

Zur Kenntnis des Parablastes und der Keimblätterdifferenzierung im Ei der Knochenfische.

Von

Waclaw Berent.

Mit Tafel XVI—XVIII und 4 Figuren im Text.

Die ersten Entwicklungsprozesse der Knochenfische waren Gegenstand zahlreicher Untersuchungen und vieler Kontroversen. Die Streitpunkte, um die es sich hier hauptsächlich handelt, treten schon in scharfer Form bei den ersten Embryologen zu Tage.

Nach CARL ERNST VON BÄR (3) sondert sich das Blastoderm in ein seröses und ein Schleimblatt, von dem sich dann das zwischenliegende Gefäßblatt differenziert. Abgesehen von dem Mechanismus dieser Sonderung läßt sich derselbe Grundgedanke bei den meisten Forschern finden; so bei RATHKE (67), REMAK (69), RIENECK (70), STRICKER (75), WEIL (79), OELLACHER (61), HIS (35), HOFFMANN (39), GÖTTE (24), HAECKEL (26), KINGSLEY und CONN (46), ZIEGLER (83), GORONOWITSCH (23), v. KOWALEWSKI (49), RYDER (72), HENNEGUY (30) und WILSON (82).

LEREBOULLET (54) fand unter dem Blastoderm eine protoplasmatische feinkörnige Masse mit unregelmäßig eingestreuten Kernen. Aus dieser Lage („feuille muqueux“ von LEREBOULLET, später „Parblast“ von KLEIN, „couche intermédiaire“ von BAMBEKE's) soll sich das Darmblatt bilden. Dieser Schilderung schließen sich, außer KLEIN (47) und VAN BAMBEKE (6), KUPFFER (51), OWSIANNIKOW (62), VAN BENEDEN (9), BROOK (13) und LWOFF (59) an.

Das Jahr 1894 brachte zwei Arbeiten, in welchen die beiden entgegengesetzten Standpunkte aufs energischste verteidigt werden. ZIEGLER (86) stellt seine früheren Beobachtungen bei den Teleostiern und Selachiern zusammen und spricht den Dotterkernen

jede Beteiligung beim Aufbau des Embryos ab. Dies soll auch als vorläufige Mitteilung für die Vögel gelten. Dieser Forscher hofft, daß es der Lehre über den Anteil der Merocyten (Dotterkerne) beim Aufbau des Embryos ebenso gehen werde, wie es der von der freien Entstehung dieser Kerne im Parablast ergangen ist: neue Beobachtungen werden ihr alle Stützpunkte entziehen.

Gleichzeitig erschien eine Arbeit von LWOFF (59), in welcher das Entoderm der Selachier und Teleostier aus dem Parablast abgeleitet wird. Der Autor geht sogar an Hand seiner vergleichenden Untersuchungen so weit, daß er die Bildung des Darmblattes durch Gastrulation bei allen Wirbeltieren leugnet.

Was die Salmoniden im Speziellen betrifft, so sind sie, dank der Leichtigkeit, mit welcher das Material beschafft werden kann, beinahe zum klassischen Untersuchungsobjekt geworden. Eine ganze Reihe von Forschern haben Lachs und Forelle untersucht. Es seien hier von den neueren HIS, OELLACHER, KLEIN, GÖTTE und vor allem ZIEGLER, HOFFMANN und HENNEGUY genannt. Trotzdem blieben noch die wichtigsten Punkte streitig, und wenn man auch wenige thatsächliche Angaben zu Gunsten dieser oder jener Auffassung anführen kann, so ist jede in dieser Richtung aufgenommene Untersuchung berechtigt und begründet, zumal die Frage so eng mit der Gastrulationsfrage zusammenhängt.

Ich will nicht versäumen, gleich an dieser Stelle zu bemerken, daß ich dem bekannten Untersucher der Forellenentwicklung HENNEGUY (27—30) in vielen Punkten beipflichten muß; was aber das spätere Schicksal des Parablastes anbelangt, so lassen die HENNEGUY'schen Angaben viel zu wünschen übrig. Beweisende Bilder der Ablösung der Zellen fehlen, und die nicht gerade gerechtfertigten hypothetischen Vermutungen des Autors über die Ausstoßung nukleärer Parablastkügelchen gaben schon Anlaß zu Mißverständnissen.

Was die Bildung des Darmblattes anbelangt, so weiche ich prinzipiell von HENNEGUY ab: erstens darin, daß ich die Forelle in der Bildung des Darmblattes nicht allen Wirbeltieren gegenüberstelle (was außer HENNEGUY auch OELLACHER [61] thut), sondern hier wie überall das einschichtige (nicht 3—4-schichtige) Auftreten desselben behaupte; zweitens bildet sich das Darmblatt nach meiner Erfahrung nicht durch Abspaltung von der sekundären Schicht, sondern durch sehr frühzeitige Differenzierung.

Beim Studium dieser feinen Verhältnisse kommt es sehr auf die Fixierungsmethode an. Dieselbe soll nicht nur die histologischen Verhältnisse schonen, sondern auch die Zellgrenzen mög-

lichst hervortreten lassen. Die hier zur Anwendung gekommene Fixierung hat, wie ich glaube, diesen Vorteil. — Die künstlich nach russischer Methode befruchteten und in einem gewöhnlichen Fischbrutapparat gezüchteten Forelleneier wurden in einem Gemisch von konzentrierter wässriger Sublimatlösung und Eisessig (80 T. konzentrierter wässriger Sublimatlösung auf 20 T. Eisessig) fixiert, langsam in steigenden Alkohol von 30—70 Proz. übertragen, dann im 80-proz. Jodalkohol ausgewaschen. Hier wurde die Keimscheibe sorgfältig mit einem Rasiermesser abgeschnitten, in 80-, 90-proz. bis absoluten Alkohol übergeführt, mittelst Xylols in Parafin gebracht, eingebettet und auf gewöhnliche Weise in Schnittserien zerlegt. Die Aufklebung der Schnittbänder geschah mit destilliertem Wasser. Als Färbungsmittel (Durchfärbung und Schnittfärbung) wurden Boraxkarmin und Hämalaun gebraucht. Der letztere Farbstoff ist vorzuziehen.

Sollte der umfassenden Litteratur auf entsprechende Weise Rechnung getragen werden, so würden die Besprechungen fremder Angaben einen viel größeren Raum in Anspruch nehmen, als der beschränkte Rahmen dieser Mitteilung gestattet. Um die Arbeit nicht allzu sehr mit Citaten zu überladen, muß ich mich nur auf eingehende Besprechung neuerer Angaben beschränken, die teils im Widerspruch zu dem hier Mitgeteilten stehen, teils als Bekräftigung desselben dienen können.

Die Untersuchungen wurden im zoologischen Laboratorium der Universität Zürich unter Leitung des Herrn Prof. Dr. ARNOLD LANG ausgeführt. Dem hochgeehrten Lehrer erlaube ich mir an dieser Stelle meinen bleibenden Dank auszusprechen. Dankbar verpflichtet bin ich ferner dem Herrn Prof. Dr. PH. STÖHR, welcher mir gestattete, die Serien der Forellenentwicklung aus der Sammlung des Anatomischen Institutes zum Vergleiche zu benutzen.

I. Anteil des Parablastes beim Aufbau des Embryo.

Seitdem LEREBoullet (54) unter der Keimscheibe der Knochenfische eine feinkörnige protoplasmatische Masse mit eingestreuten Kernen entdeckt hat, gab dieselbe Anlaß zu allen möglichen Deutungen. Es wurde schon erwähnt, daß dieser Forscher und nach ihm VAN BAMBEKE (6), KUPFFER (51), KLEIN (47), OWSIANNIKOW (62) und LWOFF (59) das Darmblatt von dieser protoplasmatischen Lage ableiten. VAN BENEDEN (9) und BROOK (13)

lassen die ganze untere Schicht (Mesoderm plus Entoderm) auf diese Weise sich bilden. Für ZIEGLER (84), GORONOWITSCH (23), WENKENBACH (80) spielt der Parablast nur eine ernährende Rolle. Einige ältere Forscher, wie C. E. VON BÄR (3), BAUMGARTNER (7), MAX SCHULZE (76) und FILIPPI (20) vermuten, daß aus den Dotterkernen das Blut entstehe. C. VOGT (78), nach welchem sich übrigens jede Zelle des Embryo in Blutzelle umwandeln kann, sah nach der Differenzierung der Organe eine hämatogene Zellenlage über dem Dotter, die aber nicht aus Dotter entstehen soll. KUPFFER (51 a) sah ferner auf dem Dotter Zellen, die sich zu Blutzellen umwandeln sollen. Diese Vermutungen glaubt in letzter Zeit HUGO GENSCH (21) bestätigen zu können; er schreibt den Dotterkernen die ausschließliche Funktion der Blutbildung zu und beansprucht sogar für diese Gebilde den Namen Hämatoblasten.

Über die Genese des Parablastes verdanken wir die ersten Angaben AGASSIZ und WHITMAN (1), denen sich einstimmig KINGSLEY und CONN (46), v. KOWALEWSKI (49), HOFFMANN (43) in seiner letzten Arbeit, WILSON (82) und HENNEGUY (30) angeschlossen haben. Die Segmente, die am Anfang mit ihrer Basis im Zusammenhang mit dem Nahrungsdotter bleiben, teilen sich äquatorial; die obere Zelle schnürt sich ab, während die untere samt ihrem Kern mit dem Dotter im Zusammenhang bleibt: ein Vorgang, der sich auf der ganzen Bodenfläche der Keimscheibe (KOWALEWSKI) oder nur an ihrem Rande abspielt. Die Ansicht über die endogene Entstehung der Kerne darf wohl heute als überwundener Standpunkt gelten¹⁾.

a) Das Verhalten des Parablastes bei der Furchung.

Ich beginne die Schilderung vom 3. Tage nach der Befruchtung: Die sich furchende Keimscheibe liegt auf einer feinkörnigen

1) Nach der seltenen Einstimmigkeit betreffs dieses Punktes bei den letzten Autoren und nach den schönen und beweisenden Bildern ist es jedenfalls sonderbar, wenn Mc INTOSH und PRINCE (60) 1890 die endogene Entstehung der Kerne als möglich erachten. Sie schreiben darüber folgendes: „Observations do not strongly support the view that the nuclei of the periblast migrate from the archiblast, but probably they arise in the periblast itself.“ — Um eine „Migration“ handelt es sich, wie man aus dem eben Erwähnten sieht, nicht. Im übrigen scheinen sie die HENNEGUY'schen und HOFFMANN'schen Arbeiten (30 und 43) nicht zu kennen. Die Untersuchungen von KOWALEWSKI werden zu wenig berücksichtigt. Die WILSON'sche Arbeit ist ein Jahr später erschienen.

protoplasmatischen Masse, der vielbesprochenen intermediären Schicht. Dieselbe ist nach unten mit Dotterpartikelchen stark überladen; allmählich erhalten die Dotterpartikelchen Übergewicht gegenüber dem protoplasmatischen Teile; es treten große blasenartige Vakuolen auf; die Dotterpartikelchen werden zu Dotterklumpen; noch näher dem Centrum stellt der Dotter eine homogene, kompakte Masse dar. In der intermediären Schicht selbst lassen sich deutlich zwei Teile unterscheiden: ein peripherer, am Rande des Eies liegender, breiter Saum und eine centrale, dünne Partie (Taf. XVI, Fig. 1). VAN BAMBEKE und HENNEGUY haben diesen Unterschied hervorgehoben und nennen den breiten Saum „bourellet- oder zone périphérique“. Den dünnen centralen Teil beschreibt VAN BAMBEKE von Anfang an als eine strukturlose Lamelle, welche den Dotter von der Keimscheibe trennt. Dieses paßt wohl auf das Stadium, auf welchem er die intermediäre Schicht gesehen hat, nicht aber auf frühere. Fig. 1 läßt erkennen, daß die centrale Partie nichts weiter ist, als ein verschmälertes Teil der Randverdickung, die genau dieselbe Struktur hat, was auch AGASSIZ und WHITMAN und WILSON schildern. Bei der Forelle lassen sich ferner in dem centralen Teile ruhende Kerne nachweisen, während in der Randverdickung beinahe ausschließlich Kernteilungsfiguren vorkommen. Die Mitosen stehen oft so dicht aneinander, daß man die, einer jeden Spindel zukommenden, Centrosomen schwer auseinanderhalten kann (Taf. XVI, Fig. 2). Die sehr selten vorkommenden ruhenden Kerne zeigen in der Randverdickung strahlige Anordnung des Protoplasmas.

In der intermediären Schicht lassen sich weiter andere Elemente finden, die sich scharf von der körnigen Grundmasse abheben und welche alle zu der Kategorie der Fett- und Dotterkonkretionen zu rechnen sind. Einige derselben wurden von den Autoren hier und da in den Abbildungen mitgezeichnet und von HENNEGUY im ovarialen Ei eines Gymnotus beschrieben. Dieselben lassen sich auch sehr deutlich im Parablast nachweisen.

Fig. 3 zeigt eine Reihe solcher Gebilde; es sind kugelige Gebilde, welche stark lichtbrechende Körner enthalten. Die Körner sind, wie aus dem Vergleich der unter *a*, *b* und *c* abgebildeten Kugeln sich ergibt, von verschiedener Größe und Zahl; oft sind sie so dicht in einer Kugel zusammengehäuft, daß man die Konturen der einzelnen nicht mehr zu unterscheiden vermag. Nicht selten sieht man auch einen Kern in der Kugel (*d*). — Alle diese Gebilde sind offenbar in verschiedenem Grade zusammengefllossene

Fettkugeln; als solche verraten sie sich durch ihr starkes Brechungsvermögen und ihr Verhalten gegenüber Reagentien. Daneben kommen auch Dotterpartikelchen vor, welche sich von den übrigen Einschlüssen durch ihr mattes Aussehen, geringe Brechungs-fähigkeit, sowie durch ihre intensive Färbbarkeit unterscheiden (*e*).

Man wird sofort eine vollständige Homologie zwischen diesen Gebilden und den von BALFOUR im weißen Dotter des Hühnchens beschriebenen Elementen erkennen. Das unter *e* abgebildete Gebilde entspricht den im gelben Dotter des Hühnchens vorgefundenen Elementen.

Zur intermediären Schicht zurückkehrend, sei gleich erwähnt, daß von ihrer Randverdickung hauptsächlich die Nachfurchung vor sich geht. Weder OELLACHER noch KLEIN, die die Furchung des Forelleneies studierten, haben dieselbe beobachtet; HENNEGUY sah in seiner „zone périphérique“ Erhebungen mit einem von strahliger Struktur des Protoplasmas umgebenen Kern und schließt mit Recht, daß sich vom Parablast Zellen loslösen, um sich an den Keim anzuschließen. Direkte Ablösung, mit einer mitotischen Kernteilung verbunden, wurde bei der Forelle nicht gesehen, und doch tritt der Vorgang vielleicht noch deutlicher zu Tage, als es KOWALEWSKI (49) für den Goldfisch und HOFFMANN (43) für den Lachs schildern. Fig. 5 (Taf. XVI) zeigt bei der Forelle vier nebeneinander liegende Zellen, die alle Stufen dieser Abfurchung erkennen lassen. Die Abbildung spricht für sich selbst, so daß ein weiteres Verweilen bei diesem Punkte überflüssig erscheint.

Gegenüber KOWALEWSKI muß ich mit HOFFMANN betonen, daß in diesem Stadium kein Unterschied zwischen den abgefurchten Zellen und den eigentlichen Blastodermzellen festzustellen ist. Zwar ist die intermediäre Schicht nach unten zu dunkler und grobkörniger, als das Protoplasma der Blastodermzellen, doch ist der Übergang ein so allmählicher, daß man hier keine scharfe Grenze ziehen kann; öfter erscheint der obere Teil einer sich abfurchenden Zelle heller, der untere dunkler, wie überhaupt die Färbungsmerkmale eine sehr unbeständige Eigenschaft waren. Übrigens gesteht auch KOWALEWSKI zu, daß die Verschiedenheit nur sehr kurze Zeit sich bemerken läßt, und daß man später nicht sagen kann, welche die primäre Blastodermzelle und welche die abgefurchte ist. Der Vorgang der Abfurchung ist, versteht sich, nicht auf allen Schnitten des betreffenden Stadiums zu sehen, öfters sind auf der ganzen Länge alle Zellen vom Dotter abgelöst und die neue Nachfurchung ist noch nicht vorbereitet. Am besten

sieht man den Zusammenhang der Blastodermscheibe mit der intermediären Schicht und die Nachfurchung auf tangentialen Schnitten, weil man dort die Randverdickung in ihrer ganzen Ausdehnung trifft (Taf. XVI, Fig. 7 und 8).

HENNEGUY sah bei der Forelle im centralen Teil kein Parablast, sondern nur, wie VAN BAMBEKE, eine strukturlose Lamelle, welche die Segmente scharf vom Dotter trennen soll. Dieses ist indessen nicht richtig. Auf dem Stadium, das gerade der Fig. 62 von HENNEGUY entspricht, und wo die centrale Partie unter schwacher Vergrößerung als strukturlose Lamelle (VAN BAMBEKE) zu sehen ist, habe ich gelegentlich Zellen gefunden, die mit breiter Basis mit dieser Lamelle im Zusammenhang blieben (Fig. 6). Es ist, als ob der Übergang der intermediären Schicht zum Dotter in dieser Zelle selbst beginne; denn ihr unterer Teil ist schon reicher an Dotterpartikelchen, als an Protoplasma. Die strahlige Anordnung derselben läßt sich auch nach unten zwischen den Dotterteilen verfolgen. Der Mangel an Protoplasma ist wohl die einzige Ursache, warum von hier aus sehr spärlich Zellen abgefurcht werden. Diesem Umstand schreibe ich auch zu, daß in der centralen Partie der intermediären Schicht nur ruhende Kerne angetroffen werden.

In viel späteren Stadien, da, wo sich die Keimblätter zu differenzieren beginnen, sieht man unter der Keimscheibe eine ziemlich starke intermediäre Schicht. Sie wird dann von der Randverdickung aus gebildet, indem sich dieselbe rasch nach dem Centrum hin ausbreitet. Dieses wurde beinahe von allen Forschern, wenn nicht beschrieben, so doch abgebildet.

Eine Ausnahme macht der von M. v. KOWALEWSKI (49) untersuchte *Carassius auratus*. Derselbe unterscheidet sich von der Forelle wie von allen bisher beschriebenen Knochenfischen dadurch, daß hier keine Verbreitung von der Randverdickung stattfindet; die zukünftige intermediäre Schicht bildet sich als Überbleibsel des Protoplasmas nach der Nachfurchung auf der ganzen Bodenfläche des Blastoderms. Ein noch von ihm untersuchter *Macropode* scheint mehr mit allen übrigen Knochenfischen zu harmonieren; er hat eine Randverdickung, aber dafür keine centrale Partie, vielmehr eine Lamelle im Sinne VAN BAMBEKE's, von welcher aus keine Nachfurchung stattfinden soll.

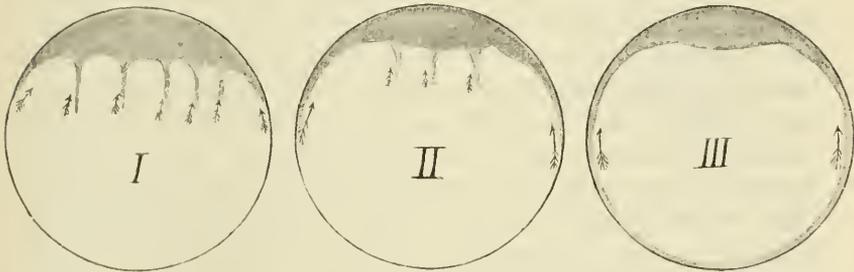
Dieses veranlaßt KOWALEWSKI, zwei Gruppen der Bildung der intermediären Schicht zu unterscheiden. Bei der ersten Gruppe soll die Konzentration des Protoplasmas noch lange nach dem

Auftreten der Horizontalfurche fort dauern; dieselbe schneidet nach oben kaum die Hälfte des zum Aufbau des Embryos nötigen Eiplasmas ab; es tritt daher an der ganzen Bodenfläche des Eies eine Nachfurchung ein. Bei der zweiten Gruppe soll die Konzentration beim Auftreten der ersten Furchung ihr Ende erreicht haben, die Furchung selbst trennt das Blastoderm beinahe vollständig vom Dotter ab (ausgenommen ist eine dünne, kernlose Lage unter dem Blastoderm); die Vermehrung der Zellen geschieht ausschließlich auf Kosten der schon vorhandenen; die intermediäre Schicht soll sich von den Randzellen des Blastoderms am Ende der Furchung bilden. Der Macropode soll eine Übergangsstufe vorstellen, da hier die Furchungsebene an der Stelle der späteren Randverdickung noch Protoplasma übrig läßt, von wo auch die Nachfurchung vor sich geht.

Es existiert ein nicht zu verkennender Unterschied in dem Verhalten des Parablastes zwischen *Carassius* und den übrigen Knochenfischen, doch scheint mir, daß die primäre Ursache der Verschiedenheit nicht in der Schnelligkeit der Konzentration, sondern in der Art und Weise, wie diese geschieht, zu sehen ist. Auch darf man, streng genommen, nicht behaupten, daß die Furchungsebenen das ganze Protoplasma, außer der dünnen centralen Lage von Anfang an von dem Dotter trennen. Berichten doch AGASSIZ und WHITMAN, daß die Randzellen noch lange Zeit mit dem protoplasmatischen Überzug des Dotters in Verbindung bleiben. Sehr deutlich sprechen sich darüber auch CUNNINGHAM (18) und MC INTOSH und PRINCE (60) aus. Dasselbe lassen ferner die Abbildungen von WILSON (Fig. 15, 16, 17) erkennen. — Die intermediäre Schicht soll im zweiten Falle aus den Randzellen des Blastoderms stammen. Zwar spricht auch WILSON von einer „Verschmelzung einiger Blastodermzellen“ oder davon, daß „the marginal cells have been metamorphosed into the periblast wall“, jedoch ist dies nur insofern richtig, als man (auch mit diesem Forscher) im Auge behält, daß diese Randzellen nichts in sich Abgeschlossenes, vom Dotter vollständig Getrenntes darstellen. Sie hängen vielmehr kontinuierlich zusammen mit dem protoplasmatischen Überzug, der durch allmähliche Konzentration die Keimscheibe geliefert hat. Dieser protoplasmatische Überzug (Entoblastrinde, couche corticale) ist nichts anderes als das beim *Carassius auratus* unter dem ganzen Boden der Keimscheibe befindliche Protoplasma.

Der amerikanische Embryologe RYDER (72) machte zuerst

darauf aufmerksam, daß die Keimscheibe nicht bei allen Teleostiern auf gleiche Weise gebildet wird. Beim *Gadus* umgibt das Protoplasma den Dotter und sammelt sich, dem Rande des Eies folgend, zur Keimscheibe, bei einigen Clupeoiden (*Clupea*, *Alosa*, *Pomolobus*) kommen dazu noch kleinere Züge von dem Innern des Dotters. Das Ei der Forelle läßt wegen seiner Größe und Undurchsichtigkeit diese Verhältnisse im Leben nicht durchblicken; wir haben aber soeben konstatiert, daß 1) die Nachfurchung zwar hauptsächlich vom Rande vor sich geht, 2) daß sie aber in der centralen Partie nicht ausgeschlossen ist, 3) daß die centrale Partie sich nachträglich auf Kosten der Randverdickung vergrößert. Diese drei Eigenschaften bezeugen, daß wir es hier mit ähnlichen Verhältnissen in Bezug auf die Keimscheibe zu thun haben wie bei den Clupeoiden. Erinnern wir uns ferner an das Verhalten beim *Carassius*, so haben wir eine Kontinuität der Erscheinung vor uns, und die verschiedene Bildungsweise der intermediären Schicht wird sich leicht auf die verschiedene Richtung der Konzentration des Protoplasmas im Ei zurückführen lassen.



Im ersten Falle dürfte die Konzentration des Protoplasmas vom Dotter in allen Richtungen vor sich gehen (*Carassius auratus*). Im dritten Falle geschieht sie nur in Zügen am Rande der Dotterkugel (die meisten Knochenfische: *Ctenolabrus*, *Merluccius* nach KINGSLEY und CONN (46) und AGASSIZ und WHITMAN (1); *Crenilabrus*, *Tinca* nach JANOŠIK; *Trachinus* nach BROOK (11); *Gadus*, *Trigla* nach CUNNINGHAM (17); *Serranus* nach WILSON (82); *Gadus* nach RYDER (72) und die große Zahl der von MC INTOSH und PRINCE untersuchten Fische). Übergangsstufen werden durch solche Eier repräsentiert, wo zwar das meiste Protoplasma vom Rande zuströmt, wobei aber kleinere Züge von der Mitte, wenigstens am Anfang, nicht ausgeschlossen sind (Fall 2) — hierher: Forelle und nach RYDER: *Clupea*, *Alosa*, *Pomolobus*.

Dieses stimmt vollständig mit dem überein, was wir auch dank anderen Autoren über die Konzentration des Protoplasmas im Ei wissen. So berichtet KOWALEWSKI über den *Carassius auratus* (Fall I), daß das Protoplasma von der Oberfläche des Eies in ganzen Schichten, von dem Innern in Zügen gegen den Keimpol strömt. Nach JANOŠIK (45) und LIST (58) umgibt das Protoplasma den Dotter bei *Crenilabrus* und *Tinca* (Fall III) und sammelt sich erst später an einem Pol. KINGSLEY'S (46) Figuren 9, 10 und 11 veranschaulichen in schöner Weise, wie sich die Keimscheibe durch seitlichen Zufluß bildet. MC INTOSH und PRINCE hatten Eier vor sich, die ebenfalls unter das dritte der hier gegebenen Schemata fallen. Nach ihnen ist das Parablast eine Anhäufung von Protoplasma, welches zu spät an dem animalen Pol angekommen ist, um in die Keimscheibe einbezogen zu werden (60, p. 715). Das, was OELLACHER (61) als protoplasmatisches Maschenwerk unter der Keimscheibe der Forelle (Fall II) beschreibt, samt der hier erwähnten Nachfurchung: — alles dies deutet auf einen geringen Zufluß von der Mitte des Eies¹⁾.

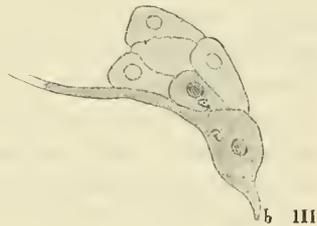
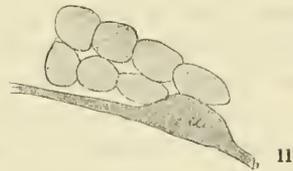
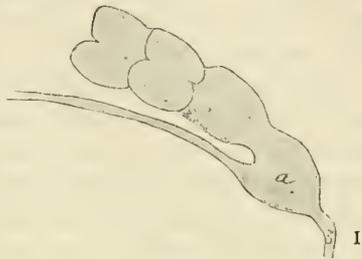
Wo die Konzentration des Protoplasmas wie beim *Carassius* (I), Forelle (II), Macropode (III) noch während der Furchung längere Zeit andauert, kommt es zu einer deutlich ausgeprägten Nachfurchung. Aber auch bei *Ctenolabrus*, nach AGASSIZ und WHITMAN, und *Serranus*, nach WILSON, lassen sich bei der Furchung gewisse Verhältnisse als Nachfurchung deuten. Mit Recht bemerkt HENNEGUY (30), daß zwischen Furchung und Nachfurchung keine scharfe Grenze zu ziehen, und daß der zweite Prozeß als Folge des ersten aufzufassen sei. Er sagt (S. 462): „Les premiers segments se détachent en effet du disque germinatif de la même manière que les cellules parablastiques se séparent du parablast; dans le premier cas, les cellules sont très volumineuses par rapport à la masse parablastique, dans le second cas elles sont beaucoup plus petites.“

Eine Zelle, die von einer solchen abstammt, welche mit dem Protoplasma des Dotters (sei dasselbe unter der ganzen Bodenfläche der Keimscheibe oder nur als Entoblastrinde vorhanden) zusammenhängt, kann als nachgefurchte bezeichnet werden. Auf der

1) Die Sammlung des Protoplasmas zur Keimscheibe kann mit merkwürdigen Kontraktionen des Dotters, wie solche von STRICKER (75), AUBERT (2), LEREBoullet (54), VAN BAMBEKE (6) gesehen und eingehender von RAMSON (66) studiert worden sind, verbunden sein.

WILSON'schen Figur 17 (Schema I) könnte man die von der Zelle *a* stammende Tochterzelle eine nachgefurchte nennen. Darüber wäre kein Zweifel, wenn die Entoblastrinde *b* mächtiger wäre, so daß die Tochterzelle als Knospe erschiene. Wäre z. B. die Randzelle mit der Entoblastrinde dunkler gefärbt, etwa wie der Parablast der Forelle, so könnte man mit noch mehr Berechtigung ihre Tochterzelle als nachgefurcht bezeichnen. Dieses Verhalten haben wir auf dem Stadium der zweiseichtigen Keimscheibe bei *Ctenolabrus* — AGASSIZ und WHITMAN — (Schema II und III). Und trotzdem behaupten die Autoren, daß bei diesem Fische keine Nachfurchung existiere.

Sie sprechen von Parablast überhaupt dann, wenn er sich vollständig vom Blastoderm gesondert hat. Daß sie aber mit ihrer Deutung nicht gut verstanden wurden, bezeugt schon der Umstand, daß KOWALEWSKI nur auf Rechnung dieser Autoren manchen Fischen die Nachfurchung abspricht, HENNEGUY (p. 469) sie im Gegenteil unter denjenigen Forschern citiert, die das Entoderm vom Parablast ableiten.



b) Das weitere Schicksal des Parablastes.

Bei *Carassius* kommen nach beendeter Furchung die Kerne der intermediären Schicht zur Ruhe; bei der Forelle tritt, wie bereits HENNEGUY richtig hervorhebt, diese Erscheinung noch vor dem Schlusse der Furchung ein. Die strahlige Anordnung des Protoplasmas um die Kerne verschwindet bald; einige Zeit haben dieselben das Aussehen wie in Fig. 1 in der centralen Partie; bald wachsen sie jedoch zu größeren Gebilden an und, was das Wichtigste ist, vermehren sich weiter direkt durch einfache Fragmentation.

Diese sind die wahren Kerne der intermediären Schicht, wenigstens werden sie meistens als solche beschrieben. Daß dieselben sich früher indirekt teilen, haben AGASSIZ und WHITMAN, RAUBER, KOWALEWSKI, HOFFMANN, KINGSLEY und CONN, WILSON und HENNEGUY gesehen. Der direkte Teilungsmodus wird von allen Autoren erkannt.

Die Dottereinschlüsse, die früher spärlich in der körnigen Masse des Parablastes vorhanden waren, kommen jetzt immer reichlicher vor und werden von da an samt den sich loslösenden Zellen ins Blastoderm übergeführt. Für dieses Stadium könnte man die Definition VAN BAMBEKE's beibehalten, nach der die intermediäre Schicht eine Einheit „de moindre dignité“ ist. Und zwar nicht nur in Bezug auf das Blastoderm, sondern auch bezüglich ihrer früheren Beschaffenheit. KOWALEWSKI redet z. B. erst von diesem Punkte an von einer intermediären Schicht.

Die Membran der Kerne wird permeabel und die Kerne selbst wachsen zu großen Gebilden an, oder, richtiger gesagt, sie quellen auf. Ihr Inhalt besteht aus einer klaren Flüssigkeit, in welcher die Chromatinsubstanz in ungeordneten Fäden mit knotigen Anschwellungen und in Klumpen zerstreut ist. Fig. 14 a (Taf. XVI) stellt einen solchen Kern bei starker Vergrößerung dar. In einigen (sicher nicht in allen) sieht man einen Nucleolus, der, nebenbei gesagt, sehr leicht mit einer knotigen Anschwellung verwechselt werden kann. Man muß zu den stärksten Vergrößerungen greifen, um an der regelmäßigen Umgrenzung und dem mehr homogenen Aussehen solche Nucleolen von knotigen Anschwellungen der Chromatinfäden zu unterscheiden. — Solche Gebilde teilen sich in der Weise, daß ihr Nucleolus dabei in zwei Stücke zerfällt und dann die Einschnürung erfolgt (Taf. XVI, Fig. 13 d und 14 b). Anders liegen die Verhältnisse da, wo sich kein deutlicher Nucleolus nachweisen läßt. Hier scheint eine Ansammlung der Chromatinsubstanz an den Polen die Teilung einzuleiten und eine mittlere Einschnürung sie selbst zu zerlegen. Indessen habe ich nur ein einziges Bild gesehen, welches über die Teilung solcher Kerne einen näheren Aufschluß zu geben vermag (Fig. 9 b). Außer den stärkeren Chromatinfäden, die hier nicht unregelmäßig sind, sondern, wie gesagt, an den Polen auftreten, sieht man von einer Seite die Einschnürung und von derselben einen dunkleren Schatten quer über den Kern, der wohl der Ausdruck einer Verdichtung an dieser Stelle ist. — Endlich kommt ein dritter Teilungsmodus vor, der an eine Art Knospung erinnert. Ofters sieht

man an einem schon zu großen Dimensionen angewachsenen Kerne einen kleinen mit einem Nucleolus versehenen aufsitzen; oft trifft man auch 2—3 solcher Knospen an einem Kerne (Fig. 14 c, d). Als Vorstufe dieses Teilungsmodus dürfte ein in der Fig. 14 e abgebildeter Kern zu betrachten sein, wo man in der Ecke einen von hellerer Zone umgebenen Nucleolus sieht.

So viel wäre in wenigen Zügen über den direkten Teilungsmodus der Kerne der intermediären Schicht zu berichten. Der Vorgang ist hier nicht so deutlich wie bei der indirekten Teilung der Kerne. Man findet oft genug Endresultate der Teilung, aber höchst selten Zwischenstufen. Diesem Umstand ist es wohl zuzuschreiben, daß bei den Autoren so wenig über den Vorgang selbst zu finden ist. Nur HUGO GENSCH hat Ähnliches bei seinen Hämatoblasten abgebildet; doch scheint mir, daß er dabei auch einige Fettkongregationen mit Dotterkernen verwechselt hat.

Die durch direkte Teilung gebildeten Kerne haben mehr oder weniger regelmäßige Umrisse (Fig. 14 b) und bleiben eine Zeit lang unverändert. Ihre größeren Mutterkerne wachsen bald zu Gebilden von riesigen Dimensionen und sonderbarsten Gestalten an; oft sind zwei aufgetriebene Gebilde durch einen dicken Strang miteinander verbunden oder sie sind ganz unregelmäßig zerflossen; die äußeren Konturen sind häufig schon verwischt (in Fig. 14 sieht man sie bloß von einer Seite). Die so zerfallenden Kerne legen sich oft aneinander und verschmelzen (14 g, rechts). So entstehen kolossale, unregelmäßige, intensiv gefärbte Klumpen, die namentlich auf späteren Stadien angetroffen werden (Fig. 14 g—m). Alles dies sind Degenerationerscheinungen, wie sie OELLACHER, KOWALEWSKI, GENSCH und HENNEGUY gesehen haben, und wie sie ZIEGLER ausführlich für Selachier beschreibt.

Es sei nochmals bemerkt, daß nicht alle Kerne diese Umwandlung gleichzeitig durchmachen. Neben den total zerflossenen Kernen, ohne irgendwie nachweisbare Konturen, finden sich noch solche von regelmäßig runder oder ovaler Form, auch kommt es vor, daß ein schon zerfließender Kern an einem Ende eine Knospe mit deutlichem Nucleolus trägt (Fig. 14 g). Die letzte noch zu erwähnende Eigenschaft der Kerne ist ihr ungleiches Färbungsvermögen, ein Unterschied, auf welchen auch RÜCKERT bei Selachiern hinwies und unter den Merocyten helle, chromatinarme und dunkle, chromatinreiche unterschied. Letztere stellen dunkle knotige Gebilde dar, die, wie ich zu sehen glaube, viel zahlreicher in älteren Stadien vorkommen.

Vom Parablast lösen sich auch Zellen ab, ähnlich wie während der Furchung, nur mit dem Unterschied, daß diese Ablösung nicht durch mitotische, sondern durch direkte Kernteilung eingeleitet wird.

Für eine derartige Abfurchung treten die meisten Forscher ein: LEREBoullet (54), KUPFFER (51 a), OWSIANNIKOW (62), VAN BENEDEN (9), VAN BAMBEKE (6), BROOK (13), CUNNINGHAM (17), KINGSLEY und CONN (46), KLEIN (47), HOFFMANN (43) und LWOFF (59). — AGASSIZ und WHITMAN (1), KOWALEWSKI (49) und WILSON (82) wollen der intermediären Schicht zu dieser Zeit nur eine ernährende Funktion zuerkennen, welche Meinung auch von ZIEGLER (84, 86) energisch verfochten wird. Für WENKENBACH (80) scheint die Ablösung der Zellen als „höchst zweifelhaft“, trotzdem seine Fig. 6, die ein Versinken der Zellen ins Parablast illustrieren soll, eigentlich geeignet wäre, nur die Ablösung zu beweisen, worauf schon LWOFF treffend aufmerksam machte.

Über die Art und Weise, in welcher die Zellen abgefurcht werden, sprechen sich nur wenige Forscher aus. VAN BENEDEN sah neben den vollständig vom Dotter abgelösten Zellen solche, die zur Hälfte mit demselben zusammenhängen. Überzeugende Bilder von diesem Vorgang giebt nur HOFFMANN (43) für den Lachs; KLEIN (47) und HENNEGUY (30), welche für die Forelle diese Abfurchung annehmen, haben sie direkt nicht verfolgt. Der letzte Forscher stellt darüber hypothetische Betrachtungen an, die zum Teil recht sonderbar klingen.

Er läßt die im Parablast durch direkte Teilung gebildeten Kerne („globules parablastiques“) an die Peripherie wandern, um dort als solche ausgestoßen zu werden. Dann giebt er zu, daß es schwer sei, sich vorzustellen, daß die abgelösten Gebilde nur aus Nuclein bestehen, und glaubt annehmen zu müssen, daß „le protoplasma ambiant entre aussi pour une certaine partie à leur constitution“. Dementsprechend glaubt er zwar die „globules parablastiques“ in jedem Blatte verfolgen zu können, doch sollen sie dort resorbiert werden und keine Rolle bei der Bildung der Organe spielen. ZIEGLER (86), der HENNEGUY zu Gunsten seiner Auffassung anführt, glaubt sie einfach durch Dotterkügelchen ersetzen zu können und behält für sie den Namen Parablastkügelchen bei.

Ich habe nichts bemerkt, was auf eine Emigration der Kerne von tieferen Lagen des Parablastes an die Peripherie deuten könnte, und keine Spur von Ausstoßung loser Dotterkügelchen ohne

Protoplasma und Kern gefunden. Der Vorgang der Ablösung der Zellen vom Parablast wird auf diesem Stadium wohl wie bei der Nachfurchung zu erklären sein. Die ganz peripher gelegenen Kerne erzeugen, indem sie sich teilen, eine Hervorragung der Parablastmasse, die samt ihren Kernen als Zellen vom Mutterboden abgelöst werden. Das Schicksal der tiefer liegenden Kerne wird wohl das sein, daß sie gleich den größeren Mutterkernen einer allmählichen Degeneration verfallen.

Von einer Ausstoßung nukleärer Parablastkügelchen kann bei Forelle und Lachs keine Rede sein. Was man zu Gesicht bekommt, sind typische, sich allmählich loslösende Zellen, wie sie VAN BENEDEN beschreibt und HOFFMANN für den Lachs abbildet.

Die Fig. 9, 10, 11, 12 (Taf. XVI) stellen solche Zellen vor. In Fig. 10 habe ich auch die darüber liegenden Blastodermzellen gezeichnet, um anzugeben, daß kein Unterschied zwischen beiderlei Elementen existiert. In dem Maße, als die Randverdickung sich nach dem Centrum zu ausbreitet, findet auch dort die Nachfurchung statt, sie ist jedoch auf späteren Stadien viel seltener. — Es ist aber wiederum nicht ausschließlich die Randverdickung, welche die Zellen liefert. Auf einem Schnitt einer Lachsserie sah ich unter der fadendünnen Lamelle einen protoplasmatischen Keil mit undeutlichem Kern eingesenkt, und bei der Forelle fand sich ungefähr an derselben Stelle eine abgefurchte Zelle. Das mag immerhin sehr selten vorkommen, deutet aber jedenfalls auf eine hier früher persistierende Schicht.

Im allgemeinen unterscheiden sich die abgefurchten Zellen von den übrigen Blastodermelementen nicht, doch trennen sich gelegentlich von der intermediären Schicht solche ab, die sich durch ihre Größe und dunkle Färbung des Kernes (dunkler chromatinreicher Dotterkern) von den anderen stark abheben (Taf. XVI, Fig. 15). Diese sind es wohl, die KLEIN (47) im Auge hat, wenn er von Zellen spricht, die in ihren „larger masses and all characters denote their origin from parablast“. Auch HOFFMANN beschreibt größere abgelöste Zellen, die stark mit Dotterschollen beladen sind. Dieselben lösen sich meistens etwas später ab, kurz vor dem Umschlag der Ränder oder auch nach demselben.

Auch die in Fig. 17 (Taf. XVII) abgebildete kolossale Zelle gehört in diese Kategorie. Die Dotterkugel ist eigentlich nicht in die Zelle eingeschlossen, sie ist ihr vielmehr nachgewandert. Wie man aus der Figur ersieht, ist sie nicht von allen Seiten mit Protoplasma umgeben, unten liegt sie frei auf dem Dotter. Der

schmale, zellige Überzug steht unten und seitlich mit der intermediären Schicht kontinuierlich in Verbindung. Links sieht man ein längliches Fragment eines Kernes, der schon seiner dunkleren Färbung und starken, fädigen und knotigen Struktur nach als abgelöster Kern der intermediären Schicht sich verrät. Er liegt der Kugel flach auf, so daß man ihn nicht in seiner ganzen Länge treffen kann; drei Schnitte weiter sehen wir ihn so, wie ihn Fig. 16 b zeigt.

Es fragt sich aber, was ist das spätere Schicksal der ausgestoßenen Zellen überhaupt? welche Rolle spielen sie beim Aufbau des Embryos?

LEREBoullet (54) beschreibt die intermediäre Schicht selbst und legt ihr schon den Namen „*feuillet muqueux*“ bei; er glaubt, daß sich aus ihr der Darm bilde. — KUPFFER untersuchte ebenfalls durchsichtige Eier und beobachtete über dem Dotter Zellen, die das Entoderm liefern sollen. — OWSIANNIKOW hat eine direkte Ablösung der Zellen ebenfalls nicht verfolgt; aber in der intermediären Schicht (Nebenkeim, wie er sie nennt) bemerkte er solche, die den darüber liegenden vollständig gleichen; im übrigen beruhen seine Annahmen auf Vermutungen. „Dem Auge prägen sich Verschiedenheiten ein“, — sagt er, um das Ausstoßen seiner Nebenkeimzellen zu beweisen. „Die Zellen legen sich an einer Stelle so, daß sie ein besonderes Blatt zu liefern scheinen.“ . . . Zwischen diesem scheinbaren Blatt und dem, welches weiter abgebildet wird (62, Fig. 3) giebt es kein Bindeglied. Über die Bildung des mittleren Blattes erfährt man nichts. —

VAN BENEDEN (9) leitet das Entoderm ebenfalls von nachgefurchten Zellen ab. „*La couche intermédiaire forme le plancher de la cavité de la segmentation, cependant sur cette couche reposent çà et là quelques cellules arrondies, dont les caractères sont très semblables à ceux qui distinguent les cellules de la couche profonde de blastodisque.*“ Diese Zellen sollen von der intermediären Schicht stammen; denn außer den vollständig getrennten giebt es solche, die noch mit der intermediären Schicht zusammenhängen. Die vollständige Ausbildung des Entoderms wurde gleichfalls nicht verfolgt. VAN BENEDEN hält es auch für möglich, daß das Mesoderm gleichfalls von der intermediären Schicht und zwar von ihrer Randverdickung abstamme.

Die Schilderung der Vorgänge, wie sie VAN BAMBEKE (6) giebt, ist zum mindesten unvollständig, was der Autor selbst kennt. Er hat nämlich nichts gesehen, was auf eine Emigration

der Zellen aus der intermediären Schicht hindeutet und läßt deshalb das Entoderm in der intermediären Schicht in situ sich bilden. Schon zu der Zeit, da die intermediäre Schicht eine dünne centrale Lage mit Randverdickung vorstellt und die Kerne nur in dieser Verdickung zu sehen sind, wird sie als ein besonderes Keimblatt aufgefaßt. „Deux feuilletts bien distincts“ — unterscheidet dann VAN BAMBEKE, — „l'un supérieur, plus considérable, l'autre inférieur, beaucoup plus faible, formé par la couche intermédiaire.“ — Die weitere Differenzierung konnte ebenfalls nicht verfolgt werden. Ein Schnitt durch einen viel älteren Embryo, welcher dann gezeichnet wird, läßt die oben erwähnten zwei Blätter unterscheiden; ein mehr nach hinten geführter zeigt ganz deutlich 3 fertige Keimblätter. Das untere „feuille muqueux“ (folgert VAN BAMBEKE) hat sich in der intermediären Schicht durch Zelldifferenzierung um die Kerne gebildet. — An VAN BAMBEKE schließt sich am meisten KUPFFER an. Um die endogen entstandenen und sich regelmäßig anordnenden Kerne des Parablastes differenziert sich das Protoplasma zu Zellen, und die so gebildete Lage stellt das Entoderm dar. — CUNNINGHAM, KINGSLEY und CONN vermuten nur, daß die abgefurchten Zellen einen Teil des Hypoblastes liefern. Nach BROOK (13) entsteht nicht nur das Entoderm, sondern auch das Mesoderm aus den nachgefurchten Zellen. Nach Mc INTOSH und PRINCE (60) haben die ausgestoßenen Zellen einen Anteil beim Aufbau des Darmblattes.

Neuerdings ist LWOFF für die Bildung des Darmblattes aus dem Entoderm aufgetreten, und zwar ist er dazu auf folgendem Wege gelangt: Auf einem Präparat ist eine künstliche Spalte zwischen dem Dotter und der intermediären Schicht entstanden, „daraus folgt, daß der Zusammenhang der intermediären Schicht mit der Embryonalanlage ein innigerer ist, als mit dem Dotter. Da früher das Blastoderm vom Dotter getrennt war, so entsteht die Frage, worauf beruht auf diesem Stadium der Zusammenhang der Embryonalanlage mit der intermediären Schicht, die nichts anderes ist, als die oberflächliche Lage des Dotters?“ Diese Frage wird an Hand einer zweiten Abbildung beantwortet. Es ist ein Querschnitt, auf dem die Chorda schon gut differenziert ist, jedoch von dem Parietallappen noch nicht vollkommen getrennt erscheint; unter dem Parietallappen sieht man die Entodermlage, die zwar nach der Schilderung bald mehr, bald weniger deutlich auftritt, aber auf der Abbildung ganz scharf und deutlich von der intermediären Schicht getrennt erscheint. Unter der Chorda ist

nur die intermediäre Schicht samt Kernen zu sehen. Hier ist das Entoderm noch nicht gebildet, meint LWOFF. —

„Die Lage ist so innig mit der intermediären Schicht verbunden und geht stellenweise so allmählich in dieselbe über, daß ihre genetische Beziehung keinem Zweifel unterliegen kann.“ An anderer Stelle (p. 121) schreibt LWOFF: „Auf dem Querschnitt von *Gobius* haben wir gesehen, daß die Entoderm lamelle, aus der sich später der Darm bildet, unterhalb der Mesodermplatten schon fertig ist; unterhalb der Chorda aber sieht man noch keine Zellgrenzen, sondern bloß eine plasmatische Schicht mit Kernen. Auf einem etwas späteren Stadium sieht man schon eine ununterbrochene Zellenreihe. Es liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß der mittlere Teil der Reihe sich aus der plasmatischen Schicht gebildet hat.“ Also einmal darf man keinen Zweifel haben, das andere mal ist es bloß Wahrscheinlichkeit.

Wie bekannt, tritt bei den meisten Knochenfischen, wie beinahe bei allen Wirbeltieren ¹⁾, das Entoderm unter der Chorda zuletzt auf. Dieses Verhalten ist auch die wichtigste Stütze für die theoretischen Deutungen der Keimblätterbildung von HERTWIG. Es wird im allgemeinen angenommen, daß sich die freien Ränder des Darmblattes unterhalb der Chorda nähern und verwachsen, wie das auch in neuester Zeit von WILSON für *Serranus* gezeigt wurde. Zwischen dem Stadium, wo das Entoderm unter der Chorda fehlt und wo es vollständig gebildet ist, vermag LWOFF kein Zwischenstadium anzugeben, um die Priorität seiner Deutung gegenüber früheren Annahmen zu bekräftigen.

HUGO GENSCHE (21) nennt die Kerne der intermediären Schicht „Hämatoblasten“; sie sollen, wie der Name sagt, Blutkörperchen bilden. Und zwar hat er sich die Aufgabe insofern erleichtert, als er die intermediäre Schicht kurzweg als sekundäres Entoderm deutet. Darüber liegt das Ektoderm, „seitlich am Embryo war das Mesoderm zu sehen“. Es bleiben noch Zellen zwischen Ektoderm und intermediärer Schicht übrig. Sie als Blutbildner zu deuten lag nicht so fern, in Anbetracht der Äußerungen früherer Autoren über die Entstehung des Blutes. Direkte Ablösung der Kerne hat GENSCHE nicht gesehen, wie das auch an Flächenpräparaten nicht zu konstatieren ist. Der genetische Zusammenhang zwischen der intermediären Schicht und den späteren Blut-

1) Ausnahme machen außer Forelle, Lachs, Labrax, auch, nach übereinstimmenden Angaben, die Anuren.

zellen ist nicht erwiesen und ZIEGLER vermutet, daß sich GENSCH durch die Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den wirklichen mesodermalen Blutzellen habe irre führen lassen. Für den parablastischen Ursprung des Blutes tritt ferner RYDER (72) ein. Nach ZIEGLER (84), WENKENBACH (81) und WILSON (82) entsteht das Blut aus dem Mesoderm.

HIS (34, 38) leitet vom Parablast das Blut, die Anlagen der Wandungen der primitiven Gefäße, sämtliche Binde-substanzen ab (HIS'sche Parablasttheorie).

Was das Schicksal der nachgefurchten Zellen betrifft, sei zuletzt die Ansicht HOFFMANN's erwähnt: er zweifelt nicht daran, daß die Merocyten (ausgestoßene Zellen) den größten Anteil an der Bildung des Hypoblastes haben; aber er will nicht mit Bestimmtheit behaupten, „daß es allein die Holocyten sind (ursprüngliche Blastodermzellen), welche das Epiblast bilden, und daß sich die Merocyten nicht daran beteiligen“.

Die Frage, wie sie letzthin HOFFMANN formuliert hat, ist indessen nicht leicht zu beantworten. Die meisten nachgefurchten Zellen sind den übrigen Blastodermzellen gleich und es ist nicht möglich, sie in der Keimscheibe zu verfolgen.

Ungleich den übrigen Blastodermzellen sind die gelegentlich auf späteren Stadien sich abfurchenden größeren, mit Dotter beladenen Zellen, die einen großen, stark gefärbten chromatinreichen Kern besitzen, — und diese sind es, von denen wir eine nähere Auskunft erwarten können. Ich habe schon gelegentlich auf eine kolossale Dotterzelle ganz unter der Keimscheibe aufmerksam gemacht (Fig. 17, Taf. XVII). Figur 18 zeigt eine ebensolche Zelle, dicht unter der Deckschicht¹⁾. Daß diese Dotterkugel, wie man vielleicht einwenden könnte, nicht früher hier lag, etwa bei der Sammlung des Protoplasmas im Ei eingewandert ist, darüber belehrt der drittfolgende Schnitt. Hier sehen wir einen dunkeln, knotigen, schon öfter besprochenen Kern, der mindestens um das Doppelte an Größe die übrigen Kerne übertrifft (Fig. 18 b). — Auf derselben Serie, nur einige Schnitte weiter, sieht man eine Zelle doppelt so groß wie die anderen mit dreifach größerem Kern (Fig. 18 c)²⁾.

1) Leider ist die Deckschicht hier zerrissen, was wohl in Anbetracht der Lage der Kugel nicht zu vermeiden war. Den Zusammenhang der Teile sieht man übrigens gut.

2) Die Lage dieser Zelle ist in Fig. 18a durch ein Kreuz angedeutet.

Es sei hier gleich die Frage beantwortet, die wohl bei Betrachtung der Figuren auftauchen kann: wie sind diese Zellen dort hinauf gewandert? Nach meiner Ansicht könnte das auf doppeltem Wege geschehen. HOFFMANN hat eine sich eben ablösende Zelle gesehen, an der künftigen Umbiegungsstelle des Blastoderms. Die Deckschicht war zu der Zeit noch nicht über den Dotter gewachsen. Man muß sich nun eine solche Zelle abgelöst denken und die Deckschicht darüber gewachsen, und wir haben das Verhalten, wie in Fig. 17. Die zweite Möglichkeit, und die einzige zugleich, für die nicht am oberen Rande abgefurchten Zellen, ist die, welche auf ungleicher Teilungsintensität der Zellen beruht. Dadurch wird eine unten oder in der Mitte gedachte Zelle einem höchst komplizierten Druck- und Schubwechsel unterliegen, der sie schließlich bis nach oben treiben kann. Dieses trifft aber auf frühere Stadien, als das in Fig. 17 dargestellte, zu, in welcher Abbildung sich die Zellen noch nicht in dem Maße gegenseitig abgeflacht haben. In Fig. 10 z. B. ist der Vorgang noch nicht so weit vorgerückt.

So gezwungen eine solche Erklärung erscheinen mag, ist sie doch die einzige, die man hier geben kann. Daß die Zellen sich nicht alle im gleichen Maße teilen, davon habe ich mich genügend, nicht nur an meinen Präparaten, sondern auch an fremden Abbildungen, überzeugt. Dieses kann sich sogar bis ins Extrem steigern. Fig. 47 gehört einem Stadium an, auf dem sich in der Keimscheibe der Embryonalwulst zu differenzieren beginnt. In der Mitte (zukünftiger Embryonalwulst) sieht man große Zellen, die dreimal so groß als die übrigen sind; sie sind auch heller und zeigen noch schön die Sonnenstruktur des Protoplasmas um die Kerne. Diese Zellen gehören eigentlich den ersten Furchungsstadien an. —

Es giebt ferner markante Zellen anderer Art, die sich im Blastoderm verfolgen lassen. Ihr Protoplasma umschließt in Form eines Ringes eine Vakuole. Der Kern ist meist plattgedrückt und liegt flach auf der letzteren (Fig. 11 a, 13 a und b). — Wie soll man sich die Entstehung der Vakuolen denken? Sind sie entstanden durch Resorption des Dotters in den abgefurchten Zellen oder sind sie schon so primär aus der vakuolenreichen intermediären Schicht gebildet? Ich glaube, daß beides der Fall sein kann. Außer den in der Fig. 13 b und c abgebildeten, die deutlich auf die erste Vermutung hindeuten, habe ich solche gesehen, die sich von der in Fig. 17 abgebildeten dadurch unterscheiden, daß die

Dotterkugel in der Mitte fehlte und der Protoplasmamantel ein wenig breiter war.

Solche Vakuolenzellen kommen jedenfalls nicht oft vor und bleiben auch nicht lange unverändert im Blastoderm. Auf späteren Stadien sieht man sie gar nicht mehr. Über die Art und Weise, wie solche Zellen sich zu regelmäßigen Blastodermzellen umbilden, giebt eine Zelle, die ich im sekundären Blatt einer, etwa auf dem Stadium der Fig. 35 stehenden Keimscheibe gefunden habe, den besten Aufschluß (Taf. XVI, Fig. 13f). Sie zeigt einen von einer Seite abgeflachten Kern, analog den unter **a** und **b** (Fig. 13) abgebildeten; das Protoplasma füllt die ganze Zelle aus, ist aber nach der Mitte zu merklich heller.

Nachdem ich solche Vakuolenzellen unter der Keimscheibe gesehen, suchte ich sie im übrigen Blastoderm, — und auf dem Stadium der anfänglichen Differenzierung der Keimblätter waren solche in der That im sekundären Blatte zu finden. Im Ektoderm konnte ich sie bei der Forelle nicht bemerken, wohl aber in einer Längsschnittserie vom Lachsei, welches gerade auf dem Stadium stand, das dem der Forelle in der Zeichnung (Taf. XVIII, Fig. 36) wiedergegebenen Stadium entspricht. Die Zellen waren auf dem Schnitt zu finden, der ungefähr durch die Mediane ging, an der Stelle also, wo sich der Medularwulst schon bildet. Fig. 16 (Taf. XVI) zeigt die unteren Zellen des Ektoderms schon cylindrisch ausgezogen, die oberen polygonal und zwischen beiden die Vakuolenzelle. Sie unterscheidet sich von der in Fig. 13 abgebildeten dadurch, daß ihr Protoplasmamantel dicker war; der Kern ist wie dort von einer Seite abgeflacht. —

Alles, was hier über die intermediäre Schicht mitgeteilt wurde, glaube ich in Folgendem zusammenfassen zu können:

Der Parablast, eine mit der Keimscheibe zusammenhängende protoplasmatische Lage, die vom Dotter während der Furchung noch weiteren Zufluß erhält, giebt anfangs durch indirekte, dann durch direkte Kernteilung dem Blastoderm Zellen ab, welche aber in keinem genetischen Zusammenhang mit irgend einem Blatte stehen, vielmehr in die Bildung der ganzen Keimscheibe, aller Keimblätter einbezogen werden.

II. Die Keimblätter-Differenzierung.

Es sei zunächst das Wichtigste über die allgemein bekannten Vorgänge kurz rekapituliert: Die durchgefurchte Keimscheibe breitet sich auf dem Dotter aus, verdünnt sich in der Mitte und bildet einen Randwulst, welcher an einer Stelle mächtiger erscheint. Diese Stelle ist der Embryonalschild, von welchem aus sich der Embryo bildet. Ein Längsschnitt eines etwas späteren Stadiums bietet für alle Fische beinahe gleiche Verhältnisse: ein nach hinten zu sich erweiterndes Blatt, das Ektoderm, darunter das umgeschlagene sekundäre Blatt, „das zungenförmig nach vorne wächst“. Ein Querschnitt zeigt vom Randwulst aus ebenfalls eine umgeschlagene Lage. Die sekundäre Schicht legt sich somit durch ringförmige Umstülpung des Ektoderms an, welche aber an der Stelle des Embryonalschildes mächtiger ist und wo allein das eigentliche Hypoblast gebildet wird.

Hier beginnen die Meinungen auseinander zu gehen. Nach den meisten Forschern bildet sich das sekundäre Blatt vom oberen durch Einstülpung: HAECKEL (26), GÖTTE (24), ZIEGLER (83), HENNEGUY (30), v. KOWALEWSKI (49), CUNNINGHAM (17), KINGSLEY und CONN (46), JANOŠIK (45), M'INTOSH und PRINCE (60), WILSON (82). Nach HIS (34), HOFFMANN (39, 41), RYDER (72), KUPFFER (51) und OELLACHER (61) scheidet es sich von der Keimscheibe durch Abspaltung. Einige ältere Forscher, so RIENECK (70), STRICKER (75), WEIL (79) behaupten für die Forelle, daß die unteren Zellen der Keimscheibe auf den Boden der Furchungshöhle fallen und so das sekundäre Blatt liefern. Die mit Hülfe neuerer Methoden aufgenommenen Untersuchungen haben diese Behauptungen in keiner Weise bestätigt.

Am besten eignen sich zu Untersuchungen über diesen Gegenstand die von KINGSLEY und CONN und CUNNINGHAM untersuchten Eier, wo sich eine einzellige Lage umschlägt, am wenigsten aber die Forelle. Denn hier spielen sich, wie schon ZIEGLER (83) hervorhebt, gleichzeitig zweierlei Vorgänge ab: Ausbreitung der Keimscheibe und Umschlag. Derselbe Autor machte darauf aufmerksam, daß beim Lachs sich der Vorgang viel deutlicher gestalte; die Keimscheibe hat sich schon gut ausgebreitet, bevor der Umschlag beginnt. Dieses Verhalten bringt auf den Gedanken, daß zwischen Einstülpung und Spaltung in gewisser Beziehung kein Unterschied besteht und diese Momente sich gegenseitig ergänzen können, so daß das zweite als die Folge des ersten er-

scheinen kann. In der That muß, wenn sich der verdickte Teil der Keimscheibe am Dotter staut und die Ausbreitung in demselben Sinne noch weiter wirkt, in den oberen und unteren Zellen eine entgegengesetzte Bewegungsrichtung eintreten, die eine Zerreiung zur Folge hat. Die Ursache bleibt dennoch die Umstlpung und nach dem erfolgten Auftreten der Spalte findet dieselbe unbehindert weiter statt.

Als Grnde, die eher fr eine Einstlpung als Zerreiung sprechen, seien meinerseits folgende erwhnt. Den Kernteilungsfiguren begegnen wir, trotzdem sie hier und da an verschiedenen Stellen angetroffen werden, doch vorwiegend am Umschlagsrand. Beinahe auf jedem Schnitte sieht man hier Mitosen, deren charakteristische Lage als ein zweiter Beleg dienen kann. Sie liegen nicht beliebig in den Zellen, sondern sind alle nach den mechanischen Zuglinien des Umschlags orientiert, wie man aus Fig. 28, 30 (Taf. XVII) und 35 (Taf. XVIII) erschen kann. In Fig. 35 s ist eine Zelle zu sehen, die zwar eine kleine Biegung hat, doch nicht so charakteristisch, wie eine auf gleicher Hhe liegende in einer anderen Serie. Solche Zellen muten whrend der Teilung eine Krmmung erlitten haben, was an der ganzen Form der Zelle zu erkennen ist. Der letzte Grund, der mich zur Annahme eines Umschlags zwingt, soll spter besprochen werden. Hier sei nur darauf hingewiesen, da auf den Fig. 28—30 die Ansatzstelle der differenzierten, helleren Zellen sich immer mehr nach vorn verschiebt.

Der in manchen Figuren wiedergegebene Zwischenraum beider Schenkel scheint kein normales Verhalten zu sein. Er fehlt in der Fig. 35 sowie an den Querschnitten. HENNEGUY sagt, er habe ihn nur an Osmiumprparaten gesehen. Auch GORONOWITSCH beobachtete einen solchen Zwischenraum, doch behauptet er, da derselbe nicht immer zu treffen sei. KINGSLEY und CONN, CUNNINGHAM zeichnen ihn nicht, wohl aber GTTE und HIS. So aber, wie ihn der letztgenannte Forscher zeichnet: unregelmig, zackig und oft mit losen, zwischen den Schenkeln liegenden Zellen (34, Taf. XVII, Fig. 2), habe ich ihn nie beobachten knnen. Querschnitte durch das Ei in der Gegend des Embryonalschildes belehren uns ferner, da wir es hier von frhesten Stadien an mit zwei Teilen des sekundren Blattes zu thun haben: mit einer medianen Verdickung (3—4 Zellen dick), welche die Chordanlage reprsentiert und seitlichen zweischichtigen Lagen, die zu Mesodermplatten werden.

Die Deckschicht.

Bevor ich auf die Entwicklung des Entoderms eingehe, müssen hier einige Bemerkungen über die Entwicklung der Deckschicht vorausgeschickt werden. Im allgemeinen wird angenommen, sie differenziere sich durch Abflachung der äußersten Zellen des Blastoderms. Der Name selbst rührt von GÖTTE (24) her, der sie als „vergängliche Sonderung des oberen Keimblattes, welche für morphologische Wirbeltierentwicklung ohne Bedeutung ist“ charakterisierte. Daß die Deckschicht eine Sonderung und nicht etwa ein Blatt ist, dagegen wird wohl nicht gestritten, daß sie aber eine Sonderung des oberen Keimblattes ist, dagegen ließe sich einwenden, daß sie sich zu der Zeit bildet, wo von der Keimblätterdifferenzierung noch keine Rede sein kann. Korrekter könnte man sie daher als Sonderung der Keimscheibe bezeichnen. Was den Vorgang der Abplattung betrifft, so erfolgt er nach GÖTTE gleichzeitig an der ganzen Oberfläche des Keimes, „und wenn ein Teil der Deckschicht etwas träger erscheint, so ist es gerade der äußerste Saum, dessen Zellen die anderen an Größe meist übertreffen. Nach OELLACHER (61) vollzieht sich dies ganz umgekehrt: die Abflachung seiner Hornschicht geschieht erst an den Seiten, dann in der Mitte. GORONOWITSCH (23) nähert sich den Angaben von GÖTTE, indem er ein Stadium beschreibt, wo die Deckschicht im centralen Teil der Keimscheibe stärker abgeflacht war.

Der Eindruck, den ich bekommen habe, ist der, daß der Vorgang sich überhaupt ganz unregelmäßig vollzieht. Einige Zellen waren schon abgeflacht und entsprechend dunkler geworden, während gleich daneben noch solche lagen, welche total den anderen Furchungszellen glichen und dazu noch in Teilung begriffen waren, um, ehe sie in die Deckschicht einbezogen werden, der Keimscheibe noch eine Zelle zu liefern (Fig. 19). Oft auch bemerkt man zwischen den abgeflachten Zellen größere Zellen eingeklemmt (Taf. XVII, Fig. 20). — Bei den abgeflachten Zellen stehen die Kernplatten bei der Teilung vertikal, sodaß sie wieder Deckschichtzellen liefern. Auf einem und demselben Schnitte läßt sich oft in der Deckschichtlage eine vertikale Kernplatte in abgeflachter Zelle und eine horizontale, in runder oder polygonaler Zelle bemerken. Fig. 21 stellt die Deckschicht auf einem weiteren Stadium dar; auch hier sieht man noch die ungleiche Abflachung der Zellen.

Bei der Abplattung ziehen sich die Zellen erst in die Quere, dann in die Länge, wie dies das Fragment eines Längsschnittes (Fig. 22) zeigt, ferner die Reihenfolge der Längsschnitte Fig. 25—27. Die Zellen haben hier eine Parallelepipetonform.

Von den nächsten Tagen (8. und 9.) stehen mir nur Querschnitte zur Verfügung; aber diese geben vielleicht die besten Aufschlüsse über die weiteren Details der Differenzierung der Deckschicht. Fig. 23 a (Taf. XVII) zeigt die Deckschicht auf den letzten, b auf dem vorletzten Schnitt: sie ist hier gleichmäßig abgeplattet; c stellt sie auf dem ersten, d auf dem zweiten Schnitt dar: Hier sehen wir in der Mitte einige Zellen, die sich noch nicht abgeflacht haben, ein wenig heller sind und den Zellen der übrigen Keimscheibe vollständig gleichen, vielleicht, daß sie dieselben ein klein wenig an Größe übertreffen. Der sechste Schnitt, Fig. 23 e zeigt noch diese Verschiedenheit, weiter nach vorn verschwindet sie. Dasselbe kann man auf Querschnitten des folgenden Tages sehen.

Fig. 24 (Taf. XVII) stellt einen medianen Längsschnitt von einer 10 Tage alten Keimscheibe dar und zeigt ebenfalls dasselbe Verhalten: die hinteren Zellen haben sich nicht abgeflacht, sie stehen zwar im Zusammenhang mit der Deckschicht, lassen sich aber von den Keimscheibenzellen nicht scharf trennen, sowohl ihrer Größe als auch ihrer helleren Färbung nach. In Fig. 25 ist der hintere Teil desselben Schnittes bei starker Vergrößerung gezeichnet.

Auch andere Autoren weisen, wenn auch nicht deutlich, auf diese Verhältnisse hin. So meint GÖTTE, daß der äußere Saum der Deckschicht in der Abplattung träger erscheine. KOWALEWSKI hält dafür, daß die abgeflachten Zellen am Rande des Blastoderms in runde, dann polygonal werdende Zellen übergehen. Seine Fig. 14 läßt den Übergang nur von einer Seite erkennen. Ferner kann man nach GORONOWITSCH „hier und da den Übergang der äußersten Zellen der Deckschicht in die Zellen des Randteils des Blastoderms verfolgen“ und „in dem Randgebiet, wo die Deckschicht aufhört, haben ihre Zellen einen indifferenten Charakter“. — Auf der Fig. 24 ist die Deckschicht selbst, sowie der vordere und hintere Rand der Keimscheibe mit Projektionsapparat gezeichnet, das übrige schematisch ausgefüllt. Sie soll nur zeigen, daß die Deckschicht am entgegengesetzten Rand keine solche Verschiedenheit aufweist (entsprechend den Querschnitten Fig. 25). Auf Fig. 26, die sich gleich der vorangehenden anschließt, hat die

Deckschicht angefangen, sich auch in der Richtung von vorn nach hinten abzuflachen. Sie ist auch ein wenig dunkler geworden, ihre Randzellen haben ihre Form und Größe beibehalten. Dasselbe, nur weiter vorgeschritten, sieht man in der Fig. 27. Was bei dieser Figur noch speziell betont werden muß, ist die Verschiedenheit der Randzellen, nicht nur von den Deckschichtzellen, sondern auch von den Keimzellen. Sie sind auch heller als die letzteren und überragen dieselben an Größe.

Der nächstfolgende Tag zeigt schon das Verhalten, wie es auf Fig. 21 dargestellt ist. Die Deckschicht greift über die Keimscheibe und endet über dem Dotter, die größeren, helleren Zellen sind unter derselben in der Ecke zu sehen. Es ist jedenfalls ein großer Sprung zwischen den beiden Stadien; aber eine kleine Andeutung über den Vorgang finde ich darin, daß sich nämlich zu dieser Zeit die Deckschicht stark in die Länge auszubreiten beginnt und ihre Zellen in lebhafter Teilung begriffen sind. Fig. 32 zeigt von derselben Serie ein Deckschichtfragment unter noch stärkerer Vergrößerung. An diesem Tage hat sich auch die Umstülpung der sekundären Schicht vollzogen, die mit der Keimscheibe zusammenhängenden großen Randzellen sind mitgezogen worden.

Trotzdem sich diese Zellen nur unter starker Vergrößerung wahrnehmen lassen, konnten sie nicht von allen Forschern der Forellenentwicklung unbemerkt geblieben sein. HENNEGUY, dem wir die genauesten Angaben über diesen Fisch verdanken, hat sie gesehen und schreibt darüber Folgendes: „Les cellules marginales de la couche enveloppante sont plus développées qu'celles qui constituent le reste de la couche. Souvent elles donnent naissance à des cellules qui font saillie dans le canal périgerminatif et tendent à le combler. . . Je n' ai pu constater leur existence chez la truite qu' au moment de la réflexion de l'éctoderme et il m'a été impossible de suivre leur évolution ultérieure.“

Das Entoderm.

Das weitere Schicksal dieser Zellen ist aus der Reihenfolge der Fig. 28, 29, 30, Taf. XVII und Fig. 35, 36, Taf. XVIII ersichtlich, — sie sind es, die das Darmblatt liefern. In Fig. 29 sind sie keilförmig nach unten versenkt, in Fig. 30 ist der Vorgang noch weiter vorgeschritten; Fig. 31 zeigt schon eine deutliche Lage hellerer Zellen, ebenso Fig. 35. Die Stelle, wo das Entoderm in das untere

Blatt übergeht, verschiebt sich immer mehr nach unten und vorn, was ein deutlicher Ausdruck des Umschlags der sekundären Schicht ist. Diese Entodermlage ist deutlich von den darüber liegenden Zellen zu unterscheiden, trotzdem sie nicht überall scharf abgesetzt ist; sie ist nämlich viel heller und in früheren Stadien aus länglichen Zellen zusammengesetzt; wenn man sie einmal gesehen hat, ist sie nicht mehr zu verkennen, sowohl auf Längs- als auf Querschnitten. — Fig. 47, Taf. XVIII stellt einen Querschnitt durch die Stelle dar, wo die oberen Keimblätter in einer indifferenten Zellenmasse („Schwanzknospe“) zusammenhängen. Unten sieht man gut die Entodermlage, die sich seitlich noch nicht vollständig ausgebreitet hat. In späteren Stadien, wo sich die Wurzel des Darmblattes mehr nach vorn verschoben hat, ist diese Lage unter der „Schwanzknospe“ nicht mehr zu finden.

Von allen Autoren, welche die Entwicklung der Knochenfische studiert haben, ist es allein M. v. KOWALEWSKI (49), der diese Entodermbildungszellen beim *Gobius* gesehen und sie auch weiter verfolgt hat. Sein Studienobjekt zeigt diese Verhältnisse viel deutlicher, sie lassen sich sogar bei schwacher Vergrößerung beobachten. Dasselbe hat er auch bei „*Carassius*“ gefunden, doch, wie er selbst meint, nicht mehr so schön. Bei der Forelle scheint der Vorgang noch undeutlicher zu sein, denn er ist ausschließlich nur bei starker Vergrößerung zu erkennen. Genannter Autor hat die Entodermbildungszellen auf dem Stadium gesehen, das meiner Fig. 28 entspricht und ist daher geneigt, sie von Blastodermzellen abzuleiten, die beim Umschlag desselben in der Ecke blieben und nicht nachgeschleppt wurden. Er verfolgte sie auch nur bis zu einem Stadium, das zwischen meinen Fig. 29 und 30 steht und glaubt deshalb in einem Nachtrag, in dem er sich speciell mit der KUPFFER'schen Blase befaßt (50), daß die beschriebene Anlage nur den hinteren Teil des definierten Entoderms bildet. Die Anlage der KUPFFER'schen Blase steht nicht im direkten Verhältnis zu der großzelligen Anlage, sondern sie ist auf nachträgliche Wucherung des schon gebildeten Entoderms zurückzuführen (Fig. 36, Taf. XVIII); so wenigstens bei der Forelle. Auf die Entwicklung der KUPFFER'schen Blase will ich unten mit einigen Worten zurückkommen.

Ogleich ich den Zusammenhang der Entodermbildungszellen in früheren Stadien mit der Deckschicht zu zeigen bemüht war, will ich durchaus nicht behaupten, daß das Entoderm etwa durch Umschlag der Deckschicht sich bildet. Von einem wahren Um-

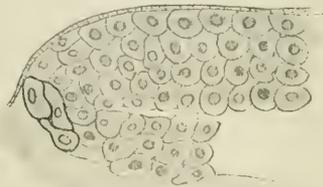
schlag der Deckschicht kann durchaus keine Rede sein. Auch möchte ich diese Zellen auf dem Stadium der Fig. 27 nicht indifferent nennen, wie es GORONOWITSCH für die Randzellen der Deckschicht thut. Gegen die letzteren verhalten sie sich wohl indifferent, aber im Verhältnis zum Blastoderm sind sie eben differenzierte Teile desselben. — In der geschilderten Entodermbildung möchte ich im Gegensatze zu KOWALEWSKI, der für sie einen Gastrulationsmodus aufstellt, nicht ein primäres, sondern ein abgeleitetes Verhalten erblicken. Obgleich die meisten Arbeiten, in denen das Darmblatt vom primären Entoderm abgeleitet wird, die Frage nicht eingehend genug behandeln, so ist es die ausführliche Abhandlung von WILSON (82), die eine derartige Bildung des Darmblattes über jeden Zweifel erhebt. Sein Objekt ist auch wegen der relativen Dicke des Hypoblastes übersichtlicher als alle anderen. Worin sich WILSON von den andern Forschern unterscheidet, ist, daß er das Entoderm sich nicht abspalten, sondern differenzieren läßt, und daß diese Differenzierung gleich nach Beginn des Umschlags erfolgt. Es werden zwei einschichtige Lagen gebildet (Anlage des Mesoderms plus Chorda und die Anlage des Darmblattes), die dann weiter nach vorn wachsen (vgl. WILSON Fig. 46, 47, 43, 44. — Schema I und II.)



I



II



III

Während also bei anderen Fischen eine Differenzierung des sekundären Blattes erst nach dem beendeten Umschlag eintritt,

ist sie hier zeitlich verschoben und zwar gleich nach dem Anfang derselben. Man braucht sich nur zu denken, daß diese Differenzierung zeitlich noch weiter zurückgreift, ferner, daß die sekundäre Schicht viel mächtiger sei und wir kommen zu dem Verhalten der Forelle (Schema III).

So befremdend die beschriebene Bildung des Entoderms bei diesem Fisch erscheinen mag, erweist sie sich doch als Spezialfall von der allgemeinen Regel der Differenzierung dieses Blattes aus der unteren Schicht.

In übrigen kann eine derartige Bildungsweise des Darmblattes verbreiteter sein, als es bisher angenommen wurde. *Gobius*, *Carassius* und Forelle sind nicht allzu nahe stehende Knochenfische¹⁾.

Bei allen Wirbeltieren ist das Darmblatt in seinem ersten Auftreten einschichtig, für Salmoniden wird von HOFFMANN, ZIEGLER und GÖTTE dasselbe angegeben. OELLACHER behauptet dagegen, daß bei der Forelle das Darmblatt zwei- bis dreischichtig erscheine und der letzte Untersucher der Forellenentwicklung, HENNEGUY, spricht sogar von einer drei- bis vierschichtigen Lage. Nach meinen Erfahrungen ist das Darmblatt nicht nur bei seinem Auftreten einschichtig, sondern es behält noch lange diesen Bau. Wenn die Zellen der Chorda und der Mesodermplatten, oben cylindrisch, unten polygonal sind, erscheinen die des Entoderms mit ihren Längsachsen horizontal gestellt; sie sind ferner, wie schon erörtert, ein wenig heller als die übrigen Zellen. Die beiden Eigenschaften lassen das Darmblatt gut von den darüberliegenden Zellen unterscheiden (Fig. 47, 45 und 46, Taf. XVIII). Das ist jedoch nur mit Hilfe starker Vergrößerungen zu erkennen, bei schwacher Vergrößerung erscheint das Entoderm nur stellenweise von den übrigen Blastodermzellen getrennt. Bei Betrachtung solcher Bilder kann man mit GÖTTE zu der Vorstellung gelangen, daß das Darmblatt stellenweise mit dem darüber liegenden Mesoderm verschmelze. In jedem zweifelhaften Falle wird die stärkere Vergrößerung gerade das Gegenteil bezeugen.

1) So sieht man z. B. bei VAN BAMBEKE's Fig. 5 (6), die einen medianen Längsschnitt durch die hintere Region einer noch nicht in Keimblätter differenzierten Keimscheibe wiedergibt, bei total undeutlichen Zellgrenzen in der Ecke drei größere, scharf begrenzte Zellen mit markant hervortretendem Nucleus. Es ist wohl möglich, daß dieselben dort eine ähnliche Bedeutung haben, wie in unserem Falle.

Unter der Chorda behält das Darmblatt seinen einschichtigen Bau am längsten; lateralwärts beginnt die einschichtige Lage hier und da zweischichtig zu werden (Fig. 33, Taf. XVII). Wo der freie Raum oder die Druckverhältnisse es gestatten, teilen sich die Zellen äquatorial (Fig. 45, links), an Stellen aber, wo im Gegenteil der Druck stärker wird (z. B. wenn eine Vacuole die Keimscheibe hebt), zwingt sich das Entoderm als sehr schmale Lamelle durch, um gleich dahinter wieder dicker zu werden (Fig. 34). In späteren Stadien ist das Entoderm stellenweise so deutlich zweischichtig, daß es sogar bei schwacher Vergrößerung gut wahrgenommen werden kann. Dieses führt HENNEGUY zu der merkwürdigen Annahme, daß die Zahl der Schichten sich nachträglich vermindere.

Darm und KUPFFER'sche Blase.

Der Darm der Knochenfische soll nach AGASSIZ und WHITMAN (1), HOFFMANN (40), WILSON (82), HENNEGUY (30) und LWOFF (59) durch Faltenbildung entstehen; ZIEGLER (85) berichtet beim Lachs von einer soliden Anlage desselben ¹⁾.

Wenn man bei der Forelle von einer Faltenbildung sprechen wollte, so würde dieselbe jedenfalls nicht als eine laterale, sondern vielmehr als eine mediane Auffaltung aufzufassen sein, d. h. die faltenbildende Kraft käme nicht von der Seite, sondern von der Mitte. Zu einer deutlich ausgeprägten Falte kommt es bei der Forelle nie; die Höhlung erscheint als Spaltöffnung.

Die unter der Mitte der Chorda gelegenen Zellen sind in der Fig. 37 in Ausbreitung und Teilung begriffen, dadurch werden die seitlichen gezwungen auszuweichen, stoßen aber auf Widerstand der rechts und links gelegenen Zellen. Dem beiderseitigen Drucke passen sie sich so an, daß sie in schiefe Stellung geraten (Fig. 38). Bei noch weiter anhaltendem Drucke klappen sie in horizontale Stellung um und legen sich mit ihrer breiten Seite auf den Dotter. Sie haben hier den stärksten Grad der Abflachung erreicht, sie sind schmal und lang geworden, ihre Kerne stark oval zusammengedrückt (Fig. 39). Die Entstehung der Höhlung ist dadurch zu erklären, daß der Druck von der Mitte noch weiter andauert, die seitlichen Zellen aber, bis

1) Die verschiedenen Angaben beziehen sich nur auf den mittleren und hinteren Teil des Darmes. In der Branchialgegend bildet er sich durchwegs durch Faltung.

auf den höchsten Grad abgeflacht, halten jetzt den Druck aus, dadurch wird eine Spannung entstehen, die schließlich zur Bildung einer Spalte führt. ZIEGLER (83) scheint eine ähnliche Bildungsweise beim Lachs beobachtet zu haben, indem er kurz von einer soliden Anlage berichtet. Diese Bilder lassen sich auch schwerlich dahin interpretieren, daß die Falten sich dicht aneinander lagern und verschmelzen, wie es HENNEGUY annimmt.

LWOFF, dessen Objekt eine deutliche Falte zeigt, hat im Bauchteil dieser Falte mitotische Figuren gefunden und kann deshalb mit voller Berechtigung auch in diesem Falle von einer medianen Auffaltung sprechen. Somit wären die Anfangsstadien in beiden Fällen der Darmbildung (solide Anlage und Faltung) die gleichen: Teilung der Zellen in der Mediane, die zur Abflachung und Schiefstellung der seitlichen Zellen führt. Es läßt sich nun denken, daß die seitlichen Zellen im zweiten Falle nicht einer weiteren Verschiebung zur horizontalen Lage fähig sind (sei es



durch den größeren Gegendruck seitlicher Zellen, sei es aus anderem Grunde), und daß schon auf diesem Stadium eine Spannung entsteht, die zur Abhebung führt. Sobald sich der mittlere Teil emporgehoben hat, wird die Spannung wieder kleiner, die Vermehrung der Zellen in der Mitte wird nun zur Abflachung der seitlichen Zellen führen und sie dadurch mit ihren zugekehrten

Enden einander nähern; ein Vorgang, der gleichzeitig mit einer horizontalen Teilung der letzteren Hand in Hand gehen kann.

Anders läßt sich die verschiedene Bildungsweise des Darmes bei den Knochenfischen nicht erklären, wenn man in beiden Fällen die mediane Auffaltung acceptieren will.

LWOFF läßt die untere Wand des Darmes sich frei aus dem Dotter durch Nachfurchung bilden. Die beigegebenen Zeichnungen sind aber nicht imstande, diese Anschauungen zu beweisen. Seine Figuren 39 und 40 stellen bloß die Falten dar, 41 einen vollständigen Darm, welcher sich sogar schon von dem Entoderm abgliedert hat. Die untere Wand kann sich ebenso gut durch Entgegenwachsen der Ränder und Teilung der abgeflachten Zellen bilden. (Daß diese Zellen sich auch wirklich teilen, sieht man aus meiner Fig. 39, Taf. XVIII, wo rechts die Kerne eine Vorbereitung dazu zeigen.) Der einzige Hinweis darauf, daß die Zellen der ventralen Wand flacher sind, kann in Anbetracht der vielfach erwähnten Abflachung nicht als Beweis einer Nachfurchung dienen.

Dieser Entwicklungsmodus des Darmes, wie wir ihn für die Forelle konstatiert haben, tritt noch deutlicher zu Tage bei der Entstehung seines hintersten, differenzierten und vergänglichen Teiles, bei der Bildung der KUPFFER'schen Blase.

Dieses Gebilde wurde zuerst von KUPFFER (51, 52) an durchsichtigen Knochenfischembryonen gefunden und als rudimentäre Allantois gedeutet. BALFOUR (5) hält sie für homolog dem post-analen Darms der Selachier, ähnlich D. SCHWARZ (73). — HENNEGUY, der dieses Gebilde bei der Forelle fand, glaubt, daß sich die Deutung KUPFFER's noch heute verteidigen läßt. CUNNINGHAM (18) ist in den Fehler verfallen, als KUPFFER'sche Blase eine Dottervakuole zu deuten, was aus seiner Fig. 3 klar ersichtlich ist.

Auch AGASSIZ und WHITMAN, KINGSLEY und CONN und ZIEGLER wurde derselbe Vorwurf zu teil; sie alle berichten, daß die Blase ventral vom Parablaste begrenzt wird. Im Zusammenhang damit wollen sie dieses Gebilde als einen Teil der Gastralhöhle auffassen. Bei den Selachiern nämlich ist das umgeschlagene Entoderm (dorsale Wand der Höhle) im hinteren Teil, vom Dotter (ventrale Wand) abgehoben, bei den Teleostiern liegt der hintere Umschlagsrand dem Dotter dicht an, und was vom Dotter abgehoben ist, ist ein weiter nach vorn gelegener Teil des Urdarms, die KUPFFER'sche Höhle. — KUPFFER schildert die Blase als von

deutlichem Epithel begrenzt, ebenso BALFOUR. Nach SCHWARZ, dem wir die genauesten Angaben über dieses Organ verdanken, entsteht im hinteren Teil des verdickten Darmblattes ein Lumen, das die KUPFFER'sche Höhle repräsentiert. Ebenso schildert HENNEGUY die Entstehung dieser Höhle bei der Forelle, welchen Angaben ich vollständig beipflichten muß.

An einer nahe der Schwanzknospe gelegenen Stelle fangen die Zellen des Entoderms an sich rasch zu vermehren (Fig. 36). In der gebildeten Zellenmasse tritt ein Lumen auf, welches dorsal von cylindrischen Zellen, ventral von abgefachten begrenzt wird. Eingehender äußert sich HENNEGUY nicht über die Bildung dieses Lumens. SCHWARZ spricht nur von „einer eigentümlichen, nicht näher zu beschreibenden Gruppierung der Zellen“. — Wenn ich nun auf die Bildung der KUPFFER'schen Höhle noch zurückkomme, so geschieht es, wie gesagt, nur darum, weil sich auch hier das Lumen ähnlich wie beim Darm bildet.

Fig. 40, Taf. XVIII, stellt einen Querschnitt durch die schon mehrfach erwähnte Anschwellung des Entoderms (Fig. 36) dar. Hier läßt sich wiederum konstatieren, daß die mittleren Zellen sich am energischsten teilen und die seitlichen in schiefe Stellung zwingen. Es kommt aber ein neuer Umstand hinzu: die mittleren Zellen strecken sich und nehmen eine cylindrische Form an (Fig. 41), die schief gestellten teilen sich ebenfalls, wenn auch nicht so schnell. Es entsteht eine zweischichtige Lage hoher Cylinder- und abgeplatteter, langgestreckter Zellen. Die Spannung, die dank dem Druck von der Mitte weiterwirkt, führt endlich zur Trennung beider Lagen (Fig. 42). Die unteren Zellen platten sich nachträglich noch weiter ab (Fig. 45).

Ob die Trennung immer so vor sich geht, daß eine doppelte Spalte auftritt, kann ich nicht sagen; indessen ist das sehr möglich, schon in Anbetracht, daß sich der mittlere Teil am energischsten teilt; hier muß also eine mehr als zweischichtige Lage entstehen. An einem älteren Embryo, wo die KUPFFER'sche Blase schon gut ausgebildet ist und die untere Wand sich abflacht (Fig. 44), sieht man in der Mitte einen höheren Wulst, der stellenweise zwei Zellenlagen aufweist. Dieses dürfte auch für den gegebenen Bildungsmodus sprechen.

M. KOWALEWSKI (50) hat über die Entstehung der KUPFFER'schen Blase ganz eigenartige Ansichten geäußert. Die mehrfach erwähnten differenzierten Zellen des Blastoderms, die nach den letzten Angaben des Autors nur den hinteren Teil des Darm-

blattes bilden, sollen sich radiär um eine kleine, der Deckschicht zugewandte Aushöhlung gruppieren. Diese Aushöhlung ist der „zuerst zum Vorschein kommende Teil des Gastral Darmes“ resp. der KUPFFER'schen Blase. Die der intermediären Schicht anliegenden, differenzierten Entodermzellen sollen die ventrale und vordere Begrenzung der KUPFFER'schen Blase bilden. Die weiter beschriebene Etappe in der Entwicklung der KUPFFER'schen Blase soll ein ovales Gebilde vorstellen, dessen Zellen um eine in der Längsachse des Embryos gelegene Linie radiär angeordnet sind. Die untere einschichtige Wand dieses ovalen Gebildes soll sich in Form eines dicht der intermediären Schicht anliegenden, aus 3—4 Zellen bestehenden Stranges bis an die Deckschicht fortsetzen. Dieser Zellenstrang wird als Rudiment des Canalis neuroentericus gedeutet. Er verschwindet in dem Maße, als die Blase weiter nach vorn rückt und ein deutliches Lumen bekommt. Die so gebildete KUPFFER'sche Blase stellt einen kleinen Teil des Gastral Darmes vor, von dem nach vorn „eine nimmer hohle, sondern solide Verlängerung desselben abgeht, ein mit Mesodermanlagen zusammenhängender Strang, der die Chorda und den Darm bildet“.

Trotzdem man eigentlich abwarten sollte, bis eine sachliche Begründung dieser kurzen und nicht ganz klaren Mitteilungen erfolge¹⁾, so lassen sich doch schon jetzt einige Punkte hervorheben, die durchaus nicht zu Gunsten dieser Auffassung sprechen.

Erstens habe ich bei der Forelle nichts gesehen, was sich als Blastoporus resp. Gastralhöhle in dem oben erwähnten Sinne deuten ließe. Die Entodermbildungszellen lagen immer dem Blastoderm dicht an. Zweitens wurde die Entstehung der Höhle für die Forelle in Übereinstimmung mit HENNEGUY als eine nachträgliche Verdickung des Entoderms (verursacht durch lebhaftes Zellenteilung an dieser Stelle) geschildert. Was den soliden Strang vor der KUPFFER'schen Blase betrifft, von dem sich Chorda und Darmblatt bilden soll, so handelt es sich hier wohl um einen Beobachtungsfehler. Haben doch alle Forscher zur Zeit, wenn die KUPFFER'sche Blase gebildet ist, ein wohl zu unterscheidendes Darmblatt gesehen und die Zugehörigkeit der KUPFFER'schen Blase zu demselben hervorgehoben. Da, wo das Entoderm unter der Chorda später auftritt, bildet es sich durch Verwachsung der Ränder unter der Chorda. Der Vorgang geschieht in der Regel viel früher, als sich die Blase gebildet hat. Ein einheitlicher

¹⁾ Die Mitteilung ist übrigens 1886 erschienen.

Zellenstrang hinter derselben wurde zu dieser Zeit nicht beobachtet. Endlich, wie kann sich nach alledem das seitliche, in die Bildung des Darmblattes nicht einbezogene Entoderm bilden? Offenbar durch Abspaltung von den Mesodermlappen. Wir hätten also nach KOWALEWSKI einen dreifachen Ursprung des Darmblattes. Ferner ist auch merkwürdig genug, daß sich Darm und Chorda anfangs in der Mitte und dann nach vorn und hinten differenzieren sollen.

Die Entwicklung der KUPFFER'schen Blase, wie sie bei der Forelle so deutlich zu Tage tritt, läßt dieses Gebilde am ehesten mit dem postanalen Darne der Selachier vergleichen, was auch BALFOUR und SCHWARZ thun. Die Deutung der Blase als Allantois, wie KUPFFER und HENNEGUY wollen, stößt jedenfalls auf einige Schwierigkeiten. Die KUPFFER'sche Blase hat keine splanchnische Bedeckung wie die Allantois der Reptilien, Vögel und Säugetiere, was mit dem Fehlen des Amnions zusammenhängt. Die Allantois der höheren Wirbeltiere entsteht viel später als das Amnion, kann somit als jüngeres Gebilde aufgefaßt werden. Schon das Vorkommen derselben ohne Amnion dürfte nicht ohne weiteres auf ein primäres Verhalten deuten¹⁾. Endlich findet man bei den Amphibien nichts, was sich als Amnion deuten ließe. Für die exkretorische oder respiratorische Funktion der Blase lassen sich bei den Knochenfischen schwer irgend welche Anhaltspunkte finden. Freilich wurden auch hier die Merocyten herbeigezogen.

Mesoderm und Chorda.

Die mediane Verdickung, wie sie oben beschrieben wurde, differenziert sich immer mehr von den seitlichen Teilen des sekundären Blattes, bis sie sich als definitive Chordaanlage von ihm abschnürt. Der Vorgang schreitet im allgemeinen von hinten nach vorn fort. Ihre größte Entwicklung hat sie auf diesem Stadium gleich hinter der Schwanzknospe; weiter nach vorn ist sie durch die Wucherung des Ektoderms plattgedrückt und ein wenig in den Dotter eingequetscht, an den vordersten Schnitten ist die mediane Verdickung nicht mehr so deutlich von den seitlichen Teilen abgehoben. Fig. 45, Taf. XVIII, stellt die Chordaanlage von einem 20 Tage alten Embryo dar, Fig. 46 ein um einen Tag älteres Stadium.

1) Allerdings hat HIS (36) bei Haifissembryonen Spuren von Falten, die er als rudimentäre Amnionfalten deutet, beschrieben.

Auf beiden Stadien ist die Chorda noch nicht von der sekundären Schicht abgesondert, und das Entoderm ist unter ihr schon gut zu unterscheiden.

Den Punkt muß ich stark betonen, weil er den Schilderungen von GORONOWITSCH (23) und M'INTOSH und PRINCE (60) gegenübersteht. Nach dem ersten Forscher soll sich das Entoderm samt einer medianen Verdickung (Chordaanlage) vom sekundären Blatte spalten und die Chordaanlage sich nachträglich vom Entoderm lösen. Nach M'INTOSH und PRINCE ist die Chorda ebenfalls ein Produkt des Hypoblastes und zwar eine Proliferation seines medianen Teiles. Die Forscher gehen indessen von einem relativ sehr späten Stadium aus, auf dem die Mesodermplatten schon von der Chorda getrennt sind. Die Chordaanlage hängt ebenso gut mit dem ektodermalen Medullarstrang wie mit dem Hypoblast zusammen; es wurden weder hier noch dort Abgrenzungen konstatiert. Ferner ist auf ihrer Fig. 5a, Pl. IV, unter der Chordaanlage (die hier auch mit dem Ektoderm kontinuierlich zusammenhängt) überhaupt kein Hypoblast zu sehen; das Vorkommen desselben in dieser Region soll sich durch das Vorwärtswängen des schon gebildeten hinteren Teiles erklären.

OELLACHER (61) beschrieb für die Forelle, wie bekannt, einen ganz anderen Entwicklungsmodus der Chorda und des Medullarrohres. Eine feine Spalte soll die Keimscheibe in ein oberes und unteres Blatt scheiden. Diese Spalte tritt nur seitlich auf; in der Medianebene bleibt ein aus konzentrischen Zellen bestehender „Achsenstrang“, von welchem sich dann die Chorda und das Medullarrohr differenzieren. Die konzentrische Anordnung der Zellen in der Mediane ist in der That zu beobachten, tritt aber bei starker Vergrößerung nicht so deutlich hervor (Fig. 45). Sie wurde bei den Salmoniden von allen Nachfolgern OELLACHER'S gesehen, aber ebenso gut wurde eine Grenzlinie in der Mediane in den frühesten Entwicklungsstadien konstatiert, und dies nicht nur bei den Salmoniden, sondern durchweg bei allen untersuchten Knochenfischen. — Auch für RADWANER (64) machte es eine Reihe von Querschnitten wahrscheinlich, daß die Chorda ein Gebilde des äußeren Keimblattes ist. Doch hat er Schnittserien nicht gebraucht und giebt nicht an, von welcher Region die abgebildeten Schnitte stammen. Seine Fig. 2, die als Beweis angeführt wird, stammt (wie man aus der Dicke der oberen Schicht, der Lage der Mesodermplatten mit ziemlicher Sicherheit sagen kann) aus der Gegend der Schwanzknospe, dort, wo die beiden

Blätter ineinander übergehen. Der Übergang vollzieht sich in der That erst in der Medianebene, dann seitlich. Bilder, wie RADWANER's Fig. 2, lassen sich bis in die spätesten Stadien in der betreffenden Region bemerken.

Für HOFFMANN ist die Chorda bei den Knochenfischen (und speciell bei der Forelle) ein direktes Produkt des Entoderms. Der Vorgang soll auf folgende Weise vor sich gehen: Die drei Keimblätter liegen vorerst übereinander geschichtet, das Ektoderm bildet in der Mediane den Medullarkiel und drängt die Mesodermzellen seitlich, bis schließlich in der Mediane das Ektoderm direkt das Entoderm berührt; das Mesoderm bildet jetzt zwei seitliche Zellenlagen. Die Chorda bildet sich als Wucherung des Entoderms an seiner Berührungsstelle mit dem Ektoderm.

Trotzdem die letzten Angaben des Forschers bezüglich des Parablastes (43) bei den Salmoniden gewiß genau sind, konnte ich, was die Entwicklung der Chorda anbetrifft, nicht die geringste Andeutung des beschriebenen Vorgangs finden und muß mich vielmehr auf die Seite GÖTTE's stellen, welcher die Chorda der Forelle vom sekundären Blatt ableitet. — Der Kiel dringt nie so weit ein, bis er das Mesoderm in zwei seitliche Lagen trennt und mit dem Entoderm in Berührung kommt. Die beigegebenen Zeichnungen Fig. 45 und 46, Taf. XVIII, zeigen so deutlich, wie man nur wünschen kann, die Chordaanlage in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Mesodermplatten, darunter das Entoderm, dessen Zellen, wie gesagt, von denjenigen der Chorda und des Mesoderms sich deutlich unterscheiden.

Öfters wird CALBERLA (14) als derjenige angeführt, der eine entodermale Entstehung der Chorda für Teleostier nachgewiesen hat (so z. B. von L. GERLACH [22] oder HOFFMANN [40]). Indessen sagt der Forscher nichts, was einer anderen Anschauung gegenübergestellt werden darf. „Die Chorda“, schreibt er, „entsteht zweifellos aus dem primären Entoderm. Das Mesoderm entsteht aus dem primären Entoderm, gleichzeitig mit der Anlage der Chorda.“ Ferner entsteht das Darmblatt aus dieser Schicht; kurzum, es bilden sich Chorda, Mesoderm und Darmblatt aus einer Schicht, dem primären (oder, wenn man will, dem palinogenetischen) Entoderm. Nun differenziert sich das Darmblatt (das sekundäre, eigentliche Entoderm oder Enteroderm, wie es auch genannt wurde) viel früher von der gemeinschaftlichen Anlage als die übrigen Teile. Die Differenzierung kann sogar bald nach dem Anfang der Invagination stattfinden (WILSON) oder zeitlich noch

weiter zurückgreifen, wie bei der Forelle. Chorda und Mesoderm bleiben also noch lange Zeit, nachdem sich das Darmblatt gebildet hat, miteinander in Verbindung. Es ist Sache der Auffassung, die zwischenliegende Schicht im Ganzen als Mesoderm zu deuten und die Chorda vom Mesoderm abzuleiten, wie es GÖTTE für die Forelle thut, oder von zusammenhängenden „Anlagen“ der Chorda und des Mesoderms zu sprechen. Für die letztere Annahme ließe sich das sehr frühzeitige Erscheinen der medianen Verdickung anführen.

Das Auftreten einer zusammenhängenden Mesoderm- und Chordaanlage kommt nicht ausschließlich den Teleostiern zu. Es läßt sich in diesem Sinne eine weitgehende Homologie zwischen Teleostiern, Ganoiden, Anuren und wohl auch Urodelen ziehen. Bei allen diesen Tieren treten beiderlei Anlagen als eine kontinuierliche Schicht auf. Was die Urodelen anbetrifft, so wird zwar von O. HERTWIG (31), ferner von CALBERLA (15), SCHWINK (74) und ERLANGER (19) behauptet, daß das Mesoderm zu beiden Seiten der Chordaanlage als paarige Doppellamelle gebildet wird, doch stehen auf anderer Seite die Beobachtungen von GÖTTE (25), BELLONCI (8), HOUSSAY (44) und LWOFF (59), die auch für diese Tiere das Auftreten einer zusammenhängenden Anlage beschreiben. Ferner wird für die Anuren auch von SCHWINK zugegeben, daß hier Chorda und Mesoderm als zusammenhängende Lage gebildet werden. Die Selachier können am allerwenigsten zur Vergleichung herangezogen werden. BORN meint in einem Referate in den Fortschritten für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, daß dieselben in der Bildung des Mesoderms wie in der Gastrulation eine Rückkehr zum primitiven Verhalten des Amphioxus vorstellen. Diese Deutung stützt sich auf die Arbeit der Brüder ZIEGLER, und nur sie allein ist es, die einen solchen Vergleich gestattet. Danach entsteht das ganze Darmblatt durch Einstülpung, und das axiale Mesoderm entsteht durch Wucherung beiderseits der Chorda; das peristomale Mesoderm wird den Polzellen des Amphioxus gleich gesetzt, die, nebenbei gesagt, von LWOFF und WILSON vollständig in Abrede gestellt werden. — Für die Cyclostomen wird die Bildung des Mesoderms von GÖTTE dadurch erklärt, daß mit der Dotteranhäufung in den Makromeren die Urdarmhöhle verengt wurde. Infolgedessen wird das Material für das Mesoderm seitlich und nach oben abgegrenzt. In noch höherem Maße könnte man dies für Teleostier behaupten. Da dieselbe Bildungsweise des Mesoderms und der Chorda bei allen Wirbeltieren sich wieder-

holt, so läßt sich, indem man am primären Verhalten des Amphioxus festhalten will, kaum an etwas anderes als an ein Zurückverlegen der Anlagen auf frühere Stadien denken.

Allgemeines.

Die Gastrula der Knochenfische wurde von verschiedenen Seiten zu erklären versucht; so vor allem von HAECKEL (26), ZIEGLER (83, 85) und O. HERTWIG (32), deren jeder eine originelle Auffassung vertritt¹⁾.

Nach HAECKEL ist die Teleostiergastrula eine typische Disco-gastrula. Die Umstülpung vom Randwulst gleicht der Blastula-einstülpung. Die umgeschlagene Schicht (das Entoderm) wächst „als ein immer enger werdendes Diaphragma in die Keimhöhle hinein“. Der Umschlagsrand entspricht dem Urmundrand. — HENNEGUY, der sich dieser Deutung anschließt, läßt sich die Blastula vom Amphioxus offen denken und um eine Dottersphäre einstülpfen. Die obige Erklärung wurde schon verschiedentlich besprochen (BALFOUR [4], S. 548—553, WILSON [82], S. 262). Der Haupteinwand, den man dieser Auffassung gemacht hat, ist die Asymmetrie der Gastrula bei allen Wirbeltieren und bei den Teleostiern insbesondere. Zwar wird hier eine ringförmige Einstülpung angelegt, doch schreitet sie nur an der hinteren, dem Embryonschild entsprechenden Stelle fort, und von da aus bildet sich der eigentliche Hypoblast. ZIEGLER's Deutung, der sich auch WILSON anschließt, kann als eine Korrektion der HAECKEL'schen Gastrula in dem oben erwähnten Sinne betrachtet werden. Die Dotterzellen der Amphibien werden der Dottermasse plus intermediäre Schicht der Teleostier homolog gesetzt, was auch BALFOUR für die Selachier thut. In beiden Fällen erfolgt der Umschlag um die dorsale Lippe. Die ventrale Lippe der Amphibien gleicht dem oberen Pol der Teleostier, das Wachsen des oberen

1) KUPFFER (53), KOLLMANN (49) und KOWALEWSKI (50) müssen hier noch genannt werden. Der erste Forscher bricht in seiner größeren Arbeit beim Anfang der Schilderung der Teleostiergastrula ab, und die vor 11 Jahren versprochene Fortsetzung ist nicht erfolgt. Zudem widersprechen seine Oberflächenbilder der Forelleneier den früheren von OELLACHER, wie den späteren von HENNEGUY. KOLLMANN's abweichende Deutung wurde von WILSON besprochen. Die Auffassung von KOWALEWSKI habe ich bei Gelegenheit der KUPFFER'schen Blase erwähnt.

Poles um den Dotter dem Überwachsen der Mikromeren über die Dotterzellen. Das Archenteron befindet sich hier, wie dort zwischen dem Dotter und der umgeschlagenen Schicht.

Der einzige Unterschied, das Fehlen der Verbindung zwischen dem Dotter und dem eingestülpten Teil, kann nach WILSON als Anpassung an die Bildung des Darmes aufgefaßt werden. Es tritt eine Arbeitsteilung im Hypoblast ein: der dorsale Teil übernimmt die Funktion der Entodermbildung, der ventrale wird zum Nahrungsmaterial. ZIEGLER und WILSON stimmen ferner darin überein, daß der vordere Umschlag nur als peristomales Mesoderm aufzufassen sei. HERTWIG scheint ein Gleiches auch für die Amphibien anzunehmen (Lehrb., 4. Aufl., Fig. 58). — Bei den Teleostiern hat er seine Bedeutung verloren und wird zur rudimentären Anlage — zum extraembryonalen Keimring, welcher nachher mit dem dorsalen Umschlagsrand verschmilzt.

Was das Schicksal des Urmundes betrifft, so wurde schon erwähnt, daß HAECKEL den Umschlagsrand als Urmundrand deutet. WILSON, HENNEGUY und SCHWARZ setzen die indifferente Kaudalmasse, „die Schwanzknospe“, dem Primitivstreifen der Amnioten homolog, und in der That gestattet der Bau dieses Gebildes, indem alle drei Blätter in einer indifferenten Lage zusammenhängen, sowie auch seine Lage, die mit der anfänglichen Lage des Primitivstreifens der Amnioten entspricht, am ehesten einen solchen Vergleich.

Nach HERTWIG (32) darf der obere Umwachsungsrand der Teleostier nicht mit der ventralen Lippe der Amphibien verglichen, sondern höchstens der „Randzone“, in welcher vegetative und animale Zellen ineinander übergehen, gleichgesetzt werden. Das Schicksal des Urmundes ist nach HERTWIG, wie bekannt, folgendes: Die Urmundlippe fällt am Beginn der Einstülpung mit dem Rand der Keimscheibe zusammen, bekommt aber bald eine nach der Scheibenmitte gerichtete Ausbuchtung. Diese ist dadurch entstanden, daß die rechte und linke Hälfte der zuerst gebildeten Urmundlippe sich in der Längsachse des Embryos in dem Maße, als sich die Keimscheibe über den Dotter ausbreitet, zusammenlegen (Lehrb., 4. Aufl., und „Urmund und Spina bifida“, S. 445). Der Vorgang kommt erst dadurch zum Abschluß, daß sich die seitlichen Urmundlippen durch Ausbildung der ventralen Lippe miteinander verbinden. Der Unterschied zwischen Teleostiern einerseits, Selachiern und Amnioten andererseits beruht auf einer Schließung des Urmundes bei den letzteren. Hier wird er schon

geschlossen, noch ehe die Keimscheibe den Dotter umwachsen hat. Der im ersten Falle „randständige“ Embryo kommt mehr in die Mitte des Blastoderms zu liegen ¹⁾).

Wie nach HATSCHKE die Verengung des Urmundes beim Amphioxus durch Verwachsung der Ränder erfolgt, welche zum größten Teil die spätere Rückenlinie bilden, so wird auch hier „der Anfang des Urmundes am Anfang der Chorda und der Zwischenhirngegend zu suchen sein“. Das hintere Ende des Urmundes wird zum After. — Die einzelnen Bildungsstadien, sagt HERTWIG, zeigen uns immer einen kleinen, dem jeweiligen Stadium entsprechenden Teil des Urmundes geöffnet. Will man den Begriff von seiner ganzen Ausdehnung bekommen, so muß man sich den Urmund in seiner ganzen Länge geöffnet denken. Dergleichen sollen die bekannten Froschmißbildungen vorstellen, wo der Urmund klappt und sich über die ganze Rückengegend des Embryos ausdehnt. Schon von LEREBoullet wird über eine ähnliche Mißbildung beim Hechtembryo berichtet, ferner wurde eine solche von RAUBER bei der Forelle beobachtet. Bei einem normal sich entwickelnden Knochenfischembryo läßt sich indessen ein derartiger Schluß des Urmundes nicht beobachten; die Schilderung von HERTWIG stützt sich, wie bekannt, auf die Konkrescenztheorie von His, der eine solche Bildung des Embryos erstens für die Selachier, dann für die Knochenfische behauptet (36, 37). RAUBER (68a), CUNNINGHAM (17) und RYDER (73) schließen sich dieser Theorie an; andererseits wurde sie aber aufs energischste angegriffen. So von BALFOUR (5), welcher sie ad absurdum zu führen sucht. Ferner sprechen sich HENNEGUY und LWOFF entschieden gegen dieselbe aus. Unter anderem meint BALFOUR, daß, wenn die Medullarrinne der Selachier sich geschlossen hat und an ihrem hinteren Ende mit dem Darmkanal in Verbindung steht (was sehr frühzeitig geschieht), kein weiteres Längenwachstum durch Konkrescenz erfolgen könne. Man müßte also annehmen, daß nur ein kleiner Teil des Körpers durch Konkrescenz gebildet werde, während der übrige durch Intussusception wächst.

HENNEGUY bemerkt, daß, nachdem sich die KUPFFER'sche Blase gebildet hat, die Konkrescenz nur hinter derselben (im

1) Auch dieser Unterschied ist wohl nicht so scharf. Bei einem von Miss CORNELIA CLAPP (16) untersuchten Teleostier (*Batrachus Tau*) kommen die Keimscheibenränder hinter der Embryonalanlage in einer längeren Verwachsungsstrecke zur Vereinigung.

Embryo nach vorn) stattfinden kann, da sich im anderen Falle dieselbe immer mehr und mehr von der Schwanzgegend entfernen müßte, während sich im Gegenteil konstatieren läßt, daß sie sich nach hinten ausdehnt. Ferner konstatiert der Autor an Hand der Messungen von HIS, daß der Teleostierembryo bis zum Schlusse des Blastoderms mit der Partie wächst, welche zwischen der KUPFFER'schen Blase und den Urwirbeln gelegen ist. Sich fragend, wie diese Beobachtungen mit der Konkrescenztheorie in Einklang zu bringen seien, sieht er nur zwei Möglichkeiten: 1) der Randwulst (bestehend aus Ektoderm und umgeschlagenem Entoderm) legt sich mit seinen äußeren Rändern in der Mediane zusammen, dann wird in der Längsachse des Embryos eine axiale celluläre Masse entstehen, die erst lateralwärts das gesonderte Ekto- und Entoderm erkennen lassen wird, oder 2) bevor sich der Randwulst in der Mediane mit seinen Hälften zusammenzulegen beginnt, verschmelzen die gesonderten Ekto- und Entoderm zu einer indifferenten Zellschicht, die sich erst nachträglich in Zellen des Ekto-, Meso- und Entoderms differenziert. Beide Möglichkeiten sind nicht annehmbar, da die Schmitte vor der KUPFFER'schen Blase zu jeder Zeit gut differenziertes Ektoderm, Entoderm und Chorda mit den Mesodermplatten erkennen lassen.

LWOFF sagt kurzweg, daß eine Bildung des Urmundes, wie sie HERTWIG beschreibt, von keinem Menschen gesehen wurde. Was er Positives für Axolotl angiebt, ist in der That recht verschieden von den HERTWIG'schen Figuren. Er sieht keinen Vorsprung nach vorn in der Längsachse des Embryos. Der Urmund, anfangs hufeisenförmig, wird immer enger, bildet sich zu einem Ring um, bis er sich endlich mit zwei lateralen Lippen schließt.

Bei den Knochenfischen hängt diese Frage mit der nach der Umwachsung des Blastoderms über den Dotter eng zusammen. Und in dieser Hinsicht ist man noch lange nicht zu einer befriedigenden Antwort gekommen.

HIS (37) sieht den Kopfteil des Embryos als fixiert an. Der vordere Teil der Keimscheibe umwächst den Dotter energischer als der hintere; der Embryo bildet sich durch Konkrescenz. — Nach OELLACHER (61) ist im Gegenteil der hintere Teil der Keimscheibe (also auch das Schwanzende des Embryos) als fixiert zu betrachten, der vordere Teil umwächst den Dotter; der Embryo wächst durch Intussusception.

Die meisten Forscher nahmen eine gleichmäßige Umwachsung von allen Seiten an, nach KUPFFER (51) soll sich dabei die Keim-

scheibe um den centralen festen Punkt in dem Sinne drehen, daß sich der Embryo parallel zu sich selbst um 180° verschiebt.

Mit diesen drei Behauptungen sind alle Möglichkeiten der Umwachsung erschöpft (ausgenommen vielleicht die Annahme einer langsameren Umwachsung des vorderen Teiles und schnelleren des hinteren). Schon diese Zusammenstellung bezeugt, wie unsicher die Schlußfolgerungen sind, die von einer dieser Möglichkeiten ausgehen. Die Forelleneier eignen sich zur Entscheidung der Frage weniger als alle anderen; einmal ihrer Größe wegen, die eine Schnittführung durch das Ei unmöglich macht, zweitens ihrer runden Form wegen, welche eine einwandfreie Orientierung ausschließt¹⁾. Von ähnlichen Überlegungen wurde wohl HENNEGUY geleitet, indem er sich zwischen den Angaben von KUPFFER und OELLACHER nicht entschließen kann. Um so mehr muß man bedauern, daß der Mangel an Material KOWALEWSKI nicht erlaubte, die Frage endgiltig zu lösen. Dieser Forscher hatte ovale Eier eines unbekanntes Teleostiers vor sich und hat in allerfrühesten Stadien eine Verschiebung des hintersten Randes konstatiert. Nach der Lage des fertigen Embryos zu urteilen, würde aber der hintere Rand bald zur Ruhe kommen und die weitere Umwachsung nur von dem vorderen Rand der Keimscheibe aus vor sich gehen. Zwischenstadien fehlen, wie gesagt. Und somit bleibt eine der wichtigsten Fragen in der Entwicklung der Knochenfische noch offen.

Ganz negativ gegen die Gastrulationsfrage bei den Wirbeltieren verhält sich ein hier schon mehrfach erwähnter Autor, LWOFF (59), dessen Arbeit, wie man hoffen darf, von vielen Seiten eine Replik herausfordern wird. Der Forscher hat die Entwicklung des Amphioxus einer Kontrolle unterzogen, ferner Cyclostomen, Amphibien, Selachier, Teleostier und Reptilien auf die Keimblätterbildung nochmals untersucht und kommt zu dem Schlusse, daß alle unsere theoretischen Vorstellungen über die Entwicklung der Wirbeltiere (Bildung des Entoderms durch Gastrulation, entodermale Chordaentwicklung, Entstehung des Mesoderms vom Entoderm, Cölom als Urdarmdivertikel) jeder tatsächlichen Grundlage entbehren. Zu einer Kritik dieser Angaben ist wohl nur der berechtigt, der mit ebenso viel Thatsachen-

1) Wenn WILSON (82) z. B. bei *Serranus* das hintere Ende sich nicht verschieben läßt, weil seine relative Lage zu der Fettkugel die gleiche bleibt, so ist dies wohl im runden Ei kein allzu exaktes Maß.

material diesen Behauptungen entgegentreten kann. Hier wurde vorläufig für die Knochenfische eine der LWOFF'schen entgegengesetzte Meinung vertreten und gezeigt, daß, was diese Tiere betrifft, seine Angaben viel zu unvollständig sind, um die Bildung des Darmblattes aus dem Dotter zu beweisen. Aber auch sonst drängen sich beim Studium seines Werkes Fragen auf, die die Grundlagen der Beweisführung berühren. LWOFF geht vom Amphioxus aus, und indem er die Makromeren nach HATSCHKEK als Entoderm-, die Mikromeren als Ektodermzellen deutet, läßt er im Gegensatz zu bisherigen Erfahrungen beiderlei Zellenarten sich einstülpen, und zwar verläuft der Vorgang so, daß die Mikromeren die dorsale Wand der Höhle bilden. Aus dieser dorsalen Wand („ektoblastogene dorsale Platte“) bildet sich das Mesoderm und die Chorda. Aus den Makromeren entsteht der Darm. LWOFF verwahrt sich zwar ausdrücklich dagegen, im allgemeinen in früheren Stadien die Makromeren kurzweg als Entodermzellen zu deuten, und giebt zu, daß dieselben, indem sie sich teilen, ebenso Ektoderm- wie Entodermzellen liefern. „Bei der Unterscheidung der primären Keimblätter“, meint er, „muß man zunächst ins Klare bringen, welche Elemente oder welche Schicht den Darm bildet“, und wenn LWOFF schon bei der Blastula des Amphioxus Entodermzellen unterscheidet, so ist es nur deswegen, weil diese eben den Darm liefern. Sofern also die innere Schicht der Gastrula einartige Zellen bilden, darf man von Entoderm sprechen, denn auch nach LWOFF ist es gleichgiltig, ob von diesen Zellen etwas anderes außer dem Darm gebildet wird. Wenn es aber zweierlei Zellen sind, wie beim Amphioxus (nach LWOFF), dann sind die Makromeren ausschließlich als Entoderm zu bezeichnen.

Es fragt sich, inwiefern man sogar auf diesem Stadium den Unterschied präzisieren darf, ob die Mikromeren, trotzdem sie eingestülpt werden, als Ektoderm gedeutet werden können und nicht etwa jenem Teil der Makromeren gleich sind, „die etwas anderes außer dem Darm bilden sollen“.

Daß die Makromeren früher oder später zu Entodermzellen werden, das wird stillschweigend angenommen; daß es aber nicht immer der Fall zu sein braucht, darüber belehrt uns z. B. die Entwicklung einer ganzen Reihe von Kalkschwämmen (*Sycandra*, *Ascandra*, *Leucandra*) [SCHULZE, 77]¹⁾. Das Ei furcht sich erstens

1) Vgl. auch: DENDY, On the pseudogastrula-stage in the development of calcareous sponges, in Proc. Roy. Soc. Victoria, 1890.

äqual, dann ein wenig inäqual, so daß ein Unterschied zwischen Mikro- und Makromeren entsteht. Es bildet sich eine „Amphiblastula“ von großen, körnigen Zellen und sekundär gestreckten kleineren Geißelzellen. Die großen stülpen sich ein, es bildet sich eine „Pseudogastrula“. Nachdem der Embryo ausgeschlüpft ist, nimmt die Pseudogastrula ihre frühere Blastulaform wieder an, und es bildet sich die definitive Gastrula in umgekehrter Weise: die kleineren Zellen stülpen sich ein, die größeren werden zum Ektoderm. — Erstens könnte man hier denken, daß eine und dieselbe Schicht einmal als Ektoderm, dann als Entoderm fungiert. Zwar verläßt die Larve auf dem Stadium der Pseudogastrula die Radiärtuben und gelangt nach außen, doch wandelt sie sich bald in eine Blastula um. Ob die zuerst eingestülpte Schicht die ernährende Funktion eines Entoderms ausübt, ist nicht sicher. Aber viel wichtiger ist es, daß in der definitiven Gastrula das Entoderm von kleineren Zellen gebildet wird.

SCHULZE selbst macht auf dieses Verhalten besonders aufmerksam: „Es folgt daraus, daß die Figuration der bei der Furchung entstandenen Elemente für ihre Bestimmung als Teile des einen oder des anderen Keimblattes keineswegs so charakteristisch und entscheidend ist, wie man wohl früher glaubte.“ — Gegen dieses Beispiel könnte man vielleicht einwenden, daß die Stammesverwandtschaft der Schwämme mit den übrigen Metazoen und die entsprechende Homologie der Keimblätter von einigen Forschern bestritten, von den anderen mit größter Reserve aufgenommen wird. Ein ähnliches Verhalten der Furchungssegmente lassen aber auch einige Antozoen erkennen, wie man aus den Abbildungen von KOWALEWSKI und MARION (Ann. Mus. Hist. Nat., Marseille, Vol. I, 1883) ersehen kann. Frühzeitig tritt in den Furchungssegmenten ein Unterschied zwischen den inneren, körnigen, kleineren Zellen, die zu Entodermzellen werden, und größeren Ektodermzellen ein.

Ein Gastropode, *Neritina fluviatilis*, zeigt das Verhältnis der beiden Blastomeren in noch deutlicherem Lichte. Die Makromeren liefern wie bei den übrigen telolecithalen Eiern die Mikromeren; aber nicht alle Mikromeren werden zu Ektodermzellen, ein Teil derselben wird zu Entoderm, und der Urdarm wird teils von Makro-, teils von Mikromeren gebildet (BLOCHMANN, 10)¹).

1) Ähnliches Verhalten findet man auch bei Planorbis. RABL, Über den pedicel of invagination und das Ende der Furchung bei Planorbis, Morph. Jahrb., 1880.

Der Urdarm wird also gebildet: 1) durch Makromeren, 2) durch Mikromeren, 3) durch Makro- und Mikromeren zugleich. — Kann man in Anbetracht dieses Verhaltens einen Unterschied zwischen den beiden Gebilden machen? Ist es nicht zum mindesten ebenso gerechtfertigt, beiderlei Blastomeren als indifferente Zellen aufzufassen, die sich nur durch verschiedenen Dottergehalt unterscheiden, und von einer Gastrula im allgemeinen auf dem Stadium des zweischichtigen Keimes, ungeachtet der Größe der Zellen, zu sprechen?

Auch LWOFF läßt die beiden Zellenarten allmählich ineinander übergehen, und die lateralen Teile der Mesodermfalten sollen von Makromeren gebildet werden, was der Autor als doppelten Ursprung des Mesoderms deutet.

Für die übrigen Wirbeltiere soll die Gastrula auch nicht zutreffen. Es läßt sich hier nichts von einer Einstülpung, die zur Darmbildung führt, bemerken, und als Gastrulation ist nur ein solcher Einstülpungsprozeß zu bezeichnen, der direkt oder indirekt zur Bildung des Darmes führt. Die Darmbildungszellen (Dotterzellen der Amphibien und Cyclostomen, Dotter samt Merocyten der Fische) werden von Mikromeren umwachsen. Was eingestülpt wird, ist hier eine ektoblastogene Chorda und Mesodermanlage, die in keinem Verhältnis zur Bildung des Darmes steht.

LWOFF sucht an seinen Präparaten den ausschließlichen Anteil der Dotterzellen (resp. der intermediären Schicht) beim Aufbau des Darmblattes bei Cyclostomen, Amphibien, Selachiern, Teleostiern und Reptilien zu beweisen. Auf der anderen Seite stehen aber die Beobachtungen vieler Autoren, die für alle diese Tiere das Darmblatt durch das umgeschlagene Blatt ausschließlich oder wenigstens teilweise bilden lassen.

Für Cyclostomen nehmen BALFOUR und viele andere Forscher an, daß sich der Darm aus zweierlei Zellen bildet. Für Ganoiden wird einstimmig die Differenzierung des Darmblattes vom primären Entoderm behauptet. Bei den Amphibien ist die Frage bis jetzt noch streitig. Während die einen beide Zellenarten sich daran beteiligen lassen, entsteht es nach anderen durch Auseinanderweichen der Dotterzellen. Bei den Selachiern schreiben beinahe alle Autoren dem umgeschlagenen Hypoblast eine Rolle beim Aufbau des Darmblattes zu, die Brüder ZIEGLER lassen das ganze Entoderm sich einstülpeln. Wie es mit den Teleostiern steht, wurde ja eingehend besprochen.

Als die vorliegende Arbeit schon fertig war und dem Druck überliefert werden sollte, bekam ich die ganz neuen Publikationen von SAMASSA (87, 88, 89) in die Hände; sie müssen an dieser Stelle eine kurze Besprechung finden. Der Umstand, daß zwei Autoren gleichzeitig und unabhängig voneinander die Gastrulation bei den Wirbeltieren einer Kritik unterziehen und dieselbe ganz oder teilweise verwerfen, ist an und für sich schon charakteristisch. Diese Kritik ist es, was die beiden Autoren nähert, sonst unterscheiden sie sich beinahe in allen wesentlichen Punkten. Während LWOFF eine Einstülpung überall anerkennt, die jedoch, wie mehrfach erwähnt, eine ektodermale Chorda und Mesodermanlage bildet, leugnet sie SAMASSA bei den meroblastischen Eiern gänzlich, und wo dieselbe für ihn noch vorhanden ist (beim Amphioxus und teilweise bei den Amphibien), ist es eben eine Gastrulation, die zur Bildung des Entoderms führt. LWOFF leitet das Entoderm bei den meroblastischen Eiern von den Dotterkernen ab (und darauf beruht ja seine Gegenüberstellung des Darmblattes der Anlage der Chorda und des Mesoderms); SAMASSA wiederum leugnet jeglichen Anteil der Dotterkerne beim Aufbau des Embryos. LWOFF begnügt sich, zu zeigen, daß die Keimblattendifferenzierung bei den Wirbeltieren nichts mit der Gastrulation zu thun hat, für SAMASSA „liegt die Stärke der Gastracatheorie vor allem darin, daß sie von allen Hypothesen über den Ursprung der Metazoen die größte innere Wahrscheinlichkeit hat“ und außerdem „in der Ontogenie der meisten ursprünglichen und dotterfreien Formen ihre Bestätigung findet“, und er sieht sie auch beinahe palingenetisch rein beim Amphioxus, cänogenetisch verändert bei den Amphibien; bei den meroblastischen Eiern soll sie gänzlich fehlen: cänogenetisch vollständig unterdrückt sein. — Auch geht SAMASSA meiner Ansicht nach viel methodischer zu Werke. Er sucht sich einerseits auf die Begriffe „Gastrula“, „Gastrulation“ eine klare Antwort zu verschaffen und fragt sich zweitens, inwiefern die Teilung Anhaltspunkte für die Bestimmung der Keimblätter giebt.

Und hier trifft LWOFF seitens dieses Autors ganz derselbe Vorwurf, den ich ihm an Hand zweier Beispiele, welche sich vielleicht vermehren lassen, aus dem Gebiet der Entwicklung der Wirbellosen gemacht habe, nämlich: inwiefern darf man die Makromeren als Entoderm-, die Mikromeren als Ektodermzellen

deuten? — „Wenn aber“, lesen wir, „nur die Zellen Entodermzellen sind, aus denen der Darm entsteht, so ist nicht gut einzusehen, wie aus denselben noch etwas anderes gebildet werden kann als der Darm.“ . . . Später stellt sich heraus, daß auch ein Teil des Mesoderms aus dem Entoderm entstehen soll. Woran sind denn die Entodermzellen zu unterscheiden; vielleicht daran, daß sie von Mikromeren umwachsen sind? Dann sind also die Mikromeren wohl Ektoderm, von einem früheren Stadium wird dies aber ausdrücklich gelehnet. . . Woher kommt dann auf einmal die Berechtigung, die Keimblätter nach der Größe der Zellen zu unterscheiden? — An anderer Stelle heißt es: „Falls die Beobachtungen LWOFF's über die Entwicklung der Wirbeltiere mit totaler Furchung richtig sind, so folgt meiner Ansicht nach aus denselben weiter nichts, als daß die Auffassung der Makromeren als Entoderm, der Mikromeren als Ektoderm, welche von den meisten Forschern vertreten wird, irrtümlich ist, daß vielmehr beide Zellenarten zur Bildung des Urdarms verwendet werden, wobei die Mikromeren die Chorda und einen Teil des Mesoderms bilden.“ SAMASSA sucht die Frage, inwiefern man die Mikromeren (resp. animale Zellen) und Makromeren (vegetative Zellen) zur Bestimmung der Keimblätter verwenden kann, auf folgende Weise zu lösen:

Bei Ascidien wird der Urdarm nur aus den vegetativen Zellen gebildet und nach übereinstimmenden Angaben der Beobachter der Ascidienentwicklung gehen Chorda und Mesoderm aus dem Urdarm hervor (folglich aus den vegetativen Zellen). — Bei Amphibien versuchte der Autor diese Frage auf experimentellem Wege durch Abtötung der vegetativen Zellen mittelst Induktionsschlägen zu lösen (88). Das Hauptergebnis, auf welches es hier hauptsächlich ankommt, ist das, daß man bei einem Ei mit abgetöteten vegetativen Zellen an der Stelle, wo bei normaler Entwicklung der Urmund liegen würde, eine umgebogene Lage sieht, die beim Vergleiche mit dem sich normal entwickelnden Embryo als dorsaler Urdarm gedeutet wird. In einem Falle, wo die vegetativen Zellen zwar nicht getötet, doch in ihrer Entwicklung geschädigt wurden, entwickelte sich der Embryo so weit, daß die Anlage der Chorda deutlich sichtbar wurde.

Bei Ascidien wurde der dorsale Urdarm und folglich auch die Chorda, aus den vegetativen Zellen gebildet, bei den Amphibien aus den animalen: somit „gewährt die Furchung für die Bestimmung der Keimblätter keinerlei Anhaltspunkte“.

Zur Gastrulation zurückkehrend, findet sie der Autor beinahe rein palingenetisch beim Amphioxus (auf die bilaterale Symmetrie dieser Gastrula wurde ja schon von mehreren Seiten aufmerksam gemacht); bei den Amphibien vollzieht sich die Gastrulation nur um die dorsale Lippe, auf der ventralen Seite ist sie cänogenetisch stark beeinflußt: sie wird hier gar nicht vollzogen.

Nun folgen die Angaben des Autors für meroblastische Eier¹⁾, die mit meinen Erfahrungen bei den Knochenfischen in manchem nicht übereinstimmen.

Zunächst der Anteil der Dotterkerne bei der Bildung der Keimscheibe. Im Gegensatz zu den Annahmen von BALFOUR, SCHULZ, SWAEN, KASTSCHENKO u. a.²⁾, sollen die Dotterkerne keinen Anteil an der Bildung der embryonalen Gewebe der Selachier haben. Dagegen, daß man die entsprechenden Befunde bei den Teleostiern nicht ohne weiteres auf die Selachier übertragen darf, sprechen bei den letzteren gewichtige Beobachtungen das Erscheinen der Dotterkerne betreffend. Während bei den Knochenfischen die neuesten Autoren alle einig darüber sind, daß die Dotterkerne von den Furchungskernen abzuleiten sind, ist dies bei den Selachiern zum mindesten zweifelhaft. — KASTSCHENKO hat auf dem Stadium zweier Furchungszellen eine Anzahl Dotterkerne bemerkt, RÜCKERT beobachtete dieselben noch vor der Vereinigung der Vorkerne; er führt sie somit auf überschüssig eingedrungene Samenfäden zurück, wofür eine weitere Stütze darin gefunden wird, daß die Dotterkerne halb so viel Chromosomen enthalten als die Furchungskerne. Von SAMASSA wird TORADO citiert, der für die Reptilien ursprünglich eine Polyspermie annahm, sich aber bald überzeugte, daß er es mit gewissen Protoplasmaansammlungen zu thun hat, und daß physiologische Polyspermie bei den Reptilien nicht vorkommt. SAMASSA meint dies bestätigen zu können, verwahrt sich aber gegen die Übertragung dieser Befunde auf die Selachier. Auch umgekehrt dürfte eine solche Übertragung auf die Teleostier nicht statthaft sein. Bei diesen Fischen wurde Ähnliches, wie KASTSCHENKO und RÜCKERT bei Selachiern gesehen, von keinem Forscher beobachtet, auch SAMASSA nimmt gleich

1) Es handelt sich hier um die Eier von Selachiern und Teleostiern; bei den Sauropsiden soll die Keimblätterdifferenzierung beträchtlich verschieden sein, worauf hier nicht eingegangen werden kann.

2) Den betreffenden Litteraturnachweis siehe bei LWOFF und SAMASSA.

den anderen Forschern an, daß die Dotterkerne der Teleostier anderen Ursprungs sind, daß sie von den Furchungskernen abstammen. Und wird einmal der verschiedene Ursprung der Dotterkerne für die beiden Fischgruppen angenommen, so ist die Möglichkeit ihres verschiedenen Verhaltens nicht ausgeschlossen. Und dennoch sollen auch bei den Knochenfischen die Dotterkerne keinen Anteil am Aufbau der Keimscheibe haben ¹⁾).

RÜCKERT läßt übrigens die Möglichkeit offen, daß nicht alle Merocyten der Selachier von den überschüssigen Samenfäden abzuleiten sind. Ohne näher darauf eingehen zu können, verweise ich nur auf SAMASSA'S Fig. 46, Taf. XIII, welche ein älteres Furchungsstadium vom *Scyllium canicula* vorstellt. Eine Zelle hängt zur Hälfte mit dem Dotter zusammen, außerdem sieht man unter ihr tief im Dotter einen Kern, der auf der Figur als Furchungskern zum Unterschied von den übrigen Dotterkernen bezeichnet wird. Frägt man sich, was aus diesem Kerne wird, so kann die Antwort nach alledem, was man von dem Autor über die Furchungskerne erfährt, nur die sein, daß er sich mit einem Teil des Protoplasmas vom Parablast abschnürt. Und ist dies nicht eine Nachfurchung? Man braucht sich dieses Verhalten bei den Teleostiern nur gesteigert zu denken: nämlich, daß mehr Furchungskerne, ähnlich wie in der Fig. 46, in den Parablast zu liegen kommen. Überdies glaube ich, daß hier vorerst ein Mißverständnis in der Deutung vorliegt. Daß die direkt sich teilenden Kerne eine Nachfurchung unterhalten, tritt besonders bei den Salmoniden (und diese hat der Forscher untersucht) so deutlich zu Tage, daß es einfach schwer ist, dieselbe zu übersehen. In Anbetracht der erwähnten Fig. 46 (die sich übrigens auf die Selachier bezieht) glaube ich, daß der Autor den Vorgang wohl bemerkt, denselben aber von der Furchung nicht unterscheidet oder nicht unterscheiden will. Indessen werden im allgemeinen die Zellen, die mit dem Parablast kontinuierlich zusammenhängen und welche, dank der Teilung der in der kontinuierlichen Schicht eingeschlossenen Kerne, als Knospen sich abschnüren, als nachgefurcht bezeichnet. (Vergleiche übrigens das über Furchung und Nachfurchung auf S. 300 Gesagte.)

Es handelt sich hier offenbar nur um Nachfurchung auf späteren Stadien, wobei sich die Kerne des Parablastes schon direkt

1) Die Angaben für die Teleostier sind vor der Hand als vorläufige Mitteilung zu betrachten.

teilen. Trotzdem bei den Selachiern der Anteil der Merocyten am Aufbau des Embryos mit Bestimmtheit ausgeschlossen wird, findet man doch folgende Klausel: „Die bestimmten Angaben RÜCKERT'S über diesen Punkt (das Abschnüren einiger Dotterkerne mit dem umgebenden Dotter und Einwandern derselben in die Gewebe, um dort zu Grunde zu gehen) will ich durchaus nicht in Zweifel ziehen, ich glaube aber, daß sie speciell bei Torpedo Giltigkeit haben.“ Sollte man auch für die Knochenfische eine ähnliche Klausel vorbehalten können¹⁾? Die Frage würde sich also darauf zurückführen, ob die abgeschnürten Zellen zum Aufbau der Gewebe verbraucht werden oder bloß dort einwandern, um resorbiert zu werden. Daß diese abgeschnürten Zellen nicht mit Dotter, sondern mit Protoplasma umgeben sind, scheint für mich in Anbetracht solcher Bilder, wie ich sie in Fig. 11 und 12 abgebildet habe, sicher. Dieselben sind auch allen übrigen Zellen gleich, und es läßt sich an ihnen nichts erkennen, was ihren späteren Zerfall bedingen sollte; im Gegenteil glaubte ich zu sehen, daß die mit Dotterkugeln beladenen Zellen oder die „Vakuolenzellen“ (Fig. 13a, b, c) sich zu regelmäßigen Blastodermzellen umwandeln (Fig. 13f). Nur die relativ auf sehr späten Stadien sich abfurchenden Zellen mit dem großen, knotigen, dunklen Kern, seien dieselben frei oder mit Dotter beladen (wie solche in den Fig. 15, 17, 18b und c abgebildet sind), zeigen, an dem Kern nämlich, die beginnende Degeneration, und nur von diesen dürfte man behaupten, daß sie nachträglich dem Zerfall unterliegen.

Trotzdem man beim Anblick der meisten nachgefurchten Zellen keinen Anhaltspunkt für die Behauptung hat, daß sie einer späteren Degeneration unterliegen, so hat andererseits die Annahme, daß sie zum Aufbau der Embryonalgewebe verbraucht werden, dennoch einen schwachen Punkt, den ich nicht verschweigen will.

Die Kerne, die sich im Parablast direkt teilen, können diesen Teilungsmodus unmöglich bewahrt haben. Zweierlei Zellenvermehrung im Embryo anzunehmen, wäre zum mindesten sonderbar. Daß die Zellen, nachdem sie in die Keimscheibe gelangen, sich auf einmal mitotisch zu teilen beginnen, ist auch nicht ohne Weiteres wahrscheinlich.

1) Und thut man dies RÜCKERT zu Liebe, so sollte man für die Behauptungen KUPFFER'S, VAN BENEDEN'S, VAN BAMBEKE'S, BROOK'S, die von solchen Zellen das Entoderm ableiten, wenigstens die Möglichkeit ihrer späteren Resorption reservieren.

Die nachgefurchten Zellen stelle ich, wie erwähnt, in keinen genetischen Zusammenhang zu irgend einem Keimblatt und möchte darin eine Nebenerscheinung, verursacht durch die Art der Furchung und des Sammeln des Protoplasmas im Ei, erblicken. Und dieses ändert an der Frage der Gastrulation bei den Teleostiern gar nichts.

Ein wichtiger Unterschied ist, daß die primären Keimblätter bei Teleostiern nach SAMASSA durch Abspaltung sich bilden sollen. Es wurde erwähnt (S. 312), daß die meisten Autoren sich für die Einstülpung aussprechen, während einige an der Abspaltung festhalten; auch wurde es betont, daß die Salmoniden zur Entscheidung der Frage kein günstiges Objekt sind. Die Lage der mitotischen Figuren schien mir hier auf eine Umbiegung und Umschlag zu deuten; die WILSON'schen Abbildungen aber, die sich auf Serranus beziehen (82, Fig. 43, 44, 46, 47), scheinen die Möglichkeit einer Abspaltung auszuschließen. Eine andere Frage ist die, ob der Prozeß, den ich mit dem wenig passenden Worte „Umschlag“ mehrfach benannte, auch als Gastrulation gedeutet werden kann, denn eine Einstülpung, wie sie bei holoblastischen Eiern vorkommt und sich phylogenetisch bei der Gastraea nach HAECKEL vollzogen haben soll, ist der Vorgang eben nicht. Anders lautet dieselbe Frage: ob bei den Teleostiern ein Gastrulastadium vorhanden ist oder nicht?

SAMASSA antwortet darauf verneinend, denn ein entsprechender Vergleich der Gastrula beim Amphioxus wird „immer daran scheitern, daß die ventrale Urdarmwand fehlt und der ventrale Darmverschluß viel später erfolgt“ und dies „durch einen Prozeß, dem beim Amphioxus nichts entspricht“.

Auf S. 330 wurde gesagt, wie WILSON diesen Unterschied erklärt: es sei eine Arbeitsteilung im Hypoblast eingetreten, der dorsale übernimmt die Funktion der Entodermbildung, der ventrale wird zum Nahrungsmaterial.

Ein ähnlicher Gedankengang findet sich bei SAMASSA: „Es kann aber sein, daß gerade die große Masse des Dotters diesen Effekt hervorbringt (die Verschiebung der morphologischen Funktionen von den vegetativen Zellen auf die animalen), indem in einem bestimmten phylogenetischen Stadium sich das Bildungsplasma vom Dotter zurückzieht und so der Keim dem Dotter gegenüber in eine mehr unabhängige Stellung gelangt.“

Wir haben aber eine Lage von Bildungsplasma in dem Dotter — ich meine den Parablast, und dieser dürfte wohl den

vegetativen Zellen des Amphioxus entsprechen. Da derselbe aber nicht die gleiche morphologische Rolle spielt (Bildung der ventralen Urdarmwand), so lassen sich die Teile nicht homologisieren, und wenn ich SAMASSA richtig verstehe, dürfte das Vorhandensein desselben vielmehr die Richtung andeuten, in welcher die cänogenetische Beeinflussung seitens des Dotters stattgefunden hat.

Litteraturverzeichnis.

- 1) AGASSIZ und WHITMAN, On the development of some pelagic fish-eggs. Preliminary notice. Proceedings of the American Acad. of Arts and Sciences, Vol. XX, 1884.
- 2) AUBERT, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. V, 1854.
- 3) v. BAER, C. E., Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig 1838.
- 4) BALFOUR, F. M., A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
- 5) — A treatise on comp. embryology. London 1878.
- 6) VAN BAMBEKE, C., Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers publ. par l'Acad. Roy. de Belgique, 1876.
- 7) BAUMGARTNER, M., Beobachtungen über die Nerven und das Blut. Freiburg 1830.
- 8) BELLONCI, Blastoporo e linea primitiva dei vertebrati. Atti della R. Acad. dei Lincei, V. 19, 1884.
- 9) VAN BENEDEN, E., Contribution à l'histoire du développement des Téléostiens. Bull. de l'Acad. de Belgique.
- 10) BLOCHMANN, F., Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 36, 1882.
- 11) BROOK, G., Preliminary account of the development of the Lesser Weever Fish (*Trachinus vivipera*). Journ. of the Linnean Soc. Zool., Vol. XVIII, 1884.
- 12) — On some points of the development of *Motella mustata*. Journ. of the Linnean Soc., 1885.
- 13) — On the origin of the hypoblast in pelagic Teleostean ova. Quart. Journ. of Micr. Soc., Vol. XCVII, 1885.
- 14) — On the formation of the germinal layers in Teleostei. Proc. Roy. Soc., Edinburgh, Vol. XIII, 1886.
- 15) CALBERLA, E., Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis bei den Teleostiern und den Petromyzonten. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.
- 16) CLAPP, CORNELIA, Some points in the development of the Toad-Fish. Journ. of Morphol., 1891.

- 17) CUNNINGHAM, J., On the relations of the yolk to the gastrula in Teleosteans. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, 1886.
- 18) — The significance of the KUPFFER's vesicle etc. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, 1885.
- 19) v. ERLANGER, Über den Blastoporus der Anuren etc. *Zool. Jahrbücher*, Bd. IV, 1890.
- 20) DE FILIPPI, Memoria sullo sviluppo del Ghiozzo d'acqua dolce. (*Gobius fluviatilis*). *Annali Univ. di Medici*, 1841.
- 21) GENSCH, H., Das sekundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. *Inaug.-Diss. Königsberg* 1882.
- 22) GERLACH, L., Über die entodermale Entwicklung der Chorda dorsalis. *Biolog. Centralblatt*, II, 1881.
- 23) GORONOWITSCH, N., Studien zur Entwicklung des Medullarrohres bei den Knochenfischen nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei den Salmoniden. *Morpholog. Jahrbuch*, X, 1885.
- 24) GÖTTE, G., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere: Der Keim des Forelleneies. *Arch. für mikr. Anatom.*, Bd. IX, 1875.
- 25) — Entwicklungsgeschichte der Unke. *Leipzig* 1875.
- 26) HAECKEL, E., Die Gastrula und die Eifurchung der Tiere. *Jen. Zeitschr.*, IX, 1875.
- 27) HENNEGUY, L., Formation du germe dans l'oeuf de poissons osseux. *Bull. de la Soc. de Biologie*, 1880.
- 28) — Formation des cellules embryonnaires dans le parablaste des poissons osseux. *Bull. de la Soc. de Biologie*, 1882.
- 29) — Sur la formation des feuilles embryonnaires chez la Truite. *Comptes rendus de l'Acad. de Sc.*, 1882.
- 30) — Recherches sur le développement des poissons osseux. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1888.
- 31) HERTWIG, O., Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XV und XVI, 1881—1882.
- 32) — Urmund und Spina bifida. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. XXXIX, 1892.
- 33) HERTWIG, O. und R., Die Cölomtheorie. *Jena* 1881.
- 34) HIS, W., Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei den Knochenfischen. *Leipzig* 1868.
- 35) — Untersuchungen über die Entwicklung der Knochenfische. *Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte*, I, 1876.
- 36) — Über die Bildung der Haifischembryonen. *Zeitschr. für Anat. und Entwicklungsgesch.*, II, 1877.
- 37) — Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo. *Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch.*, 1878.
- 38) — Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). *Arch. für Anat. und Entwicklungsgesch.*, 1882.
- 39) HOFFMANN, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. *Zool. Anzeiger*, 1878.
- 40) — Zur Ontogenie der Knochenfische. *Verhandlungen der K. Acad. der Wissenschaften*, Amsterdam 1881—1886.

- 41) HOFFMANN, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., XXIII, 1883.
- 42) — Über die Entwicklungsgeschichte der Chorda dorsalis. HENLE's Festgabe. Bonn 1882.
- 43) — Über den Ursprung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter der Knochenfische. Zeitschr. für wiss. Zool., XLVIII, 1888.
- 44) HOUSSAY, F., Etudes d'embryologie sur les vertébrés. Arch. de Zool. expérimentale, Tom. VIII, 1890.
- 45) JANOSIK, G., Partielle Furchung bei den Knochenfischen. Arch. für mikr. Anat., XXIV, 1884.
- 46) KINGSLEY und CONN, Some observations on the embryology of the Teleosteans. Mem. Boston Soc. N. H., Vol. III, 1883.
- 47) KLEIN, E., Observations on the early development of the common Trout. Quart. Journ. of Micr. Sc., N. S., XVI, 1876.
- 48) KOLLMANN, J., Die Geschichte des Primitivstreifens bei den Meroblastiern. Verh. d. Naturf. Gesellsch. in Basel, 1886.
- 49) v. KOWALEWSKI, M., Über die ersten Entwicklungsprozesse der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool., XIII, 1886.
- 50) — Die Gastrulation und die sogenannte Allantois bei den Knochenfischen. Berichte der Phys.-med. Societät zu Erlangen, Juni 1886.
- 51) KUPFFER, C., Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Arch. für mikr. Anat., IV, 1868.
- 51a) — Die Entwicklung des Häriings im Ei. Jahresberichte der Kommission zur wiss. Untersuchung d. deutschen Meere in Kiel. Für die Jahre 1874—76. Berlin 1878.
- 52) — Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbeltiere. Zool. Anz., 1879.
- 53) — Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere etc. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1882—1884.
- 54) LEREBoulLET, M., Recherches sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrévisse. Ann. des Sc. Nat., 4. S. I, 1854.
- 55) — Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la Truite, du Lézard et du Limnée. Ann. des Sc. Nat., 4. S. XVI, 1861.
- 56) LIST, J. H., Zur Herkunft des Periblastes bei den Knochenfischen (Labriden). Biol. Centralbl., VII, 1887—1888.
- 57) — Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). Zeitschr. f. wiss. Zool., B. XLV.
- 58) LWOFF, B., Die Bildung der primären Keimblätter und die Entwicklung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Moskau 1894.
- 59) M'INTOSH and PRINCE, Development and life-histories of Teleosteans. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh, Vol. XXXV, 1890.
- 60) — — Further observations on the life-histories and development of Fishes. Edinburgh Fish. Rep., 1891.

- 61) OELLACHER, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXII und XIII, 1872—1873.
- 62) OWSIANNIKOW, PH., Über die ersten Vorgänge der Entwicklung in den Eiern des *Coregonus laveratus*. Bull. de l'Acad. de St. Pétersbourg, XIX, 1874.
- 63) PRINCE, E., Significance of the yolk in the eggs of osseous fishes. Ann. Nat. Hist., 1887.
- 64) RADWANEK, J., Über die erste Anlage der Chorda dorsalis. Sitzungsber. der Wiener Akad., LXXIII, 1876.
- 65) RAFFAELE, Uova e larve di Teleostei. Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli, I, 1887.
- 66) RAMSON, W., Observations on the ovum of osseous fishes. Philosoph. Transactions 1868.
- 67) RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig 1838.
- 68) RAUBER, A., Neue Grundlage zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb., VIII, 1883.
- 68a) — Primitivstreifen und Neurula der Wirbeltiere. Leipzig 1877.
- 69) REMAK, R., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1850—1855.
- 70) RIENECK, Über die Schichtung des Forelleneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. V, 1869.
- 71) RYDER, J., Development of the Silver Gar etc. Publ. of the U. S. A. Fish Commission, 1881.
- 72) — A contribution to the embryography of osseous fishes with special reference to the development of the Cod (*Godus Morrhua*). The Annual Report of the Commissioners of Fish and Fisheries, for 1882.
- 73) — On the formation of the embryonic axis of the Teleostean embryo by the concrescence of the rim of the blastoderm. Americ. Natur., 1885.
- 73a) SCHWARZ, D., Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., XLVIII.
- 74) SCHWINK, G., Untersuchungen über die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis bei Amphibien. München 1889.
- 75) STRICKER, S., Untersuchungen über die Entwicklung der Bachforelle. Sitzungsber. der K. u. K. Akademie in Wien, Abt. II, LI, 1865.
- 76) SCHULZE, O., Die Entwicklung der Keimblätter von *Rana fusca*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.
- 77) SCHULZE, F., Die Metamorphose von *Sycandra raphanus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV u. XXXI, 1872 u. 1878.
- 78) VOGT, C., Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.
- 79) WEIL, C., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Knochenfische. Sitzungsber. der Wiener Akad. Abt. III, LXV, 1872.
- 80) WENKENBACH, K., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., XXVIII, 1886.

- 81) WENKENBACH, K., The development of the blood corpuscles in the embryo of *Perca fluviatilis*. Journ. of Anat. u. Phys., XIX, 1885.
- 82) WILSON, H., The embryology of the Sea Bars (*Serranus atrarius*). Bull. of the Unit. States Fish Commission, Vol. XX, 1891.
- 83) ZIEGLER, E., Die embryonale Entwicklung von *Salmo salar*. Inaug.-Diss. Freiburg 1882.
- 84) Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat., XXX, 1887.
- 85) — Über die Gastrulation der Teleostier. Tageblatt der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Wiesbaden.
- 86) — Über das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbeltiere. Berichte der Naturf. Ges. in Freiburg i/B., Bd. VIII, 1894.
- 87) SAMASSA, P., Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. I. Selachier. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. II, 1895.
- 88) — dt. II. Amphibien. Ibidem.
- 89) — Über die Bildung der primären Keimblätter bei den Wirbeltieren. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, 1895.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen wurden mittels Camera und zwar die meisten bei Leitz Ok. 1, Ob. 7 entworfen.

Tafel XVI.

Fig. 1. Schnitt durch die Keimscheibe am 3. Tage nach der Befruchtung.

Fig. 2. Mitotische Kernteilungsfiguren im Parablast.

Fig. 3. Fettkongregationen.

Fig. 4, 5 u. 6. Schnittfragmente durch die Keimscheibe zur Demonstration der nachgeführten Zellen.

Fig. 7 u. 8. Querschnitte durch die Keimscheibe, Ok. 1, Ob. 3.

Fig. 9 u. 10. Schnittfragmente durch ältere Keimscheiben der Forelle.

Fig. 11 u. 12. Dito vom Lachs.

Fig. 13 a, b u. c. Vakuolenzellen aus dem unteren Teil der Keimscheibe der Forelle.

Fig. 14. Merocyten in Teilung und Degeneration.

Fig. 15. Unterer Teil der Keimscheibe nach der Sonderung der primären Keimblätter mit einer nachgefurchten großen Zelle.

Fig. 16. Ein Teil des Medullarwulstes eines 19 Tage alten Lachs-embryos. *v* = Vakuolenzelle.

Tafel XVII.

Fig. 17. Keimscheibenfragment mit einer nachgefurchten, mit Dotterkugel beladenen Zelle.

Fig. 17 b. Der Kern der Zelle.

Fig. 18 a u. b. Dito.

Fig. 18 c. Eine Zelle aus derselben Serie; ihre Lage ist in 18 a mit einem * angedeutet.

Fig. 19, 20, 21, 22. Obere Fragmente der Keimscheibe vom 5. bis 7. Tage.

Fig. 23 a—e. Deckschichtfragmente von einer Keimscheibe 8 Tage nach der Befruchtung.

Fig. 24. Medianer Längsschnitt einer 10 Tage alten Keimscheibe.

Fig. 25. Der hintere Teil desselben Schnittes in stärkerer Vergrößerung.

Fig. 26 u. 27. Die hinteren Teile der medianen Längsschnitte (11. und 13. Tag).

Fig. 28 u. 29. Mediane Längsschnitte durch die Keimscheibe einer Forelle, 14. und 15. Tag nach der Befruchtung.

Fig. 30 u. 31. Dito, 16. und 17. Tag.

Fig. 32. Deckschichtfragment aus dem Stadium Fig. 28.

Fig. 33 u. 34. Teile der Längsschnitte von einer 19 Tage alten Keimscheibe. *e* = Entoderm.

Tafel XVIII.

Fig. 35 u. 36. Mediane Längsschnitte durch die Embryonen der Forelle, 18. und 19. Tag nach der Befruchtung.

Fig. 37, 38 u. 39. Entwicklungsstadien des Darmes.

Fig. 40—44. Entwicklungsstadien der KUPFFER'schen Blase.

Fig. 45 u. 46. Querschnitte durch die 20 und 21 Tage alten Embryonen.

Fig. 47. Querschnitt durch die „Schwanzknospe“ (18 Tage alt). *e* = Entoderm.

Fig. 48. Querschnitt durch die Keimscheibe, 6 Tage nach der Befruchtung. *f* = die in der Teilung zurückgebliebenen Zellen.





Fig. 17a



Fig. 17b



Fig. 17c

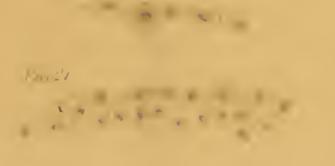


Fig. 17d



Fig. 25a



Fig. 25b



Fig. 25c

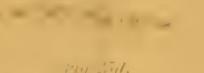


Fig. 25d



Fig. 25e



Fig. 24



Fig. 25



Fig. 26



Fig. 27



Fig. 28



Fig. 29



Fig. 30



Fig. 31

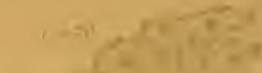


Fig. 32



Fig. 33



Fig. 34



Fig. 35



Fig. 36



Fig. 37



Fig. 38



Fig. 39



Fig. 40



Fig. 41



Fig. 42

