanzknospengegend, allmählich über den Dotter hingleitet und am Ende der Umwachsungsperiode diese unbewegliche Gegend erreicht. Hier findet der Schluss des Dotterlochs statt. Diese Ansicht ist von verschiedenen Seiten in Abrede gestellt worden.

KUPFFER (8, pag. 212) hat den sicheren Beweis geliefert, dass am Ei des Herings, so wie des Stichlings, die Umwachsung des Dotters vom Anbeginn bis nach Überschreiten des Äquators in allseitig gleichmäßiger Weise vor sich geht, und also der ganze Rand der Keimscheibe sich auf dem Dotter vorschiebt. KUPFFER gelangte zu diesem Resultat, indem er ein fixirtes Stichlingsei während der Umwachsung in bestimmten Intervallen photographirte. ZIEGLER (4, pag. 34) kam zu demselben Resultat, indem er die Umwachsung eines Eies von *Rhodeus amarus* beobachtete. Die längliche Form dieser Eier erlaubte genau die Beziehungen des Randes der Keimscheibe zur Längsachse des Eies in verschiedenen Stadien der Umwachsung festzustellen. In den Anfangsstadien der Dotterumwachsungsperiode, die einer Reihe von Stadien bis etwa zu meinem Stadium Taf. XVIII Fig. 5 entsprechen, wo der Rand der Keimscheibe das erste Viertel der Dottersphäre erreicht, lassen sich auch

für Salmoniden direkte Beobachtungen anstellen, welche die Annahme einer allseitigen Umwachsung rechtfertigen.

Indem ich die Medianschnitte verschiedener Stadien aus der bezeichneten Periode mit einander vergleiche, finde ich, dass die verdickten Randtheile des Parablasts sich in späteren Stadien allmählich nach vorn und hinten ausbreiten, während der oben besprochene verdünnte Centraltheil denselben Durchmesser und dieselbe centrale Lage in Bezug auf die Keimhöhlendecke behält. Die verdickten Randtheile werden aber immer durch Zuwachs breiter; da bei Salmoniden der äußerste Rand der Parablastschicht immer in der Nähe des äußersten Randes der Keimscheibe bleibt, so ist klar, dass die Umwachsung des Dotters in diesen Stadien eine regelmäßig, allseitige ist. Die Dottermasse bietet auch eine besondere Beschaffenheit in den Theilen, welche dem Centrum der Keimscheibe entsprechen. Zu der Zeit, da die Umwachsung des Dotters noch nicht begonnen hat, liegt der durchfurchte Keim in einer flachen Grube des Dotters. Die den Keim reichlich umgebenden und in den Rindenschichten des Dotters eingebetteten Öltröpfchen erscheinen konstant unter dem Keim bedeutend kleiner, als in der Peripherie. An in Alkohol gehärteten und nachträglich durch Xylol oder Terpentinöl aufgehellten Präparaten findet man die Öltröpfchen aufgelöst und an deren Stelle in der geronnenen Dottermasse eine Anzahl von Vakuolen, die in dem centralen Theil konstant kleiner, als in dem peripherischen sind. In den ersten Stadien der Dotterumwachsungsperiode, etwa bis zu dem auf Fig. 5 abgebildeten Stadium, sind diese Strukturverhältnisse des Dotters oft sehr deutlich ausgeprägt. Bei der Ausbreitung der Keimscheibe behält diese fein vakuolisirte Stelle des Dotters ihre centrale Stellung.

Die Beobachtungen von KUPFFER und ZIEGLER, so wie die so eben von mir angeführten Thatfachen beweisen, dass die Umwachsung des Dotters eine allseitige ist, und dass also bei diesem Process der Rand der Keimscheibe ganz gleichmäßig gegen den entgegengesetzten Pol des Eies allmählich vorgeschoben wird.

Aus meinen Fig. 1 und 2 ist zu ersehen, dass bei diesen noch sehr frühen Stadien der vorderste Kopftheil des älteren Embryo weiter vom Centrum der Keimscheibe entfernt liegt, als der des jüngeren. Je älter der Embryo wird, desto weiter entfernt sich der vorderste Kopftheil vom Centrum der Keimscheibe. Diese Thatfache ist sogar an jüngeren Embryonen bis zum Stadium meiner Fig. 3 nachzuweisen, an welchen, wie oben geschildert, das vorderste zu-

gespitzte Ende des Embryo nach vorn, d. h. gegen das Centrum der Keimscheibe, sich verlängert; dessenungeachtet ist das Vorschreiten des Embryo gegen den unteren Eipol so bedeutend, dass durch das rasch vor sich gehende Wachstum des Vorderendes des Embryo die Entfernung desselben vom Centrum der Keimscheibe noch zunimmt.

In späteren Stadien ist diese Bewegung noch leichter zu konstatiren. Der vorderste Kopftheil des Embryo entfernt sich immer weiter vom oberen Pole des Eies, welche Verhältnisse von STRICKER (33) in seinen Fig. 12—14 ganz richtig dargestellt worden sind.

Diese leicht nachweisbare Rückbewegung des Salmonidenembryo spricht gegen die unmotivirte Ansicht von HIS (2, pag. 21), dass das Kopfende des Salmonidenembryo bei der Beurtheilung des Ganges der Umwachsung des Dotters als unbeweglich zu betrachten sei. Ich muss also annehmen, dass der Gang der Umwachsung bei Salmoniden von HIS unrichtig verstanden wurde, und dass die Schließung des Dotterloches beim Lachs nicht, wie HIS meint, weit entfernt vom unteren Pol, sondern in der unmittelbaren Nähe desselben stattfindet.

Die Rückbewegung des Kopfendes des Embryo geht selbstverständlich langsamer vor sich, als die Bewegung des Randes der Keimscheibe, da der Embryo während der ganzen Umwachsungsperiode selbst in die Länge wächst; dieses Wachstum besteht, wie oben gesagt, hauptsächlich aus der Verlängerung des hinteren Endes des Rumpfes, indem immer neue Keimblätterstrecken vom Achsenstrange abgespaltet werden, um in die Anlagen des wachsenden Rumpfes überzugehen. Ich habe schon oben besprochen, dass es leicht ist, durch Vergleichung der Konturzeichnungen zweier Querschnittserien durch Embryonen verschiedenen Alters, z. B. des Embryo Fig. 3 und 5, sich zu überzeugen, dass in älteren Stadien das ektodermale Blatt am hinteren Ende des Embryo dünner angelegt wird. Das entodermale Blatt dagegen behält in seiner Anlage ungefähr dieselbe Dicke.

HIS hat diese Thatsache nicht berücksichtigt und eine Meinung geäußert, die gegen die Keimblätterlehre gerichtet sein könnte. Er sagt (3, pag. 199), dass in späteren Stadien »das Ektoderm in seiner anfänglichen Abgrenzung nicht beisammen bleibt, sondern dass, wenigstens in gewisser Ausdehnung, Bestandtheile desselben sich ablösen, um in die Mesodermanlage überzugehen. Mit dieser Annahme stimmen auch die planimetrischen Messungen«. Der erste Grund für diese Annahme von HIS ist der, dass die Grenzen der

Keimblätter sich vorübergehend verwischen sollen. Den zweiten liefert die Berechnung der Summe der Flächen des Ektoderms einerseits, und der unteren Schicht andererseits, für eine Reihe von hinteren Schnitten zweier, weit von einander abstehender Stadien, nämlich Fig. 5 *B* und Fig. 1 *D* l. c. Das von His gefundene Resultat dieser Vergleichung ist folgendes:

bei *B* (Schnitte von hinten 1—11) Gesamtfläche 3,086 mm, wovon Ektoderm 1,809, untere Schicht 1,277;

bei *D* (Schnitte von hinten 1—14) Gesamtfläche 2,980 mm, wovon Ektoderm 1,463, untere Schicht 1,517;

Was den ersten Grund betrifft, so ist freilich eine vorübergehende Verwischung der Grenzen der Keimblätter zu beobachten möglich, wenn das in Einfaltung begriffene Ektoderm fester an das Mesoderm zu liegen kommt. Zumal wenn His Schnitte von 0,05 mm Dicke untersucht (3, pag. 181). Was den zweiten Grund betrifft, so ist derselbe deshalb hinfällig, weil His, wie oben gesagt, die Verhältnisse des nach hinten wachsenden Embryo nicht in Betracht gezogen und bei seinen Berechnungen zwei in ihren anfänglichen Anlagen nicht gleiche Strecken benutzt hat.

Am Ende der Umwachsungsperiode treten mitunter gewisse Unregelmäßigkeiten ein, die eine ovale Form des Dotterloches bedingen. Es geschieht nämlich, wenn die Stelle des Randes der Keimscheibe, welche dem hinteren Ende des Embryo entspricht, etwas in der Umwachsung zurückbleibt. Diese Erscheinung ist nicht als Regel zu betrachten. Öfter ist am Schlusse der Umwachsung ein rundes Loch zu beobachten.

#### 4. Beobachtungen an *Esox* und *Chondrostoma*. Allgemeine Betrachtungen.

Ich habe versucht mir außer Salmoniden, an welchen ich des reichen Materials wegen vollständigere Untersuchungen anstellen konnte, noch Material aus anderen Familien zu verschaffen, um meine Resultate verallgemeinern zu können. Das schien mir aus dem Grunde wichtig, weil KUPFFER, der Gelegenheit hatte ein sehr mannigfaltiges Knochenfischmaterial zu untersuchen, auf die großen Variationen, die in der Ontogenie der Teleostei herrschen sollen, aufmerksam macht (8, pag. 217). Dabei war mein Hauptzweck, den Einfaltungsprocess zu konstatiren und die Anlage der Gehirnregionen festzustellen. Das Verschaffen anderen Materials als Salmoniden

ist mir aber in Heidelberg nicht so leicht gelungen. Beim Hecht und noch mehr bei *Chondrostoma*, deren für die Einfaltung der Medullarplatte kritische Stadien in 24 Stunden verlaufen, ist es unmöglich, die Entwicklung an einer Anzahl auf gleicher Stufe stehender Eier genauer zu verfolgen. Da die Hauptbedingung für diese Untersuchungen in dem frühzeitigen Befreien der Embryonen aus der Eihülle besteht, eine Operation, die für kleine Eier sehr umständlich ist, so wird dadurch das Sammeln des genügenden Materials in so kurzer Zeit bedeutend erschwert. Ich versuchte mir dadurch zu helfen, dass ich die Eier mit aufgeschnittener Eihülle in konservierende Flüssigkeit legte, um den Druck, welchen die sich zusammenziehende Eihülle auf den Embryo ausübt, so viel als möglich zu verhindern. Dabei aber war ich manchmal angewiesen, die Embryonen mit der Eihülle zu schneiden, um sie bei nachträglichem Herausschälen nicht zu verletzen. Eine andere Erschwerung der Untersuchung der Gehirnregionen bei Cyprinoiden wird durch die starke Krümmung des Embryo gebildet, die eben zwischen der flachen Hinterhirnanlage und dem Mittelhirn am meisten ausgesprochen ist und schon in den frühesten Stadien eintritt. In wesentlichen Punkten stimmt die Entwicklung der Medullarplatte der *Chondrostoma* mit der der Salmoniden, wie ich es an meinem sparsamen Material feststellen konnte, überein. Die Keimblätterfrage habe ich bei Hecht und *Chondrostoma* nicht berührt und daher will ich meine an Salmoniden gemachten Beobachtungen durchaus nicht gegen die von KUPFFER (6, 8), VAN BAMBEKE (14) und VAN BENEDEN (9) an Fischen mit kleinen Eiern gewonnenen Resultate sprechen lassen.

Der Beginn der Umwachsung des Dotters bei *Chondrostoma* geschieht auf dieselbe Weise, wie es KUPFFER (6, pag. 223) für *Gobius*-Arten beschrieben hat. Das erste Erscheinen des Embryonalfeldes ist aber früher wahrnehmbar, als dieser Forscher es für *Gobius* angiebt.

Im Anfange der Umwachsung hat die Keimscheibe nicht, wie bei Salmoniden, einen verdickten Rand, sondern einen verdünnten. Noch früher als dieser Rand bei der Ausbreitung den Äquator des Eies erreicht, ist an einer Stelle seiner Peripherie eine Verdickung wahrzunehmen, die bei Drehung des Eies unter dem Mikroskope ganz scharf hervortritt. Diese Randverdickung ist die erste Anlage des Embryonalschildes; sie sieht bei *Chondrostoma* ganz so aus, wie es VAN BAMBEKE (14, Taf. II) für *Leuciscus rutilus* dargestellt hat. Sehr bald nach dem Erscheinen dieser Verdickung bildet sich

rings um die Peripherie der Keimscheibe der verdickte Randwulst. Sobald dieser Randwulst den Äquator überschritten hat, ist es leicht durch Behandlung des Eies mit verdünnter Salpetersäure nachzuweisen, dass der Randwulst einen zungenförmigen Vorsprung hinterlassen hat, dessen Basis der Verdickung des Randwulstes entspricht. Das ist das Embryonalfeld. Aus dem geschilderten Gange seiner Bildung ist also ersichtlich, dass der Schild nicht als ein sekundärer Auswuchs nach vorn zu betrachten ist, sondern als eine Anlage, die während des Ganges der Umwachsung sich allmählich ausgebildet hat.

Den im Wesentlichen gleichen Gang der Bildung des Schildes habe ich auch für den Hecht konstatiert. Er erscheint bei dieser Form als eine Verdickung des sehr breiten Randwulstes, ungefähr zu der Zeit als er das Drittel der Dottersphäre erreicht hat. Die Ausdehnung des Schildes nimmt zu, indem bei fortschreitendem Process der Umwachsung sein hinteres Ende sich verlängert. Beim Hecht bildet sich also der Schild nicht so, wie KUPFFER das für *Gasterosteus aculeatus* (6, pag. 222) und *Clupea* (8, pag. 211) angiebt, der, wie er sagt, ein Auswuchs des Randwulstes sei, der centralwärts sich verlängert und schließlich den oberen Pol des Eies erreicht. Die kurze Strecke des Vorderhirns ist wahrscheinlich beim Hecht und bei *Chondrostoma* eben so wie es für Salmoniden nachgewiesen war, als eine nachträglich durch Auswuchs entstandene zu betrachten. Ausführliche Beobachtungen über diesen Punkt fehlen mir.

An einem Querschnitt durch die Rumpfanlage eines *Chondrostoma*-Embryo des Stadiums, welches auf Taf. XVIII Fig. 11 dargestellt ist, fand ich den ektodermalen Kiel bereits angelegt. Entsprechend der Mittellinie war eine schwach ausgebildete Rückenfurche zu finden, von deren Boden gegen das Centrum des Kiels sich zwei scharf konturierte Zellreihen fortsetzen. Ich fand auch die auf Einfaltung hindeutende charakteristische Stellung der Längsachsen der Zellen der seitlichen Theile der Medullarplatte. Das ganze Entoderm war dabei von einer Reihe stark abgeplatteter Elemente der Deckschicht bedeckt. Die Chordaanlage war schon deutlich von Entoderm und Mesoderm abgegrenzt. Das Entoderm war einschichtig und seine Elemente durch Form und Größe von den blasigen, kernartigen Gebilden, die in der dünnen Parablastschicht eingebettet liegen, sehr scharf zu unterscheiden.

Ein Querschnitt durch die Hinterhirnanlage, die sich am Flächen-

bilde durch die zwei sehr flachen und in die Länge ausgezogenen Gruben charakterisirt, ist auf Taf. XXI Fig. 35 abgebildet. Man sieht entsprechend diesen Gruben das ektodermale Blatt schwach verdickt. Die Gruben erscheinen am Querschnitt als flache Einsenkungen, sind nicht so scharf vertieft, wie es bei Salmonidenembryonen der Fall war, sind aber bedeutend länger und breiter. Der Kiel dieser Gegend ist in diesen Stadien nicht stark ausgebildet und ruht auf der abgegrenzten Chordaanlage.

Weiter nach vorn ist die Region des Mittelhirns, die hier durch die abweichende Form der Medullarplatte und durch ihre voluminösere Anlage charakterisirt wird, nicht aber durch grubenartige Bildungen, die ich für *Chondrostoma* niemals an meinem freilich spärlichen Material gesehen habe. Der Kiel dieser Gegend ist stark ausgebildet, die lateralen verdickten Theile der Medullarplatte gehen allmählich in das übrige Ektoderm über. Dem Boden der schwach ausgebildeten Rückenfurche entsprechend sah ich in diesem Stadium mit außerordentlicher Deutlichkeit die die Einfaltung bezeichnenden centralen Zellen, wie es auch ein Querschnitt (Taf. XXI Fig. 36) durch die Hinterhirnanlage eines späteren Stadiums zeigt. Für einige Stadien von *Chondrostoma* kann ich dieselben scharfen Konturen der centralen Zellen, wie sie in CALBERLA's Figuren von *Syngnathus* angegeben wurden, bestätigen. Manchmal habe ich auch bemerkt, dass diese centralen Zellen eine stärkere Färbung, als die umgebenden, annehmen.

An weiter nach vorn liegenden Schnitten kommt man in die Region des Vorderhirns, die aber in diesem Stadium noch keine stark ausgebildeten Augenblasenverdickungen besitzt. Taf. XXI Fig. 36 zeigt ein vorgeschrittenes Einfaltungsstadium der Hinterhirnregion; man sieht die seitlichen Theile des Ektoderms auf die gegen einander rückenden Hälften der Medullarplatte aufgerollt. Es ist somit die Einfaltung weit vorgeschritten; auch sind auf diesem Schnitt die eingefalteten medialen Zellen außerordentlich scharf zu sehen.

Die voluminösere Mittelhirnanlage zeigte im Ganzen sehr ähnliche Verhältnisse, wie die auf Fig. 36 vom Hinterhirn dargestellten. Der Querschnitt Fig. 37 ist aus dem vorderen Theil der Augenblasengegend genommen. Die beiden Medullarwülste sind stark gegen einander gerückt. Vom Boden der Medullarrinne lassen sich die eingefalteten Zellen der oberen Schicht des Ektoderms deutlich ins Centrum des Stranges verfolgen. Diese Zellen divergiren radienartig gegen die Peripherie der Augenblase in zwei etwas bogenfö-

mig gekrümmten Linien. Aus dieser Gruppierung der centralen Zellen des Medullarstranges dieser Gegend vermute ich, dass für diese Gegend die Ausbildung der Gruben in relativ frühen Stadien stattfindet.

Die Betrachtung dieser zwei geschilderten Stadien giebt die genügende Überzeugung, dass die Ausbildung des Medullarstranges bei *Chondrostoma* nach demselben Princip der räumlich beschränkten Faltenbildung vor sich geht, wie ich in detaillirter Weise für Salmoniden beschrieben habe. Auch die Ausbildung des Hinterhirns ist bei *Chondrostoma* genau dieselbe, wie bei Salmoniden. Die übrigen Gehirnregionen waren an den von mir untersuchten Stadien durch die abweichende äußere Form der noch nicht eingefalteten Medullarplatte von einander zu unterscheiden.

Ein gutes Flächenbild der Anfangsstadien der Hechtentwicklung hat KUPFFER (5, Taf. II Fig. 18) gegeben, wozu ich nur bemerke, dass ich das, was KUPFFER in dieser selben Figur als »Prostoma-bildung« darstellte, weder an Flächenbildern noch an Querschnittserien dieser, so wie einiger anderer diesem naheliegender Stadien jemals gesehen habe. Ein solches Stadium ist von mir auf Taf. XVIII Fig. 12 wiedergegeben; die Schwanzknospe, welche KUPFFER etwas zu scharf für das vorige Stadium abgebildet hat, verliert ihre kugelige Form; ihr vorderes Ende verlängert sich nach Art einer Crista, der Medullarrinne des Embryo entsprechend; hinten ist eine leichte Einbuchtung zu sehen. Die seitlichen Theile des Embryonalschildes sind nicht scharf von dem umgebenden Embryonalfelde abgegrenzt: unmittelbar vor dem Ende der Crista erscheint die schmale Medullarrinne. Etwa in der Mitte des Schildes bildet sie eine kleine rhomboidale Verbreiterung, deren laterale Ecken sich gegen zwei runde Vertiefungen verlängern. Das ist die Hinterhirnregion. Nach vorn verlängert sich die Medullarrinne und endet mit einer Erweiterung, die der Mittelhirnregion entspricht. Ein Schnitt durch die Hinterhirnanlage dieser Form zeigt einen sehr schwach entwickelten Kiel. Die noch ganz ausgebreiteten seitlichen Theile der Medullarplatte bilden zwei verdickte Stellen; diesen entsprechen zwei schwach ausgeprägte flache Einbiegungen, wie es in Taf. XXI Fig. 35 von *Chondrostoma* dargestellt ist. Unter dem Kiel sieht man die voluminöse Chordaanlage, die abgegrenzten Mesodermplatten und das einschichtige Entoderm, dessen Zellen sich auch, wie bei *Chondrostoma*, durch Form und Größe von den Parablastkernen unterscheiden. Die stark verdickte Medullarplatte der Mittelhirnregion (Fig. 38) besitzt einen schwach entwickelten Kiel und eine sehr

breite Medullarrinne. In der künftigen Augenblasengegend ist keine Medullarrinne vorhanden; man sieht nur die flach ausgebreitete sehr verdickte Medullarplatte, deren seitliche untere Kontur noch keine Anschwellungen hat.

Von einem späteren und interessanten Stadium hatte ich leider nur zwei Exemplare. Die Länge des Embryo dieses Stadiums war 1,6 mm. Die Umwachsung des Dotters war bald zu Ende: die Rückenfurche ging noch durch die ganze Länge der Rumpfanlage; die gegen einander gerückten Gruben der Hinterhirnregion waren nicht mehr von einander zu unterscheiden, und erschienen als eine Ausbreitung der Medullarrinne dieser Gegend. In der Mittelhirnregion sah ich eine starke Ausbreitung und Vertiefung der Medullarrinne. Nach hinten stand sie durch eine schmale Rinne in Verbindung mit der Hinterhirnregion. Nach vorn war die Medullarrinne ziemlich scharf abgeschnitten. Das vordere Ende des Embryo war stumpf abgerundet und bildete vor der Medullarrinne der Mittelhirnregion eine breite Fläche, auf welcher ich, zu beiden Seiten der Mittellinie, zwei Furchen bemerkte, deren hintere Enden mit der Medullarrinne in Verbindung standen. Ein Schnitt aus der Mittelhirnregion dieses Stadiums ist auf Taf. XXI Fig. 39 dargestellt; der mittlere Theil der Medullarplatte zeigt keine Kielbildung: er ist nach oben hervorgewölbt die beiden seitlichen Theile sind stark geknickt und gegen einander gebogen, während zwischen ihnen und dem mittleren Theil ein breiter Faltenraum entsteht. Die Medullarwülste sind sehr scharf ausgebildet und man sieht die knieförmige Einbiegung der Medullarplatte in das übrige Ektoderm scharf angedeutet. Ein Querschnitt der Augenblasengegend (Fig. 40) zeigt ein sehr interessantes Verhalten der Medullarplatte. Sie bietet wie in dem früheren Stadium eine dicke kompakte, breite Platte, die aber vom übrigen Ektoderm sich scharf absetzt. Ihre seitlichen Theile bilden zwei große laterale Vorsprünge (*Ab*). Die obere Kontur des Schnittes zeigt zwei seitlich zur Medullarlinie stehende Einkerbungen, die dem Querschnitte der beiden Furchen dieser Gegend im Flächenbilde entsprechen.

Aus dem Vergleiche der dargestellten Schnitte der Mittelhirnregion dieses Stadiums mit den entsprechenden der vorher beschriebenen, glaube ich den Vorgang der Entwicklung der Medullarplatte dieser Gegend mir folgendermaßen erklären zu können.

Die Mittelhirnregion der Medullarplatte der nicht beobachteten Zwischenstadien erfährt eine beträchtliche Flächenausdehnung in

Folge einer Zellvermehrung, indem die seitlichen Theile stark nach unten ausweichen und die charakteristische Einfaltungsrinne dieser Gegend bilden. Die mittlere Strecke krümmt sich dabei etwas dorsalwärts. In der Augenblasengegend ist wahrscheinlich außer einer Flächenvergrößerung noch eine starke Verdickung der Medullarplatte zu konstatiren, die das Ausweichen in diesem Stadium wahrscheinlich hindert, obgleich sie in späteren Stadien eintritt. Einen Querschnitt durch die Mittelhirnregion eines älteren Stadiums zeigt die Fig. 41. Der Process der Einfaltung ist weiter fortgeschritten, man sieht, wie bei diesem Process der mittlere Theil der Medullarplatte, der bei Salmoniden dem Kiel entspricht, nach unten gedrängt wird, während die Faltenräume, die zwischen dem seitlichen und mittleren Theile der Medullarplatte sich befinden, gegen einander rücken und den nach unten gegabelten Raum der tiefen spaltförmigen Medullarrinne bilden. Beim Hecht sind diese Prozesse außerordentlich klar, die Augenblasengegend zeigt das Verhalten, welches auf Fig. 42 dargestellt ist. Man sieht die dicke Medullarplatte dieser Gegend gebogen; sie hat dabei ihr seitliches Relief sehr geändert, indem der mittlere Theil stark nach unten gedrängt wird und ein schwacher, kielartiger Vorsprung sich bildet. Die Medullarrinne ist sehr tief und schmal; von deren Boden sieht man, entsprechend den Radien der Augenblasen, die länglichen centralen Zellen divergiren. Aus diesem flüchtig geschilderten Gang der Entwicklung der Medullarplatte des Hechtes ist es klar, dass der Einfaltungsprocess dieser Form außerordentlich deutlich ausgesprochen ist, und dass man eigentlich hier den Ausdruck »geschlossene Falte« nur in sehr beschränktem Sinne gebrauchen darf. Freilich ist auch beim Hecht der Zustand, in welchem das centrale Nervensystem einen soliden Strang bildet, nach meinen Beobachtungen in späteren Stadien vorhanden, dauert aber nur sehr kurze Zeit. Im centralen Theile der Region des Mittelhirns besteht immer eine auffallend lockere Beschaffenheit des Gewebes. Der außerordentlich schwach ausgesprochene Kiel ist eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit des Hechtes, eine Eigenthümlichkeit, welche die Entwicklung der Medullarplatte dieser Form auf gleiche Vorgänge wie die, welche für alle übrigen Wirbelthiere bekannt sind, zurückführt. Die Ausbildung der Gehirnregionen ist durch die differente Beschaffenheit der verschiedenen Gegenden des Kopftheiles der Medullarplatte deutlich angegeben.

---

Am Schlusse dieses Abschnitts meiner Arbeit will ich noch die interessante Thatsache der Anlage der Gehirnregionen beim offenen Zustande der Medullarplatte näher besprechen.

Es ist eine Erscheinung, welche von verschiedenen Seiten fast für sämtliche Wirbelthiere angegeben wurde. Sie scheint jedoch am deutlichsten bei Ichthyopsiden und Säugethieren ausgesprochen zu sein. Ohne speciell darauf gerichtete Untersuchungen ist es freilich schwer ins Klare zu kommen, ob bei der Bildung dieser Regionen in verschiedenen Gruppen genau dieselben Verhältnisse sich offenbaren, oder ob dabei gewisse Variationen sich zeigen, deren Feststellung für die Beurtheilung der Frage, in wie weit es sich hier um, für Wirbelthiere primitive, oder um in engeren Gruppen entstandene ontogenetische Processe handelt, von Interesse sein konnte. Das Wesen dieser Vorgänge, wie es aus meiner Darstellung für Knochenfische ersichtlich ist, besteht in der frühzeitigen Anlage des Bildungsmaterials für künftige Anschwellungen des Gehirnrohrs, die wir als Gehirnblasen bezeichnen. Diese Erscheinung also ist eine ontogenetische Heterochronie (25, pag. 412).

Wir sahen, dass bei Knochenfischen der breiteste und am meisten verdickte Theil der Mittelhirnregion entspricht; das ist ein Verhältnis, welches die äußere Form der frühen Stadien der Knochenfischembryonen bedingt, indem ihr Kopftheil in der Mitte stark verbreitert erscheint. Der primäre Vorderhirnabschnitt ist schmaler, daher hat der Kopftheil, wie His sich ausdrückte, eine kleeblattähnliche Form. Diese embryonale Form ist, wie mir scheint, für sämtliche Knochenfische als charakteristisch zu bezeichnen. Ich will hier die mir bekannten Angaben der Autoren über die Bildung der Gehirnregionen bei offenem Zustande der Medullarplatte für sämtliche Wirbelthiere zusammenstellen, um den ontogenetischen Werth dieser Thatsache noch näher zu schätzen zu versuchen.

BALFOUR (29, pag. 72) giebt für die Selachier an, dass durch die Entstehung der löffelförmigen Verbreiterung des Kopftheils der Medullarplatte der Selachier sie viel früher in Gehirn und Rückenmark getheilt wird, als der Schluss der Medullarplatte stattfindet. Aus den Tafeln von BALFOUR kann man sehen, dass ein etwas späteres Stadium von *Pristiurus* (Taf. VI *F*) an dieser Verbreiterung deutlich zwei Regionen aufweist, die durch eine etwas verengte Strecke mit einander verbunden sind. Die erste Andeutung dieser zwei Regionen sehe ich auch bei einem viel früheren Stadium (Taf. VI *C*). Diese Thatsachen bestätigt auch die Zeichnung eines

Pristiurusembryo von HIS (10, Fig. 5), worauf alle drei Regionen deutlich ausgesprochen sind. Die Fig. 3 l. c. von HIS giebt eine Form, die eine große Übereinstimmung in den Umrissen des Kopftheils mit Knochenfischembryonen hat, und die wahrscheinlich durch die breite Mittelhirnanlage bedingt wird, was aber ohne eigene Untersuchungen sich schwer entscheiden lässt.

Die Entwicklung der Medullarplatte der Selachier bietet eine Erscheinung in Übereinstimmung mit dem nämlichen Prozesse an der Vorderhirnregion des Hechtes. BALFOUR fand (29, pag. 72) nämlich, dass der Kopftheil der Medullarplatte der Selachier in eine flache, ventralwärts gekrümmte Platte »cephalic plate« wächst, die erst später ihre, für andere Wirbelthiere normale, dorsalwärts gerichtete Krümmung erhält. Derselbe Process ist für die Region des primären Vorderhirns des Hechtes nachzuweisen.

Für Salmoniden glaube ich diese Erscheinung an der Vorderhirnplatte in früheren Stadien zu erkennen.

Die Bildung einer Kopfplatte, wie ich es aus eigenen Beobachtungen so wie aus den Tafeln von GOETTE (20, Taf. III Fig. 59—61) schließen muss, kommt auch bei Batrachiern vor, indem sie in der Vorderhirnregion die größte Übereinstimmung in Betreff der Form mit der nämlichen Bildung des Hechtes zeigt.

Nach SALENSKY (54, I, pag. 121) ist auch bei Acipenser ruthenus der Kopftheil der Medullarplatte durch eine löffelförmige Verbreiterung angedeutet; bestimmte Angaben über die Bildung der einzelnen Regionen bei Ganoiden sind mir nicht bekannt.

Für die Batrachier hat BAER (42, pag. 286) und später REMAK (37, pag. 147) ausführlich angegeben, dass die noch nicht eingefaltete Medullarplatte zuerst zwei, dann drei seitliche Vorsprünge zeigt, deren mittlere, größere, sich später als die Anlage der Augenblasen erweist. REMAK giebt dabei an, dass unter beschleunigter Entwicklung, bei höherer Temperatur, der Schluss der Medullarplatte oft früher als die Ausbildung der Gehirnregionen zu Stande kommt. Diese Angaben wurden später von GOETTE (20, pag. 178) in Abrede gestellt. Dieser hielt die Erweiterung der Medullarplatte als Vorragungen, die ihre Entstehung »den in den Wülsten eingeschlossenen äußeren Kopfsegmenten« verdanken. In den neueren Arbeiten von v. BAMBEKE (43, pag. 321) ist für den Axolotl, von SCHULTZE (35, pag. 14) für *Rana fusca*, die Bildung der Gehirnregionen bestätigt worden.

So weit ich Gelegenheit hatte Embryonen von *Rana temporaria*

an Flächenbildern und Schnitten zu untersuchen, bin ich zur Überzeugung gekommen, dass die Medullarplatte hier wirklich im Kopftheile drei Regionen aufweist, die nicht bloß durch ihre seitliche Ausdehnung, sondern auch durch die Dicke und die gesammte Konfiguration der Medullarplatte von einander zu unterscheiden sind. Ferner muss ich im Gegensatz zu GOETTE angeben, dass das Hirnrohr der Batrachier nach dem Schlusse der Medullarplatte nicht gleichmäßig, ohne Erweiterungen, verläuft, sondern drei Anschwellungen seiner Wände deutlich erkennen lässt, wie man es sogar auf der Taf. VI Fig. 98 l. c. von GOETTE recht deutlich erkennen kann.

Die Anlage der Gehirnregionen bei offenem Zustande der Medullarplatte ist auch durch MILNES MARSHALL (39, pag. 11) für Hühnchenembryonen angegeben. Bei Vögeln ist dieser Vorgang nicht so klar ausgesprochen, wie bei Ichthyopsiden; er beeinflusst nicht so wesentlich die äußeren Konturen der Medullarplatte, und es ist interessant, dass im Vergleich mit den Knochenfischen es nicht der mittlere, sondern der vorderste Theil die Region der Augenblasen ist, die sich bei Vögeln als die breiteste erweist. Es ist also bei verschiedenen Gruppen eine Inkonstanz in diesen Vorgängen nachzuweisen.

Bei Säugethieren treten die Anlagen der Gehirnregionen nach KÖLLIKER (41, pag. 243) viel bestimmter als beim Hühnchen hervor, indem die Anlage des Vorderhirns als die breiteste erscheint. Diese Vorderhirnanlage des Säugethieres ist, wie ich nach KÖLLIKER'S Figuren beurtheilen kann, im Vergleich mit Vogelembryonen außerordentlich mächtig entwickelt.

Aus der Zusammenstellung dieser Thatsachen ziehe ich den Schluss, dass obgleich die Anlage der Gehirnregionen beim offenen Zustande der Medullarplatte eine für sämmtliche genauer studirte Wirbelthiere allgemeine Erscheinung ist, sie doch gewissen Variationen unterworfen ist, die ihr keinen primitiven ontogenetischen Charakter zutheilen, demgemäß muss ich meine hierüber früher geäußerte Ansicht (Zool. Anz. VII. Bd.) als unhaltbar betrachten.

Die Ursache dieser Variationen können wir, wie mir scheint, in dem anatomischen Bau des erwachsenen Gehirns erblicken. Das Mittelhirn der Knochenfische erweist sich als der am meisten entwickelte Theil; es wird auch im embryonalen Zustande durch eine mächtige Anlage im Vergleiche mit den übrigen Gehirnregionen heterochronisch dargestellt. Bei Säugethieren dagegen tritt in den Vor-

dergrund die Anlage des primären Vorderhirns, was mit den Verhältnissen des erwachsenen Zustandes stimmt. Die beinahe gleich breite Medullarplatte der Vögel bietet in dieser Beziehung einen mittleren Zustand.

Moskau, den 20. November 1884.

---

### Litteraturverzeichnis.

---

- 1) J. OELLACHER, Beiträge zur Entwicklung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXIII. 1873.
- 2) W. HIS, Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen, besonders über diejenige des Salmens. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1876.
- 3) W. HIS, Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo II. (Salmen). Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1878.
- 4) E. ZIEGLER, Die embryonale Entwicklung von Salmo Salar. (Inaugural-Dissertation. Freiburg i. B.) 1882.
- 5) C. KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1884.
- 6) C. KUPFFER, Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. IV. 1868.
- 7) K. E. VON BAER, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische nebst einem Anhang über die Schwimmblase. 1835.
- 8) C. KUPFFER, Über Laichen und Entwicklung des Herings in der westlichen Ostsee. Jahresbericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1874—76.
- 9) E. VAN BENEDEN, Contribution a l'histoire du développement embryonnaire des Téléostéens. Bulletins de l'Académie roy. d. Belgique. 2<sup>me</sup> Serie. Bd. XLIV. 1877.
- 10) W. HIS, Über die Bildung der Haifischembryonen. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II. 1876.
- 11) E. CALBERLA, Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morphologisches Jahrbuch. Bd. III. 1877.
- 12) G. ROMITI, Studi di Embriogenia. Estratto dal Giornale: la Rivista Clinica di Bologna. 1873.
- 13) C. K. HOFFMANN, Zur Ontogenie der Knochenfische. Bd. I. 1881. II. 1882.

- 14) CH. VAN BAMBEKE, Recherches sur l'Embryologie des poissons osseux. Mémoires couronnés et mem. des Savants étrangers pub. par. l'Académie roy. de Belgique. Bd. XL. 1876.
- 15) C. WEIL, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Knochenfische. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften Wien. Bd. LXV. III. Abth. 1872.
- 16) A. GOETTE, Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. (Vorläufige Mittheilung.) Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften. 1869.
- 17) A. GOETTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. I. Der Keim des Forelleneies. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. IX. 1873.
- 18) A. GOETTE, II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei, ebend. Bd. X. 1874.
- 19) A. GOETTE, III. Über die Entwicklung des Centralnervensystems der Teleostier, ebend. Bd. XV. 1878.
- 20) A. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
- 21) A. LEREBoullet, Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la truite, du lézard et du limnée. Annales des sciences naturelles. Serie IV. T. XVI. 1861.
- 22) A. LEREBoullet, Recherches d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'ecrevisse. 1853.
- 23) C. VOGT, Embryologie des Salmones. 1842.
- 24) H. RATHKE, Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. II. Th. Blennius viviparus. 1833.
- 25) E. HAECKEL, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. IX. 1875.
- 26) HENNEGUY, Formation of the Embryonic Layers in the Trout. Journal of the R. Microscopical Society. Bd. III.
- 27) BALFOUR and PARKER, On the structure and development of the Lepidosteus. Transactions of the R. society London. Vol. XXXIII.
- 28) F. BALFOUR, A preliminary account of the development of the Elasmobranch fishes. Quarterly Journal of Microscopical Science. 1874.
- 29) F. BALFOUR, A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. 1878.
- 30) J. RADWANER, Über die erste Anlage der Chorda dorsalis. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wiss. zu Wien. Bd. LXXXIII, III. Abth. 1876.
- 31) SCHENK, Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wiss. zu Wien. 1867.
- 32) E. KLEIN, Observations on the early development of the Common Trout. Quarterly Journal of Microscopical Science. New Series. Bd. XVI. 1876.
- 33) STRICKER, Untersuchungen über die Entwicklung der Bachforelle. Wiener Sitzungsberichte. Bd. LI, Abth. II. 1865.
- 34) W. SALENSKY, Entwicklungsgeschichte des Sterletts (Russisch). Arbeiten der Gesellschaft der Naturforscher zu Kasan. Bd. VII. Liefg. 3.
- 35) O. SCHULTZE, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Batrachier. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXIII. 1884.

- 36) SCHAPRINGER, Über die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen. Wiener Sitzungsberichte. Bd. LXIV. Abth. II. 1871.
- 37) R. REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. 1855.
- 38) A. MILNES MARSHALL, On the early stages of development of the nerves in birds. The Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XI. 1877.
- 39) A. MILNES MARSHALL, The development of the cranial nerves in the chick. Quarterly Journal of Microscopical science. Vol. XVIII. 1878.
- 40) M. SAGEMEHL, Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven. (Inaugural-Dissertation Dorpat.) 1882.
- 41) A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.
- 42) K. E. VON BAER, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. 1828.
- 43) CH. VAN BAMBEKE, Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie. Bd. I.
- 44) RABL-RÜCKHARD, Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1852.
- 45) W. HIS, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1875.

---

## Erklärung der Abbildungen.

---

### Tafel XVIII—XXI.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

- G* Grenze der Keimblätter,  
*Ds* Deckschicht,  
*Ec* Ektoderm,  
*p.En* primäres Entoderm,  
*En* definitives Entoderm,  
*Ms* Mesoderm,  
*PbK* Kerne des sogenannten »Parablast«,  
*PbZ* Zellen des Parablast,  
*HAx* hinterer Achsenstrang,  
*vAx* vorderer Achsenstrang,  
*Rw* Randwulst,  
*Sk* Schwanzknospe,  
*Mw* Medullarwulst,  
*Rf* Rückenfurche,  
*Cz* centrale Zellen des Kieles,  
*HG* Gruben im Hinterhirn,  
*Hh* Hinterhirnanlage,

- Vh* Stelle der Gruben der Vorderhirnanlage,  
*VhA* Vorderhirnanlage,  
*Mh* Stelle der Gruben der Mittelhirnanlage,  
*MhG* Gruben des Mittelhirnes,  
*Mr'* Rest der Medullarrinne,  
*Ab* Augenblasenanschwellungen,  
*Ch* Chorda,  
*Gl* Ganglienleiste (SAGEMEHL),  
*Go* Gehörorgananlage,  
*SchS* Schlundsegment.

Die abgebildeten Schnitte sind an den Flächenbildern seitlich durch Nummern auf den entsprechenden Körperregionen notirt.

---

Taf. XVIII.

Die Flächenbilder Fig. 1 bis Fig. 10 entsprechen einer Vergrößerung von 18,5. Fig. 11 und 12 Vergr. 20.

- Fig. 1. Keimscheibe von *Salmo salar*, vom 8. bis 10. Entwicklungstage. Schild ungefähr 0,9 mm Länge. *Rw* Randwulst.
- Fig. 2. Keimscheibe desselben, vom 9. bis 10. Entwicklungstage, Schild 1,15 mm Länge.
- Fig. 3. Embryo desselben vom 10. Tag. 1,32 mm Länge.
- Fig. 4. Embryo desselben vom 10. bis 11. Tag. 1,34 mm Länge.
- Fig. 5. Embryo desselben vom 12. Tage, 1,7 mm Länge. *I* Ovale Verbreiterung der Medullarrinne. Regionen des primären Vorder- und Mittelhirnes. *II* Rhomboidale Verbreiterung der Medullarrinne. Region des Hinterhirnes. *III* Rückenmarksregion der Medullarrinne. Rumpfabschnitt. *HG* Stelle der Gruben des Hinterhirnes.
- Fig. 6. Embryo von *Salmo fario* des 11. Tages. 1,5 mm Länge. Nach einem Alkoholpräparat. *HG* Gruben des Hinterhirnes.
- Fig. 7. Embryo von *Salmo salar* vom 12. Tage. 1,72 mm Länge. *Vh* Stelle der Gruben des primären Vorderhirnes.
- Fig. 8. Embryo desselben vom 13. Tage. 1,9 mm Länge. *Vh* Stelle der Gruben des primären Vorderhirnes. *Mh* Gruben des Mittelhirnes, *Hh* des Hinterhirnes.
- Fig. 9. Embryo desselben vom 13. Tage. 2,2 mm Länge. Der Randwulst dieses Stadiums erreicht den Äquator der Dottersphäre.
- Fig. 10. Embryo des 14. Tages. 2,3 mm Länge. *Ab* durchschimmernde Augenblasen.
- Fig. 11. Vorderer Theil eines Embryo von *Chondrostoma nasus* vom 4. Entwicklungstage. *HG* Gruben des Hinterhirnes.
- Fig. 12. Embryo vom Hecht. 1,4 mm Länge. *HG* Gruben des Hinterhirnes.

## Taf. XIX.

Alle Figuren sind Querschnitte von Embryonen von *Salmo salar* unter einer Vergrößerung von 160 gezeichnet.

- Fig. 13. Schnitt aus der Schwanzknospengengegend eines Embryo von 1 mm Länge (etwas älter als der Embryo Fig. 1). *Ds* Deckschicht, *PbK* Kerne des Parablast.
- Fig. 14. Einer der nächst nach vorn liegenden Schnitte. Zu beiden Seiten des hinteren Achsenstranges *HAx* erscheinende Keimblättergrenzen *G*, *Ec* Ektoderm, *pEn* primäres Entoderm.
- Fig. 15. Ein etwas nach vorn liegender Schnitt desselben Stadiums zeigt das Zusammenfließen der beiderseitigen Keimblättergrenzen. *VAx* vorderer Achsenstrang.
- Fig. 16. Aus der Gegend der Rückenfurche eines der Fig. 2 entsprechenden Stadiums.
- Fig. 17. Aus der Gegend des vorderen zugespitzten Endes eines der Fig. 3 entsprechenden Stadiums.
- Fig. 18. Aus dem hinteren Drittel der Körperlänge desselben Embryo. *Mp* Mesodermlplatten, *Cz* eingefaltete centrale Zellen des Kieles.
- Fig. 19. Aus dem breitesten Theil des Körpers eines Stadiums wie Fig. 4. *MR* Medullarrinne.
- Fig. 20. Aus der ovalen Verbreiterung der Medullarrinne eines Stadiums wie Fig. 5. Die eingefalteten Zellen der oberen Schichten der Medullarplatte *Cz* sind am Präparate stärker gefärbt, wie dieses sehr oft zu beobachten ist.
- Fig. 21. Aus der Augenblasengegend eines mittleren Stadiums zwischen Fig. 4 und 5. *Ab* Augenblasenanschwellungen.

## Taf. XX.

Alle Figuren sind Querschnitte durch *Salmo salar*-Embryonen, unter einer Vergrößerung von 160 gezeichnet.

- Fig. 22. Aus der Augenblasengegend eines Stadiums wie Fig. 7.
- Fig. 23 und 24. Zwei Querschnitte aus dem hinteren und vorderen Theil des Rumpfes eines der Fig. 8 entsprechenden Stadiums. Die centralen Zellen des Kieles beider Präparate sind stärker gefärbt, was an die Zeichnungen von CALBERLA erinnert.
- Fig. 25. Aus der Hinterhirnregion desselben Stadiums. *HG* Die Gruben der Hinterhirnregion.
- Fig. 26. Aus der Mittelhirnregion desselben Stadiums in der Gegend der Gruben *MG* dieser Region.
- Fig. 27. Aus der Augenblasengegend desselben Stadiums. *Ab* Augenblasenanschwellungen.
- Fig. 28. Querschnitt durch das zugespitzte vordere Ende desselben Stadiums.
- Fig. 29. Aus der Mitte des Rumpfes eines Stadiums wie Fig. 9.
- Fig. 30. Aus der Mittelhirnregion desselben Stadiums. *VAx* vorderer Achsenstrang. Der Schnitt entspricht bezüglich der Gegend Fig. 26.
- Fig. 31. Aus der Augenblasengegend desselben Stadiums. *Mr'* Rest der Medullarrinne.

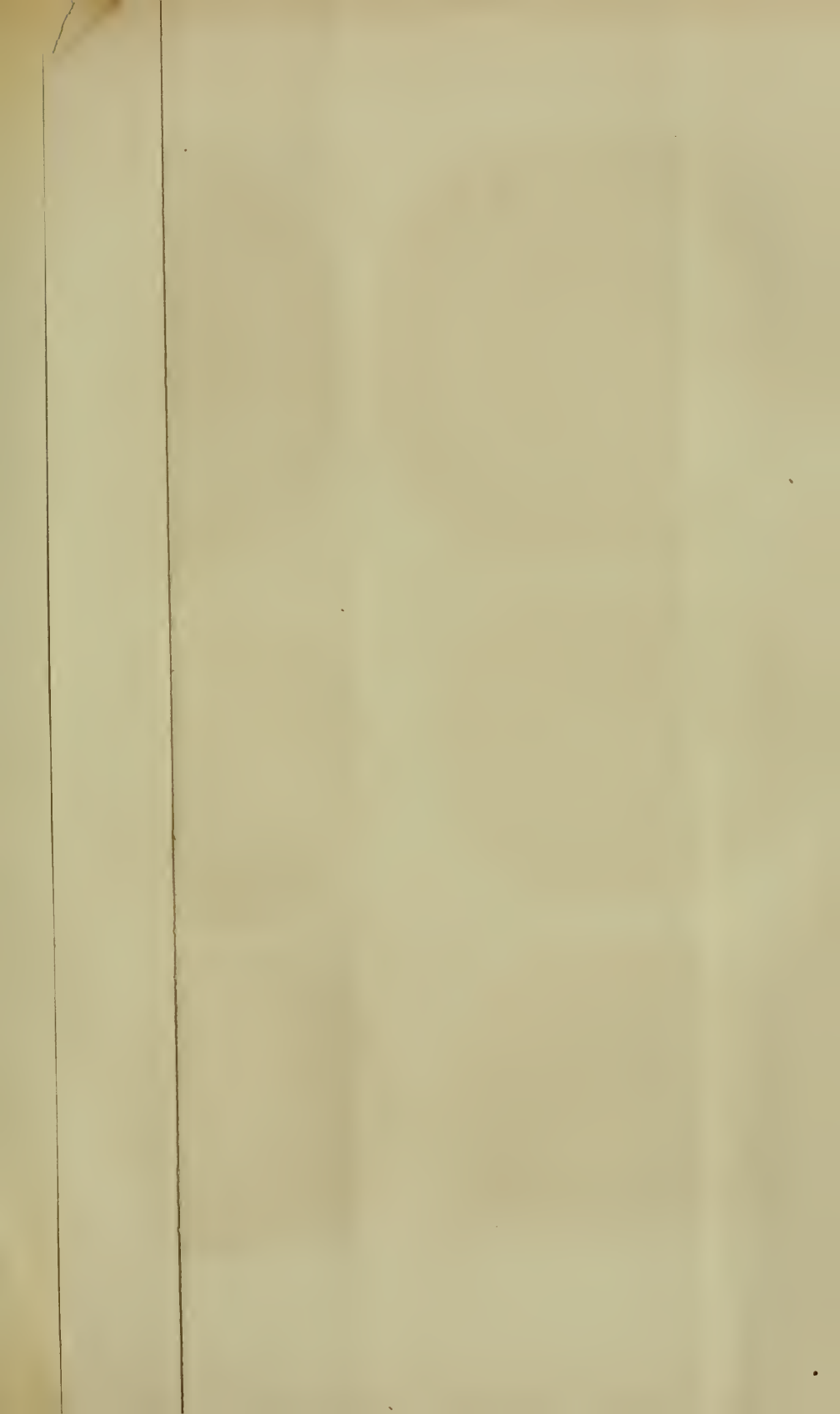


Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8



Fig. 9



Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12





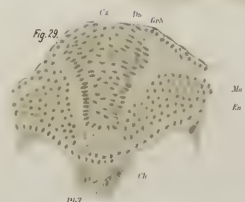
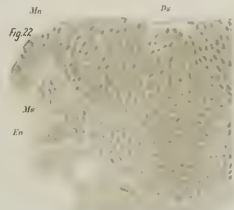
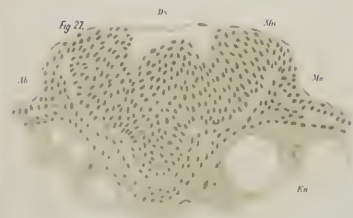
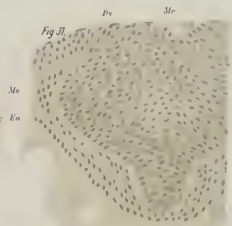
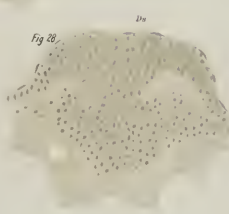
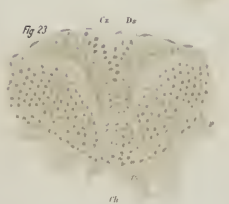
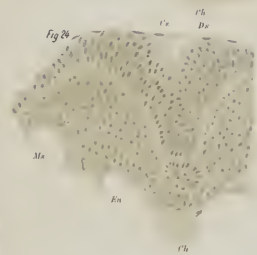
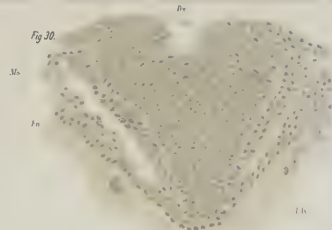
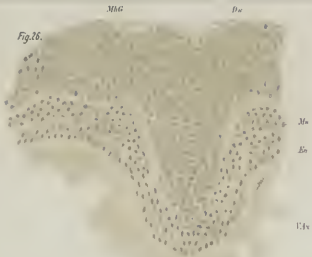
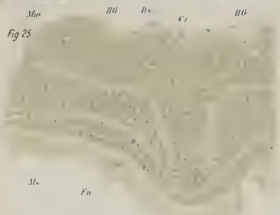
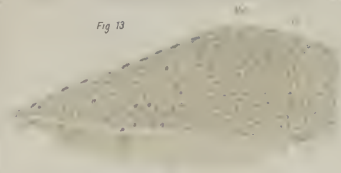


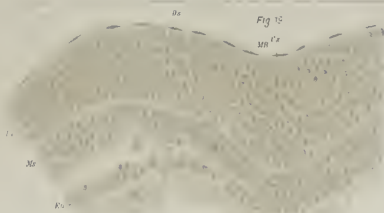


Fig 13



PhK

Fig 15

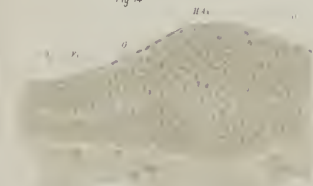


Γ1x

Fig 18



Fig 14



pKu

Fig 17



Fig 16



Fig 15



Fig 21

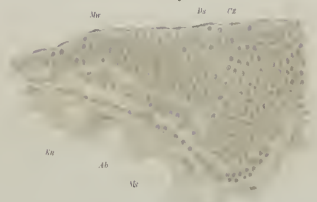
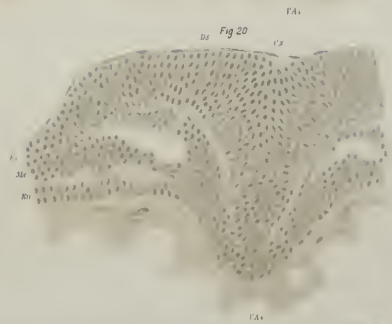
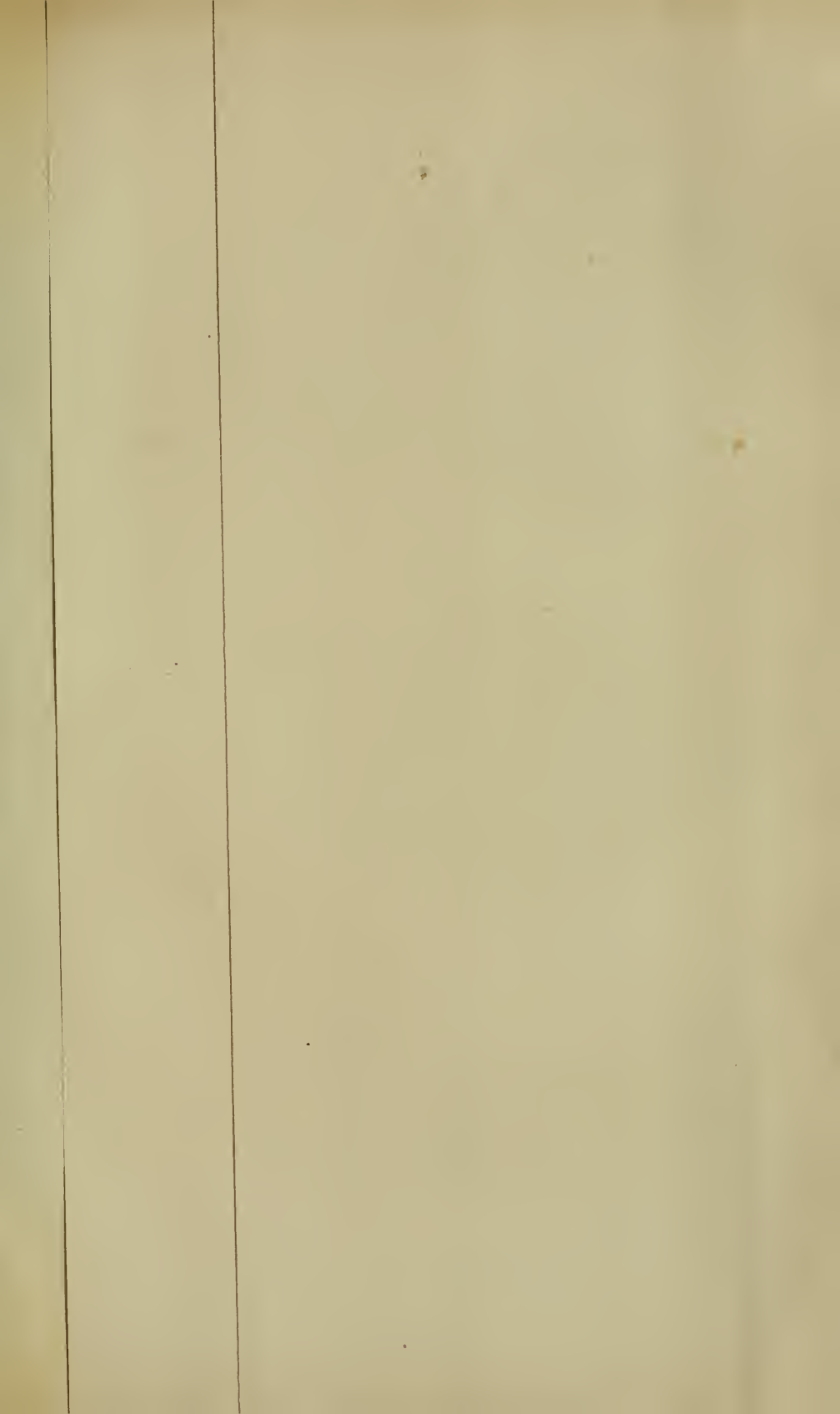
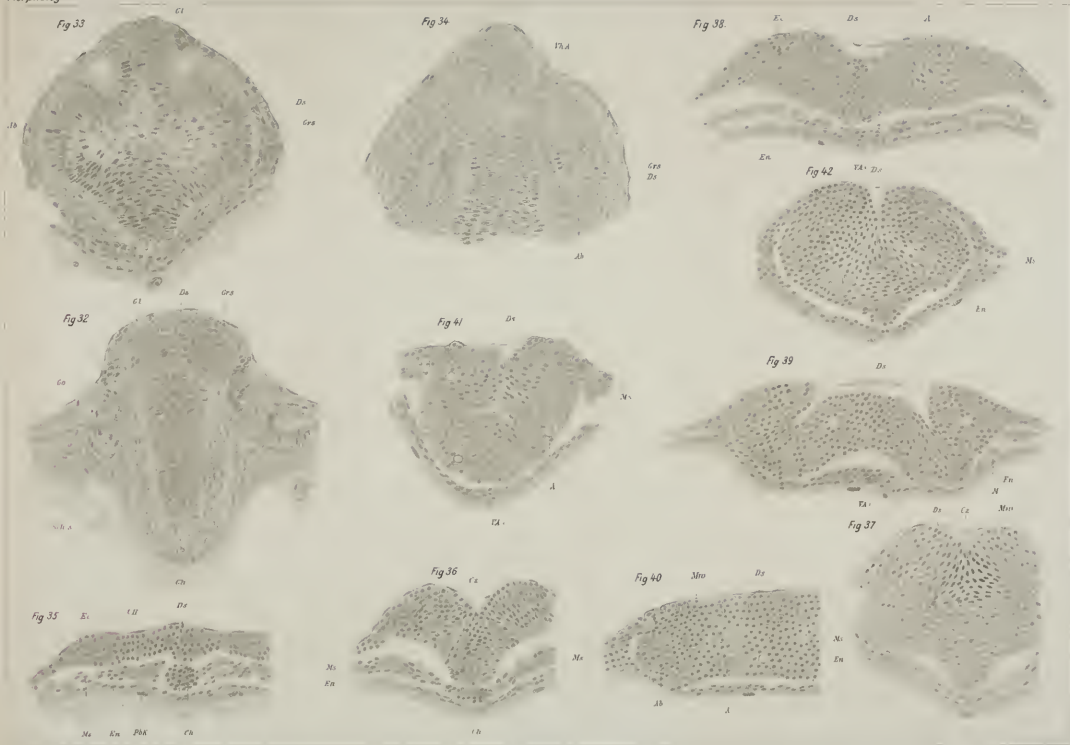


Fig 20







Taf. XXI.

Die Fig. 32 und 33 sind unter einer Vergrößerung von 160 gezeichnet, die Fig. 35 bis 42 unter einer Vergrößerung von 95.

- Fig. 32. Querschnitt durch das Hinterhirn eines Stadiums, wie Fig. 10 in der Gegend der Gehörorgananlage *GO*. *Gl* Ganglienleiste (SAGEMEHL), *Ch* Chorda, *SchS* Schlundsegment. Das zweischichtige Integument besteht aus der Deckschicht *Ds* und einer Grundschrift *Grs*.
- Fig. 33. Querschnitt aus der Augenblasengegend desselben Stadiums. *Gl* Ganglienleiste.
- Fig. 34. Horizontalschnitt desselben Stadiums, zeigt die Ausbreitung der Augenblasen nach hinten. *VhA* kurzer Vorderhirnabschnitt, welcher vor den Augenblasen liegt.
- Fig. 35. Querschnitt durch die Hinterhirnregion eines Chondrostoma-Embryo wie Fig. 11. *HG* Gruben des Hinterhirnes.
- Fig. 36. Aus der Hinterhirnregion eines viel späteren Stadiums.
- Fig. 37. Querschnitt aus der Augenblasengegend eines Stadiums von Chondrostoma am Schlusse des Einfaltungsprocesses. *Cz* sehr deutlich wahrnehmbare eingefaltete Zellen der oberen Schicht des Ektoderms.
- Fig. 38. Querschnitt durch die Mittelhirnregion eines Embryo vom Hecht<sup>1</sup>.
- Fig. 39. Querschnitt aus derselben Gegend eines älteren Hechtembryo.
- Fig. 40. Die linke Hälfte eines Querschnitts aus der Augenblasengegend desselben Embryo. *Ab* Augenblasenanschwellungen.
- Fig. 41. Querschnitt aus der Mittelhirnregion eines späteren Stadiums.
- Fig. 42. Querschnitt aus der Augenblasengegend eines Hechtembryo in späteren Stadien des Einfaltungsprocesses der Medullarplatte.

---

<sup>1</sup> Die runden Lücken *A* auf den Querschnitten von Hechtembryonen waren auf allen von mir untersuchten Exemplaren zu beobachten, ihre Anordnung lässt keine Regelmäßigkeit erkennen. Es sind keine Kanäle, sondern abgeschlossene Räume, und sind nicht als pathologische Erscheinungen zu deuten, da ich bei sehr geringem Verlust meine Fische bis zur Resorption des Dottersacks beobachten konnte. Solche Lücken habe ich mitunter an Forellenembryonen beobachtet und konstant an *Coregonus albula*-Embryonen.