

Die Organogenese des Cölomsystems und der zentralen Blutgefäße von Loligo.

Kritische Darstellung nach eigenen Untersuchungen.

Von

Adolf Naef, Zürich.

Hierzu Tafel 21—23 und 14 Figuren im Text.

Vorwort.

Die der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden begonnen während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel im Frühjahr 1908. Die außerordentlich günstigen Bedingungen daselbst erlaubten mir, neben anderen Arbeiten ein ausreichendes Material für die Organogenese von *Loligo vulgaris* zu sammeln. In Neapel beschränkte ich mich auf das Studium der lebenden Embryonen, ihre Auswahl und Konservierung. Die weitere Verarbeitung konnte dann in verhältnismäßig kurzer Zeit im zoologischen Institut der Universität Zürich ausgeführt werden.

An dieser Stelle möchte ich allen, die mich bei meiner Arbeit gefördert haben, meinen herzlichen Dank aussprechen.

Dies gilt vor allem meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. LANG, der mir durch seine Verwendung den Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel ermöglichte, und Herrn Prof. HESCHELER, der mir mit seinen besonderen einschlägigen Kenntnissen stets gerne ausgeholfen und mir auch für das Technische manchen guten Rat erteilt hat. Auch will ich nicht versäumen, Herrn Dr. LO BIANCO für seine Bemühungen bei der Beschaffung alles gewünschten Materials zu danken.

Einleitung.

Seit einigen Jahren bin ich mit Untersuchungen über die Entwicklung des Perikardialkomplexes verschiedener Mollusken, speziell Gastropoden, beschäftigt. Bei der Vergleichung der Befunde ergaben sich nun außerordentliche Schwierigkeiten, wenn es darauf

ankam, die Verhältnisse von einheitlichen phylogenetisch-morphologischen Gesichtspunkten aus zu betrachten. Es zeigten sich unüberbrückbare Widersprüche zwischen den Angaben verschiedener Autoren, meinen Beobachtungen und notwendigen prinzipiellen Voraussetzungen. Mir schwebte die Aufgabe vor, die Morphologie und Organogenese des Perikardialkomplexes unter eine Norm zu bringen, was sich aber vorläufig als unmöglich erwies.

Dies liegt vor allem daran, daß manche Gruppen der Mollusken noch völlig ungenügend untersucht sind und auch die Angaben betreffend die übrigen noch in wesentlichen Punkten einer Kritik bedürfen. Das erstere betrifft die Amphineuren, Scaphopoden und Cephalopoden, das letztere die Gastropoden und Lamellibranchier.

Ich wollte nun während meines Aufenthaltes in Neapel ein Material sammeln, das mir erlauben würde, einen Teil dieser Lücken auszufüllen.

Leider erwies es sich als unmöglich, Embryonen von Chitonon zu erhalten, was ich um so mehr bedauerte, weil diese heute als die ursprünglichsten Mollusken angesehen werden müssen.

Dagegen gelang es leicht, Stadien von Prosobranchiern zu bekommen — so von Trochus und Patella. Ein vollständiges Material konnte ich erhalten von *Natica josephinia* und *Calyptraea sinensis*.

In der letzten Zeit meines Aufenthaltes bekam ich auch Stadien von Sepia, leider nur ganz junge und ganz alte, die für meine Zwecke nicht dienten, und einige Laiche von *Loligo vulgaris*, die das Material für diese Untersuchung lieferten.

Material und Untersuchungsmethoden.

Es ist bekannt, daß die Eikapseln von *Loligo vulgaris* zu ca. 50 in gallertigen Schläuchen abgelegt werden, welche in größerer Zahl, quastenartig zusammengeklebt, an Korallen und anderen frei vorragenden Gegenständen des Meeresgrundes gefunden werden. Ein einziger solcher Laich kann bei vorsichtiger Verwendung ein ausreichendes Material für eine Untersuchung wie die vorliegende abgeben.

In einem Aquarium mit fließendem Meerwasser aufgehängt, entwickeln sich die darin enthaltenen Embryonen ganz normal bis zum Ausschlüpfen. Ich habe in regelmäßigen Abständen einzelne Schläuche abgenommen und die Embryonen fixiert, nachdem sie

mit Nadel und Schere von Gallerte und Kapsel befreit waren. Auf diese Weise war es mir verhältnismäßig leicht, die notwendige Vollständigkeit der Stadien zu erreichen¹⁾.

Sehr lohnend ist die fortwährende Untersuchung lebender Embryonen. Infolge ihrer Durchsichtigkeit und Zartheit kann man schon an früheren Stadien, besonders aber an mittleren (s. Stadium IV) manche Details des inneren Baues erkennen, namentlich aber einen Ueberblick über die Topographie gewinnen, was bei der Untersuchung von Schnittserien zur Orientierung die besten Dienste leistet. Auch die Tätigkeit des Herzens, der Kiemenherzen, der Chromatophoren kann ausgezeichnet beobachtet werden. Totalpräparate können die Untersuchung des Lebenden auch darum nicht ersetzen, weil die gewünschte Durchsichtigkeit nur auf Kosten der Deutlichkeit zu erreichen ist. Immerhin kann man sich eine Uebersicht der Organisation verschaffen, wenn man ganze Embryonen ungefärbt in Nelkenöl, Zedernöl oder Kanadabalsam betrachtet. Jede Färbung erzeugt nur eine Trübung der Bilder.

Für die Aufbewahrung fertig behandelter Embryonen diente mir Zedernöl, dessen Verwendung sehr empfohlen werden kann. Ich habe darin während drei Jahren aufgehobene Schneckenkeime noch vollkommen brauchbar gefunden.

Das Schneiden der jüngeren Stadien gelang in jeder Schnittdicke bei einfacher Paraffineinbettung, und ich konnte so lückenlose Serien in beliebiger Anzahl herstellen. Bei vorsichtiger Einbettung schnitt sich der Dotter vollkommen mit. Ältere Stadien, die übrigens wenig in Betracht kamen, bereiteten größere Schwierigkeiten; jedoch gelang es bei einiger Sorgfalt auch da, ohne besondere Hilfsmittel tadellose Serien zu erhalten.

Von dem mittleren Stadium IV, das in den wesentlichen Zügen bei größter Einfachheit und schematischer Regelmäßigkeit die Topographie des Erwachsenen zeigt und dieselbe noch in manchen Punkten erläutert, habe ich ein Modell in zerlegbaren Platten hergestellt. Taf. 21 zeigt drei dieser Platten je von oben und unten. Die Schnitte sind mit Zeichenapparat nach OBERHÄUSER in 260-facher Vergrößerung auf Karton von entsprechender Dicke gezeichnet und alle Hohlräume ausgeschnitten. Die Kartons wurden dann nach Richtlinien (BORN-PETER) aufeinander gesetzt, das rohe Modell

1) Als Fixiermittel haben sich bewährt: ZENKERSche Flüssigkeit, Pikrinsalpetersäure und Sublimatessigsäure (5 Proz. S, 5 Proz. E in Aq. mar.).

mit dem Messer etwas geglättet und mit einem Wachsüberzug versehen. Das so hergestellte Modell entspricht vollkommen als positives Abbild dem vergrößerten, in Scheiben zerschnittenen Objekt. — Es versteht sich von selbst, daß durch dasselbe ein viel klareres Verständnis der Topographie erzielt wird, als das Studium von Schnittserien allein ergeben kann.

Die Färbung der Schnitte geschah vorzugsweise so, daß im Stück mit Hämalalaun (nach MAYER) vorgefärbt wurde, während die Schnitte selbst eine Differenzierung und Nachfärbung in Orange G erhielten. Auf diese Weise erhielt ich sehr schön differenzierte Bilder. Zur Kontrolle verwendete ich auch andere Färbungen.

Die Resultate, die ich mit Hilfe des Modells, des Studiums lebender Embryonen, der Totalpräparate und sehr zahlreicher tadelloser Schnittserien erhielt, stehen auf absolut zuverlässiger Grundlage und so hoffe ich durch diese Arbeit unsere Kenntnis von der Organogenese der Cephalopoden wesentlich zu bereichern und in manchen Punkten endgültig zu klären.

Historische Uebersicht.

Von den Autoren, die sich mit der Entwicklung der Cephalopoden befaßt haben, geben drei ausführlichere Darstellungen von der Organogenese des Perikardialkomplexes.

1) BOBRETZKIS Angaben (Lit.-Verz. No. 1) haben sich im Lauf meiner Untersuchung fast in allen Punkten bestätigt. Dies besagt um so mehr für die Sorgfalt seiner Untersuchung, als er (1877) mit noch sehr unvollkommenen technischen Hilfsmitteln arbeiten mußte und außerdem die Begriffe betreffend die Morphologie der Molluskenorganisation noch wenig geklärt waren. Beide Faktoren machen es leicht verständlich, daß ihm manche interessante Details der Entwicklung entgangen sind und seine Darstellung der Vervollständigung bedarf. Er hat die Bildung des Blutgefäßsystems in ziemlich zusammenhängender Weise verfolgt und namentlich die paarige Anlage des Herzens, des Perikards und der Niere beobachtet. Die nachträgliche Verbindung von Niere und Perikard ist ihm entgangen.

2) FAUSSEK (Lit.-Verz. No. 7) wollte die Arbeit BOBRETZKIS in diesem Punkte ergänzen, während er sonst kaum etwas Wesentliches zu dessen Ausführungen hinzufügen konnte, wenigstens nicht über die Entwicklung des Perikardialkomplexes. Dies ist ihm

aber nach meinen Erfahrungen in eigentümlicher Weise mißraten. An der Stelle, wo er die renoperikardiale Verbindung beschreibt, liegt dieselbe überhaupt nicht, zweitens ist dieselbe nicht primär, sondern sekundär und wird auf viel späteren Stadien gebildet.

Die Verwertung der mangelhaften Beobachtungen für die sogenannte Nephrocöltheorie kann natürlich nur äußerst ungünstig beurteilt werden, wie dies auch von seiten DISTASOS geschehen ist.

3) DISTASOS (Lit.-Verz. No. 5) Arbeit über die Organogenese von Sepia ist kurz nach Abschluß meiner eigenen Untersuchungen in meine Hände gelangt. Dieselbe beruht auf der geschickten Verarbeitung eines reichlichen und wohlfixierten Materials und könnte abschließend sein, wenn der Autor seinen Blick nicht durch theoretische Spekulationen trüben ließe. So kommt es, daß trotz technischer Geschicklichkeit die Resultate in wesentlichen Punkten einer Korrektur bedürfen. Verfehlt ist vor allem die Darstellung der Herzentwicklung, die ganz auf der unzulässigen Interpretierung eines älteren Stadiums nach vorgefaßten Gesichtspunkten beruht. Außerdem ist mir vollkommen unklar, auch nach den Angaben des Autors, um so mehr nach meinen eigenen Beobachtungen, wie derselbe zu der Auffassung von einem Nautilusstadium in der Entwicklung von Sepia kommt.

Die Tafelfiguren, die der Autor seiner Arbeit mitgibt, machen den Eindruck großer Zuverlässigkeit und ich könnte dieselben ohne Bedenken in meine eigene Darstellung einbeziehen. Sie überzeugten mich, ebenso wie die Serien, die ich selbst von älteren Sepiaembryonen anfertigen konnte, davon, daß in der Organogenese zwischen Loligo und Sepia keine prinzipiellen und überhaupt keine wesentlichen Unterschiede bestehen.

Zusammenhängende Darstellung der Organogenese nach meinen Befunden.

In die folgende Darstellung des Themas sind sowohl die Beobachtungen der oben genannten Autoren wie die von mir neu gefundenen Tatsachen aufgenommen, die erstern nur in dem Umfange, als sie durch meine Befunde voll bestätigt worden sind. Wesentliche Irrtümer und Ungenauigkeiten der früheren Arbeiten sind widerlegt und, soweit möglich, erklärt worden. Es soll so der ganze Entwicklungsgang im Zusammenhang behandelt werden, wobei es mir wesentlich auf die Korrelation der einzelnen Organe

ankommt. Deshalb, und um dem Leser deutliche Vorstellungen zu geben, behandle ich der Reihe nach 5 wohldefinierte Stadien, von denen jedes auch in der äußeren Erscheinung festgehalten ist, um nachher das Wesentliche für die einzelnen Organe zusammenzufassen.

Für die Angabe der topographischen Beziehungen halte ich mich an die morphologische Orientierung nach LANG-HESCHELER; die Spitze des Eingeweidesackes ist also nach oben, Kopffuß und Trichter nach unten gerichtet. Die Schulp bezeichnet die vordere, die Mantelhöhle die hintere Seite des Eingeweidesackes. Die morphologische Längsachse des letzteren stellt eine Ω -förmige Linie dar, deren aufsteigender Schenkel die Schalenseite, deren absteigender die Mantelseite bezeichnet. Dabei hat man sich zu vergegenwärtigen, daß das, was auf der Mantelseite direkt unter einem Punkt liegt, morphologisch hinter demselben zu denken ist. Diese Orientierung innezuhalten ist nicht immer leicht; mit etwas Mühe und guter Raumvorstellung kommt man aber stets zum Ziel und hat dafür die Möglichkeit einer weitgehenden Vergleichung der Organisation mit der anderer Mollusken resp. Molluskenembryonen. Besondere Vorteile hat dieselbe noch für die jungen Stadien mit flachem und wenig gewölbtem Eingeweidesack; wenn man nach dem Mantelrand als Querrichtung orientiert, entstehen leicht Irrtümer, wie der von einer Wanderung der Gonadenanlage; in Wirklichkeit findet beim Ueberwachsen des Mantels eine Aenderung der Schnittrichtung im morphologischen Sinne statt.

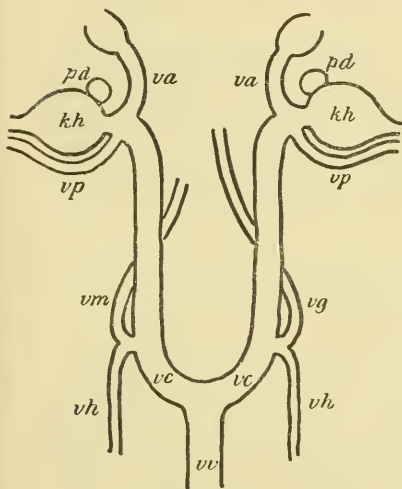
Anatomische Uebersicht.

Zum leichteren Verständnis der Entwicklungsvorgänge schicke ich einen kurzen topographischen Ueberblick des interessierenden Organkomplexes beim erwachsenen Myopsiden voraus.

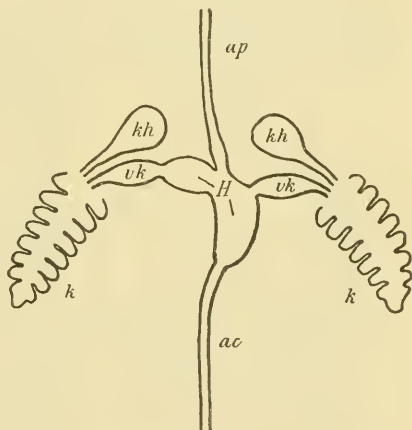
1. Blutgefäßsystem. Die Myopsiden besitzen ein hoch organisiertes eigenwandiges Blutgefäßsystem. Dieses ist zum Teil geschlossen, d. h. es gehen Arterien- und Venenkapillaren direkt ineinander über; zum andern Teil sammelt sich das venöse Blut in größeren Lückenräumen, die entweder direkt von den Organen oder von Bindegewebe begrenzt werden. Aus diesen wird es durch größere Venen aufgenommen und so in den Zirkulationsstrom zurückgeführt. In dieser Weise sammelt sich das venöse Blut des Kopffußes in einem geräumigen Sinus, der das Zentralnervensystem umspült und wird von da durch die Vena cephalica nach dem

Eingeweidessack geleitet. Diese zieht im absteigenden Schenkel der Längsachse nach oben und teilt sich dann in zwei Aeste, die Venae cavae, welche das Blut den Kiemenherzen zuführen. Unter den Seitenvenen, die sie auf diesem Wege aufnehmen, will ich nur die wichtigsten nennen, die schon beim älteren Embryo von Loligo wohlausgebildet sind: die Vena mesenterica von links und entsprechend die Vena genitalis von rechts. An der Stelle, wo die Hohlvenen in die Kiemenherzen einmünden, treten jederseits noch zwei weitere Hauptvenen hinzu: die Vena pallialis von der Seite und die Vena abdominalis von oben her.

Die Kiemenherzen pumpen das venöse Blut in die Kiemen, aus denen es durch die Kiemenvenen ins Herz geführt wird.



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Textfig. 1. Venensystem der Myopsiden nach der Darstellung von VIGELIUS und nach eigenen Beobachtungen an älteren Embryonen von Sepia und Loligo.

Textfig. 2. Kiemenherzen, Herz und Aorten von Sepia.

Dieselben können in verschiedenem Grade muskulös erweitert sein und werden gewöhnlich als Vorhöfe des Herzens bezeichnet, obwohl sie sich eher wie gewöhnliche Gefäße denn als Herzbestandteile verhalten.

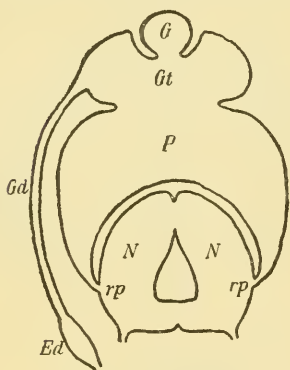
Das Herz stellt einen asymmetrisch gelagerten Schlauch dar, der nach vorn und unten ausgezogen erscheint und mit seinem Ende in die Aorta cephalica übergeht. Auch nach hinten geht eine starke Arterie ab, die ich aus später ersichtlichen Gründen

als Aorta posterior bezeichne; dieselbe tritt in den Mantel ein und teilt sich daselbst in zwei Aeste. Der rechte Vorhof mündet direkt in die Herzkammer, während der linke in eine deutlich abgegliederte Aussackung derselben führt, deren morphologischen Wert die Entwicklung ergeben wird.

Die hintere Partie des Herzens liegt über dem Enddarm; der Aortenzipfel zieht neben dem Magen nach vorn und unten, wobei die Aorta wieder über den Oesophagus zu liegen kommt. Eine klare Einsicht in die Morphologie des Herzens wird aus meinen Beobachtungen über die Entwicklung desselben entspringen.

2. Das Cölomsystem. Als Cölomsystem kann man drei Organe bezeichnen, deren für die Mollusken charakteristische Zusammengehörigkeit auch bei den Myopsiden in die Augen springt: Gonade, Perikard und Niere.

Die unpaare Gonade liegt ganz oben vorn im Eingeweidesack dicht hinter der Schulp. Sie ragt nach hinten vor in den oberen Abschnitt des Perikards, die sogenannte Genitaltasche, und öffnet sich in dieselbe. Ihre Produkte werden aus der letzteren durch einen besonderen, nur links entwickelten Gonodukt in die Eileiterdrüse und von da nach der Mantelhöhle entleert. Die Genitaltasche ist weit offen nach dem eigentlichen Perikard, von dem sie nur durch eine Falte der Wand abgegrenzt ist. Sie umschließt außer der Gonade den darunterliegenden Magen und verhält sich so wie ein normaler Cölomabschnitt.



Textfig. 3. Schema des Cölomsystems der Myopsiden.

Das Perikard umschließt von oben her das Herz und bildet unter diesem ein Mesenterium, durch welches dasselbe in seinem hinteren Teil mit dem Enddarm verbunden wird. Dieses Mesenterium geht nicht auf den verlängerten Teil des Ventrikels über, der die vordere Aorta abgibt. Derselbe durchzieht also frei den Hohlraum des Perikards.

In ähnlicher Weise wie das Herz liegen die Kiemenherzen in Einfaltungen der Perikardwand, in dessen Lumen sie von hinten her hereindrängen. Dementsprechend sind beide Organe vom Perikardepithel überzogen.

Nach unten zieht sich das Perikard in zwei Zipfel aus, die sich verjüngen, um in die Niere zu münden; dies geschieht durch

ein sehr enges kurzes Röhrchen, das von außen her zur Niere führt in der Nähe der äußeren Nierenöffnung.

Die Nieren sind paarige Säcke, welche hinter und unter dem Pericard liegen und auf besonderen Papillen neben dem After in die Mantelhöhle münden. Sie stehen miteinander in Kommunikation an zwei Stellen. Die eine Verbindungsbrücke liegt im oberen Teil, hinter den Hohlvenen, die zweite, ganz unten, umgreift von vorn die Bifurkationsstelle der Vena cephalica. Die letztere ist sehr weit und bildet eine außerordentlich geräumige Aussackung, die sich in den vorderen Teil des Eingeweidesackes zwischen Magen und Schalendrüse heraufdrängt und bis zur Gonade reicht. Dieser unpaare Nierensack ist als eine ganz sekundäre Bildung zu betrachten.

Die paarigen Nierensäcke legen sich von hinten und von der Seite her an die Hohlvenen an. An den Berührungsstellen bildet das Nierenepithel traubige Oberflächenvergrößerungen, die von venösem Blut durchspült werden. Solche sogenannten Venenanhänge entstehen auch an den Stellen, wo die Seitenvenen mit den Nieren zusammenstoßen.

Allgemeine Orientierung über die Entwicklung der Cephalopoden.

Das Ei der Cephalopoden ist äußerst dotterreich und läßt durch partielle Furchung am animalen Pol eine einschichtige Keimscheibe entstehen. Von den randständigen Zellen dieses Blastoderms geht die Bildung des Dotterepithels und einer mehrschichtigen Zellenlage aus, die von KORSCHULT als Meso-Entoderm bezeichnet wird. Die speziellen Vorgänge, die den Uebergang des einschichtigen zum mehrschichtigen Keim bedingen, scheinen mir noch nicht endgültig klargelegt worden zu sein, jedenfalls nicht in der Weise, daß man auf sie eine Diskussion des morphologischen Wertes dieser Gewebe basieren könnte — ich verzichte daher auf ihre Darstellung. Ein Embryo, bei dem dieselben vollendet sind, hat folgenden Bau: die äußere Form ist die des Eies und der eines Hühnereies vergleichbar, wobei das spitze Ende dem animalen Pol entspricht. Ein Sagittalschnitt durch denselben zeigt dem Dotter anliegend und denselben vollkommen umschließend das äußerst dünne Dotterepithel; auf demselben liegt eine mehrschichtige dichte Lage von Zellen, das „Meso-Entoderm“ von

KORSCHOLT, das nach außen von dem etwa kubischen Ektoderm-epithel begrenzt wird. Vom Meso-Entoderm spaltet sich die Darmanlage ab als ein kleines Epithelblättchen, das dem Dotter erst dicht anliegt, später sich mützenförmig von demselben abhebt.

Es ist eine Frage, ob die Schwierigkeiten, welche die Anwendung der Keimblätterlehre auf die Cephalopodenentwicklung bisher ergeben hat, durch minutiöse Untersuchungen gelöst werden können oder ob der Modus der Ento- und Mesodermbildung durch spezielle Anpassungen so verändert ist, daß die Entwicklungsvorgänge nicht mehr direkt auf die primitiveren Formen zurückzuführen sind. Wenn man auf Grund vergleichend-embryologischer Ueberlegungen annimmt, daß Dotterepithel + Mitteldarmanlage dem Entoderm entsprechen, bleibt immer noch das „Mesoderm“ als rätselhafte Bildung bestehen. Dies gilt sowohl für den Ursprung desselben wie auch für seine spätere Differenzierung. Was den ersteren anbelangt, so müßte man nach den neuesten Untersuchungen von TEICHMANN (23) dreierlei „Mesoderm“ unterscheiden, nämlich die nach ihm zuerst allein vorhandene „Entoderm“-lage zwischen Ektoderm und Dotterepithel, soweit sie nicht zur Bildung der Mitteldarmanlage aufgebraucht wird, dann seine „Genitalanlage“ und drittens das nach ihm in Zusammenhang mit der Genitalanlage entstehende eigentliche „Mesoderm“. Ich weiß nicht, ob eine solche reinliche Scheidung den Tatsachen vollkommen entspricht — ich habe Gründe, das Gegenteil anzunehmen, wie aus meiner Darstellung hervorgehen wird.

Auf meinem jüngsten Stadium stellt das Mesoderm eine gleichmäßige vielfache Zellenlage dar, die sich scharf gegen das Ektoderm, unscharf gegen die Mitteldarmanlage abgrenzt. In derselben beginnen sich als Spalträume in charakteristischer Weise Teile des Blutgefäßsystems zu bilden. Innerhalb des mesodermalen Zellmaterials ist keinerlei deutliche Differenzierung nachzuweisen, weder eine solche, die auf verschiedenen Ursprung, noch eine solche, die auf verschiedenes Schicksal hindeutet. Dies ist um so auffallender, als die Entwicklung nachher ziemlich rasch weitergeht und die Mesodermzellen in kurzer Folge den Charakter von Bindegewebe, Gefäßwandungen, Perikard- und Nierenepithel und Genitalzellen annehmen.

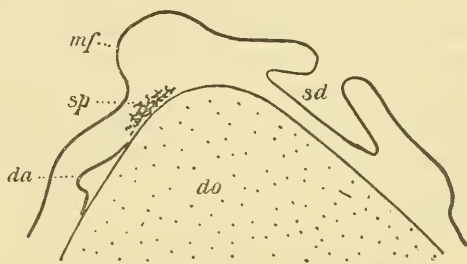
Gegenüber den Angaben von FAUSSEK und TEICHMANN muß ich gleich hervorheben, daß die Genitalanlage auf diesem und dem folgenden Stadium absolut unauffindbar ist. Sie erscheint nicht früher, als BOBRETZKI sie beschrieben hat, nämlich zur Zeit des

medianen Zusammentretens der Herz- und Perikardanlagen. Es ist danach fraglich, ob diese „Genitalanlage“ wirklich als solche aufgefaßt werden darf oder ob aus ihr noch andere Elemente hervorgehen. Daß sie die späteren Keimzellen enthält, scheint mir ihrer Lage und Beschaffenheit nach sehr wahrscheinlich.

Stadium I.

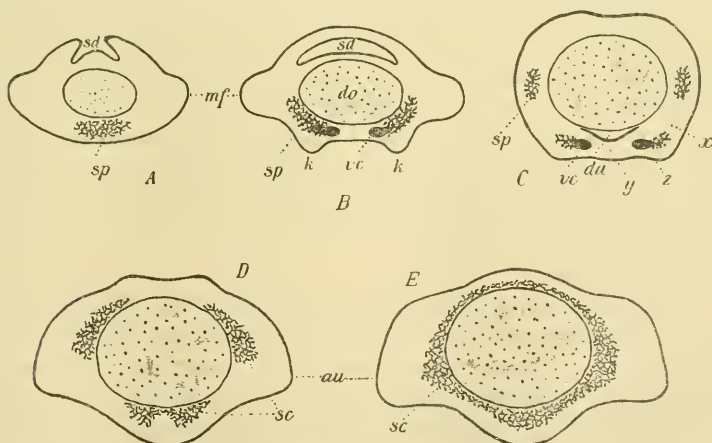
Die äußere Erscheinung des zu schildernden Entwicklungsstadiums ist zu ersehen aus der Fig. 657 des Lehrbuches von KORSCHULT und HEIDER.

Textfig. 4 stellt einen sagittalen Schnitt durch die in Betracht fallende Region des späteren Eingeweidesackes dar. Auf der Textfig. 5 sind etwas schematisiert die wichtigsten Schnitte einer Serie wiedergegeben. Dieselben sind schräg frontal von vorn-oben nach hinten-unten geführt. Die drei ersten treffen den Eingeweidesack, die beiden letzten gehen schon durch die Region des Kopfes mit den Augenstielen.



Textfig. 4. Sagittalschnitt durch Stadium I.

Der Raum zwischen Ektoderm und Darmanlage ist durch dichtes Mesoderm erfüllt, mit Ausnahme der schwarz eingezeichneten



Textfig. 5 A—E. Frontalschnitte durch Stadium I.

Lücken, welche die Anlage des Venensystems darstellen. Zur Orientierung beachte man die Schalendrüse, die Kiemenanlagen, den Mantelwulst und die Augensiele. Der Dotter dringt als zentraler Zapfen bis in den obersten Schnitt; ihm liegt als nützenartige Anlage der Mitteldarm an.

Der oberste Schnitt (*A*) zeigt hinter dem Dotter ein Netz von Intercellularen (*sp*), welches sich nach unten fortsetzt, indem es sich in der Gegend der Kiemenanlagen nach den Seiten hin verteilt (*B*). Auf der Höhe der Mitteldarmanlage (*C*), finden wir es in Form zweier lateraler Stränge wieder. Dieses Lückensystem stellt die Anlage des Sinus posterior dar, eines Blutraumes, der während des ganzen Embryonallebens besteht und für die Entwicklung der Gefäße eine wesentliche Rolle spielt. Er geht in seiner Gesamtheit nicht in die Anatomie des Erwachsenen über, sondern steht an der Stelle der mittleren Teile verschiedener Gefäße, die in ihn ein- und ausmünden. Die Reduktion besteht darin, daß sich sein Lumen auf die eigentlichen Gefäßwege einschränkt.

Die beiden lateralen Stränge (*C*) gehen direkt in eine andere Sinusanlage über, welche dem aus der Anatomie des Erwachsenen wohl bekannten Sinus cephalicus entspricht. Er umgibt (*E*) den Dotter ringartig und setzt sich nach oben (*D*) in Form zweier lateraler und zweier hinterer Zipfel fort. Die lateralen stellen die besprochene Verbindung mit dem Sinus posterior her, während die hinteren in die bisher unberücksichtigten Anlagen der Hohlvenen übergehen. Die letzteren sind zwei kurze Röhrchen (*B*, *C*), welche nach oben und unten ohne Grenze in die sinösen Bildungen hinüberleiten. Sie unterscheiden sich von denselben durch ein freies, wenn auch noch geringes Lumen, und durch die Bestimmtheit der Begrenzung. Die Mesodermzellen, welche diese bilden, liegen auf der inneren Seite der Röhrchen dicht aneinander, ohne jedoch ein Epithel zu bilden. Die laterale Begrenzung ist sinös; die Gefäßanlagen gehen nach der Seite in unregelmäßig angeordnete Gewebelücken über. Aus diesen differenzieren sich später die Kiemenherzen.

Die Hohlvenen verlängern sich nach oben und unten im Laufe der Entwicklung in der Weise, daß immer weitere Teile der Sinusanlagen den für sie beschriebenen Bau annehmen; dies besteht darin, daß die Mesenchymzellen sich aus dem Lumen zurückziehen und eine deutliche Begrenzung bilden. Man kann unter dieser Voraussetzung auch auf Fig. 5 D hinter dem Dotter die Anlagen

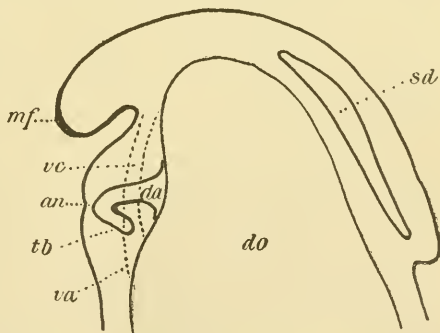
der Hohlvenen sehen, speziell derjenigen Teile derselben, die aus der Vena cephalica entspringen. Die letztere ist noch vollkommen in der Anlage des Sinus cephalicus enthalten.

Vom Cölomsystem, d. h. Gonade, Perikard und Niere, ist noch keine Andeutung vorhanden, obwohl vollkommen klargestellt werden kann, durch Vergleich mit späteren Stadien, wo sie sich befinden müßten. Wir können höchstens, als Vorbereitung für dieselben, die Topographie des für sie bestimmten Zellenmaterials feststellen; dieselbe ist in großen Zügen durch die Anlagen des Gefäßsystems gegeben.

Ein Mesodermkomplex, den ich lang auf eine beginnende Differenzierung hin untersuchte, ist auf Textfig. 5 C mit x bezeichnet. Das nächste Stadium wird darin die paarigen Anlagen von Perikard und Herz zeigen (vergl. Fig. 3, Taf. 22). Dieselben vereinigen sich später direkt hinter dem Dotter in der Medianebene bei y . Auf einem entsprechenden Schnitt durch ein noch älteres Stadium finden wir an dieser Stelle die hintere Aorta (vergl. Fig. 6, Taf. 22). Bei z entsteht die Nierenanlage (vergl. Fig. 3, Taf. 22).

Stadium II.

Die äußere Erscheinung dieses Stadiums kann man ersehen aus der Fig. 658 des Lehrbuches von KORSCHULT und HEIDER. Der dort dargestellte Embryo mag etwas jünger sein. Man beachte namentlich die beginnende Ueberwölbung von Afterpapille und Kiemenanlagen durch die Mantelfalte. Textfig. 6 gibt einen Medianschnitt durch den Eingeweidesack eines solchen Embryos wieder, auf welchem die Weiterentwicklung von Schalendrüsen, Dotterorgan, Mantelfalte und Darmanlage zu erkennen ist.



Textfig. 6. Sagittalschnitt durch Stadium II.

Fig. 1—5, Taf. 22 stellen, wenig schematisiert, in Umrissen die wesentlichen Schnitte einer Serie dar, auf welcher die interessierenden Organanlagen in ihrer Gestaltung und ihren topo-

graphischen Beziehungen zu erkennen sind. Man vergleiche damit die histologischen Bilder Fig. 1 und 2, Taf. 22.

1. Blutgefäßsystem.

Die Hohlvenen sind in ihrer Entwicklung bedeutend fortgeschritten und reichen als wohlbegrenzte Gefäße vom Sinus posterior bis zur Mündung in die bereits angedeutete Vena cephalica (auf einem tiefer als Fig. 5 gelegenen Schnitt). Der Sinus posterior ist zu einem offenen Blutraum geworden, der dem Dotter von hinten-oben anliegt. In Form von Gewebelücken dringt er auch auf die vordere Seite desselben zwischen diesen und die Schalendrüse herein (Fig. 1 und 2). Fig. 3 zeigt die Abgabe der Mantelvenen vom Sinus posterior aus. Bei der Reduktion des letzteren wird eine direkte Kommunikation derselben mit den Hohlvenen hergestellt. (Vergl. Textfig. 1.)

An Stelle der Gewebelücken, die sich auf dem vorigen Stadium seitlich an die Hohlvenen anschlossen, finden wir jetzt jederseits einen sinusartigen Spaltraum, der die ganze Kiemenbasis einnimmt und (auf Fig. 3) mit der Hohlvene kommuniziert. Die untere Spitze dieses etwa birnförmigen Blutraums liegt in der Kiemenbasis selbst und wendet sich nach vorn und innen (Fig. 4 und 5), um in ein anderes (rot gezeichnetes) Gefäß überzugehen. Stellt das letztere eine Kiemenvene dar, so ist der besprochene Blutraum als eine sackartig erweiterte Kiemenarterie aufzufassen. Sie stellt, wie sich aus dem Vergleich mit dem folgenden Stadium ergibt, die Anlage des Kiemenherzens mit Einschluß des Basalsinus der Kieme (*bs*) dar. Für den histologischen Charakter des Gebildes vergleiche man Fig. 1, Taf. 23, welche einem Teil der Fig. 5 entspricht.

Die „Kiemenvene“ ist durch die Fig. 5—2 zurück zu verfolgen und endigt blind im Mesenchym. Ihr Lumen ist sehr eng und unsicher begrenzt; im Mesenchym, das die paarigen Gebilde trennt, erscheint das Gewebe an bestimmten Stellen gelockert. Dadurch erscheint, außer in der Form der Röhrrchen, ihre Tendenz ausgesprochen, sich in der Medianebene des Körpers zu vereinigen. Aus dem Vergleich mit dem nächsten Stadium geht hervor, daß wir es hier mit den Anlagen des Herzens zu tun haben, wobei die lateralen, unteren Teile (Fig. 5 und 4) den Vorhöfen, die mehr medialen oberen den Herzkammern entsprechen (Fig. 3 und 2). Von den letzteren sind erst diejenigen Teile deutlich, die sich an die Vorhöfe anschließen. Diese Darstellung entspricht im wesent-

lichen derjenigen von BOBRETZKI im Gegensatz zu der vollkommen unrichtigen, die DISTASO in seiner Arbeit gegeben hat. Dabei beruht die Differenz nicht etwa auf der Wahl des Objektes (*Sepia*—*Loligo*) sondern des Stadiums. Auf die Kritik dieses wichtigen Punktes kann ich erst viel später eingehen.

2. Cölomsystem.

Das 2. Stadium zeigt zuerst in deutlichen, wenn auch geringfügigen Anlagen die Differenzierung von Niere und Perikard. Dieselben stehen noch in keinem direkten Zusammenhang, sie entstehen vielmehr gesondert und sogar in wesentlich verschiedener Weise. Das Perikard erscheint als ein kleiner Spaltraum jederseits zwischen den Anlagen des Herzens, des Kiemenherzens und des Sinus posterior. Lateral liegt er in unmittelbarer Nähe des Ektoderms; eine genauere Untersuchung zeigt, daß es sich nur um eine Lagebeziehung handelt; genetisch hat die Anlage nichts mit dem Epithel der Mantelhöhle zu schaffen (s. Fig. 3, Taf. 22).

Fig. 1, Taf. 23 gibt ein treues Bild der feineren histologischen Beziehungen.

Die Perikardanlage schließt sich von Anfang an die Herzanlage an und begleitet dieselbe auf ihrer weiteren Differenzierung, bereit, sie zu umwachsen. Dies betrifft nur den Teil der Herzanlage, welcher die Kammer liefert; der Vorhof steht nur in sehr loser Beziehung zum Perikard, ja, dessen distaler Teil wird, statt vom Perikard, von der Niere umgeben (Fig. 6). Auf Fig. 4 beachte man, daß ein Zipfel des Perikards hinter die Herzanlage hinübergreift (vergl. Fig. 8).

Das Lumen des Perikards erscheint zuerst ganz lateral, um sich dann nach innen und oben zu erweitern. Es zeigt auf den folgenden Stadien die Tendenz, über die Herzanlage hinweg nach der Medianebene zu dringen. Die Anlage ist zuerst minimal, so als ob einige Zellen aus dem Mesenchym sauber herausgenommen wären. Mit einer Blutgefäßenanlage ist sie nicht zu verwechseln, da ihr Inhalt von Plasmafärbstoffen nicht gefärbt wird; auch hat sie einen anderen histologischen Charakter. Das Lumen erscheint von Anfang bestimmt umrissen; es geht keine Auflockerung des Gewebes voraus, und wenn auch die umliegenden Zellen, durch deren Auseinanderweichen der Hohlraum entstanden ist, noch kein eigentliches Epithel bilden, indem sie sich gegen die weiterhin ausschließenden Zellen durch nichts unterscheiden, so ragen sie doch nicht unregelmäßig nach innen vor. Während danach beim Perikard

zuerst das Lumen auftritt, die epitheliale Anordnung der begrenzenden Zellen sich aber erst allmählich im Lauf der weiteren Differenzierung topographischer Beziehungen herausbildet, gilt von der Niere das Umgekehrte.

Die Nierenanlage ist auf Fig. 4, Taf. 22 in ihrer maximalen Ausdehnung zu sehen. Sie liegt als solide Zellmasse der Hohlvene von außen und hinten mit breiter Basis auf. Nach oben schiebt sie sich mit einem Ende etwas hinter die Hohlvene (Fig. 3), und kommt dann zwischen diese, Kiemenherz und Ektoderm zu liegen. Nach unten dringt die Anlage etwa ebensoweit vor wie die Schlinge, die durch Kiemenarterie und Kiemenvenen gebildet wird. Ein eigentümlicher lang ausgezogener Zipfel der Anlage aber dringt in diese Schlinge hinein, resp. über dieselbe hinweg (Fig. 4) und endigt unter der Stelle, wo auf einem höher gelegenen Schnitt die Perikardanlage erscheint. Von einer direkten Verbindung kann keine Rede sein.

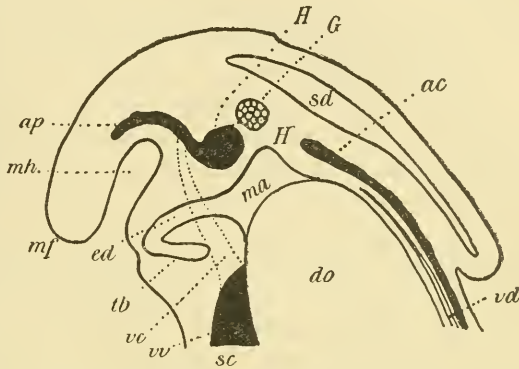
FAUSSEK hat an dieser Stelle den primären Zusammenhang von Niere und Perikard beschrieben, als dessen letzter Rest dann die Nierenspritze erhalten bleiben soll. Abgesehen davon, daß derselbe nicht besteht (es wird gezeigt, werden daß es hier überhaupt nicht zu einer Kommunikation kommt), könnte es sich nicht um den Renoperikardialgang handeln, der an ganz anderer Stelle, nämlich unter der Kiemenvene, durchzieht.

Fig. 2, Taf. 23 ist eine histologische Zeichnung der Nierenanlage und entspricht einem Teil der Fig. 4, Taf. 22. Dieselbe ist noch vollkommen solid und tritt nur darum als Organanlage hervor, weil die Zellkerne epithelartig gruppiert sind, und zwar in einer Weise, welche genau der hohlen Niere etwas älterer Embryonen entspricht.

Das Lumen ist bereits dadurch angedeutet, daß die Zellkerne sich aus den zentralen Teilen der Anlage zurückgezogen haben. Auf den Schnitten fällt dieselbe noch durch ihre intensivere Färbung auf; dies betrifft vor allem die Kerne und innerhalb derselben die großen Nucleolen, welche sonst in den Mesodermzellen wenig hervortreten. Schon auf diesem Stadium ist derjenige Teil des Nierenepithels, der der Hohlvene anliegt, merklich stärker entwickelt — die Zellen sind höher und dichter. Diese Erscheinung, die auf den nächsten Stadien noch deutlicher wird, ist auf die spätere Bildung der Venenanhänge zu beziehen, die so bis in dieses frühe Stadium zurück zu verfolgen sind.

Stadium III.

Sehr interessante Befunde ergab die Untersuchung eines Embryos, dessen äußere Differenzierung der Fig. 659 des Lehrbuches von KORSCHULT und HEIDER entspricht. Zur allgemeinen Orientierung vergleiche man einen schematischen Sagittalschnitt (Textfig. 7). Wesentliche Fortschritte gegenüber dem vorigen Stadium bestehen in der Differenzierung der Darmanlage (Mitteldarm und Enddarm mit Tintendrüsenanlage treten deutlich hervor), der Schalendrüse, der Mantelfalte und vor allem in dem Zurückweichen des inneren Dotters. Dadurch wird Raum geschaffen für die Entfaltung der inneren Organe. Die Anatomie ist zu ersehen aus den Figg. 6—10, Taf. 22. Dieselben stellen schräge Frontalschnitte von vorn-oben nach hinten-unten dar.



Textfig. 7. Sagittalschnitt durch Stadium III.
Punktiert die linke Hohlvene.

1. Blutgefäßsystem.

Die Hohlvenen haben sich auf dem eingeschlagenen Wege weiter entwickelt: ihr Lumen ist relativ geringer, ihre Wandung bestimmter geworden. Dagegen haben sich die Kiemenherzen mächtig erweitert (Fig. 6). (Auf diesem Schnitt sind sie der Länge nach getroffen.) Ihre Spitze liegt in der Kiemenbasis, die sackartige Erweiterung dagegen ist gegen das Innere des Embryos, aus dem sich der Dotter zurückgezogen hat, gerichtet. Die Spitze geht in ein weites Rohr über (Fig. 7 und 8), das etwas nach innen und unten umbiegt und dann in die Kiemenvene übergeht (Fig. 9). Von der Kiemenherzanlage hat sich also ein besonderer Abschnitt abgegliedert, den ich als Sinus branchialis bezeichnen will. Von ihm aus entwickeln sich sinöse Gewebelücken, die in die Kiemen weiter vordringen und aus welchen sich das Gefäßnetz der Kiemen entwickelt (vergl. Fig. 7, Taf. 23). Eine Verengerung zwischen

Kiemenherz und Basalsinus der Kiemen läßt die Kiemenarterie entstehen. Dieselbe ist leise angedeutet auf Fig. 7.

Die Kiemenvenen oder Vorhöfe des Herzens sind zwei kurze, gegen die Herzkammern keulenförmig anschwellende Gefäße (Fig. 9). Die Kommunikation mit den letzteren ist durch Mesenchymzellen verengt, oft scheinbar verschlossen; dieselben stellen die Anlagen der Herzklappen dar, wenn auch von der späteren charakteristischen Form und Lage noch nichts wahrzunehmen ist.

Die Herzkammern sind zwei Rohre, die die Vorhöfe in ihrem Verlauf nach oben fortsetzen und die man auf den Figg. 7—9 verfolgen kann. Sie sind in der Mitte spindelartig angeschwollen (Fig. 8) und kommunizieren jetzt mit ihren oberen Enden (Fig. 7). Von dieser Stelle geht die hintere Aorta ab (Fig. 6), deren Verlauf auf der Textfig. 7 zu erkennen ist. Der Verlauf der ebenfalls ausgebildeten vorderen Aorta ist auf den Figg. 9—10 zu sehen. Auf dem Schnitt der Fig. 9 ist jederseits eine Ecke der Herzkammer so gerichtet, als ob sie das mediane Ende des inneren Dottersackes umgreifen wollte, indem sie sich nach vorn und unten auszieht. Diese Ecke endigt links blind in der Mesodermmasse, die den Dotter umgibt, rechts geht sie über in die Aorta cephalica, die in dieser Masse den Dotter umzieht (Fig. 10) und auf einem noch tiefer gelegenen Schnitte auf die Vorderseite desselben und in die Medianebene gelangt. — Der Schnitt, nach dem die Fig. 10 gezeichnet ist, erscheint aber auffallend symmetrisch, eine entsprechende Mesodermlage umzieht auch links den Dottersack und in derselben verläuft ein ganz der beschriebenen Aorta entsprechendes Gefäß. Dasselbe ist allerdings merklich schwächer und kommuniziert nicht mit der linken Herzkammer, wenigstens nicht auf den Präparaten, die ich von diesem Stadium erhalten konnte. Sehr möglich ist es, daß auf einem wenig jüngeren Stadium, das ich nicht zur Verfügung hatte, eine solche Kommunikation doch bestand. Jedenfalls weist sich die ganze Bildung als eine rudimentäre linksseitige Aorta aus, so daß sich auch in dieser Beziehung das Herz früher Stadien als ein vollständig symmetrisch und zweiseitig angelegtes Organ darstellt. Dementsprechend muß dann auch das asymmetrisch entwickelte Herz des erwachsenen Tieres betrachtet werden, was noch deutlicher und im einzelnen aus der weiteren Entwicklung der angebahnten Asymmetrie zu ersehen sein wird. — Die linke Aorta cephalica tritt auf tiefer gelegenen Schnitten neben die rechte vor den Dotter (resp. Oesophagus) und verläuft so eine Strecke weit nach unten, um sich dann mit derselben zu vereinigen. Dem

Umstand, daß die linke Aorta mit dem Herzen nicht in offener Verbindung steht, darf nicht zu große Bedeutung beigelegt werden, ich habe auch Serien, auf denen die rechte dieses Verhalten zeigt; dabei ist es fraglich, ob der Verschluß primär oder sekundär ist oder ob er gar bei der Fixation künstlich erzeugt wurde. Stets sind die Aorten mit Blut gefüllt, das durch das Herz gegangen sein muß und das genau dieselbe Färbung zeigt wie das Blut des Herzens.

Bei aufmerksamer Vergleichung der Figuren mit denen des vorigen Stadiums (Fig. 1—5) wird es nicht schwer fallen, die Identität der Herzanlagen zu erkennen und dieselben in ihren Teilen und Beziehungen nebeneinander zu stellen. Auch jetzt stellt die Herzanlage zwei Rohre dar, die von der Kiemenbasis nach oben und medianwärts ziehen. Die offenen Schenkel des von ihnen gebildeten Bogens liegen neben dem Enddarm (Fig. 5 und 9). Zwischen Herz und Enddarm liegt eine dicke Mesodermschicht, in welche später das Perikard eindringt, um eine definitive Trennung herbeizuführen. Die Verbindung mit dem Enddarm bleibt immerhin in Form eines Mesenteriums bestehen. Diese topographischen Verhältnisse der Herzanlage besagen aus später zu erörternden Gründen nichts gegen eine phylogenetisch-morphologische Ableitung von einem Darmsinus.

2. Cölomsystem.

Das Cölomsystem hat sich in der Weise entwickelt, wie dies auf dem vorigen Stadium angedeutet war; Veränderungen prinzipieller Natur sind nicht vor sich gegangen.

Das Perikard hat sich bedeutend erweitert (vergl. Fig. 8 mit Fig. 3) und legt sich dem Herzen in beträchtlicher Ausdehnung an; nämlich von außen und mit je einem herübergreifenden Zipfel von hinten und vorn: außerdem haben die paarigen Perikardialhöhlen sich über dem Herzen gegen die Medianebene vorgeschoben (Fig. 6). Jedoch sind die Lumina noch vollkommen getrennt durch ein Mesenterium, in dem die hintere Aortenwurzel liegt. Vor und über der letzteren ist dasselbe sehr dünn und es erfolgt dann an dieser Stelle der Durchbruch zur Bildung des unpaaren Perikards.

Nach hinten liegt das Perikard in breiter Fläche den Kiemenherzen an, während es vorn an den Sinus posterior stößt. Derselbe ist durch das Zurückweichen des Dotters mächtig erweitert (Fig. 6 bis 10) und wird im folgenden durch das Perikard allmählich verdrängt, für dessen Entfaltung er die mechanischen Bedingungen liefert.

Die Begrenzung des Perikards wird jetzt größtenteils durch ein deutliches, wenn auch außerordentlich dünnes Plattenepithel gebildet. Dasselbe überzieht an den zusammenstoßenden Stellen die mesenchymatösen Pseudoepithelien, welche Herz und Kiemenherzen wie alle übrigen Gefäße begrenzen in der Weise, daß zwei deutliche, wohl unterscheidbare, in keiner (direkten) genetischen Beziehung stehende Schichten gebildet werden, deren Charakter auf der Fig. 3, Taf. 23 genauer zu erkennen ist. An denjenigen Stellen, wo das Perikard seine topographischen Beziehungen noch nicht festgelegt hat, d. h. wo es noch im weiteren Vordringen begriffen ist, ist die epitheliale Auskleidung nicht oder doch nicht deutlich vorhanden. Dies ist ohne weiteres zu verstehen, wenn man sich vorstellt, daß es sich nicht um eine wohlumwandete Blase handelt, die sich erweitert, sondern um einen Spaltraum in präexistierenden Zellmassen.

Die Nierenanlage scheint in ihrer Form etwas verändert infolge der schrägen Schnittrichtung. In Wirklichkeit ist ihre Gestalt dieselbe geblieben, wie die Beschreibung ergeben wird. Sie liegt der Hohlvene von außen-hinten mit breiter Basis an (Fig. 6 bis 10). (Die am weitesten auseinanderliegenden Schnitte streifen gerade noch ihre Enden.) Ueber die von Vorhof und Kiemenarterie gebildete, nach oben offene Schlinge zieht noch immer der eigentümliche Nierenzipfel hinweg, dessen nach vorn gerichtete Spitze sich jetzt direkt an das Perikard anlegt (Fig. 9). (Vergl. Fig. 11.) Diese eigentümliche Bildung hat immer mein höchstes Interesse erregt und ich vermutete anfangs, hier irgendein Rudiment einer älteren Organisation vor mir zu haben. Nach sorgfältiger Untersuchung dieser und naheliegender Stadien im Vergleich mit älteren mußte ich von einer solchen Deutung durchaus absehen, um so mehr, als es sich dabei nur um vollkommen unkontrollierbare Vermutungen handeln konnte, welche in wissenschaftlichen Untersuchungen immer schlecht angebracht sind. Ich halte es für unwahrscheinlich, daß es sich hier um eine interessante Reminiszenz einer alten Beziehung zwischen Niere und Perikard handle, vielmehr erklärt sich die Formation aus dem Vergleich mit späteren Stadien wohl folgendermaßen: Wie Fig. 8 zeigt, wird der Vorhof nicht ins Perikard aufgenommen, dagegen von dem fraglichen Nierenzipfel von oben her im Bogen umgeben (vergl. auch Fig. 3 und Fig. 11). Auf älteren Stadien (Fig. 16) liegt er zwischen Niere und Perikard, doch von der ersteren in größerer Ausdehnung umschlossen. Ueber den Vorhof hinweg legt sich

eine weite, seichte Aussackung der Niere, welche dem engen kanalartigen Zipfel früherer Stadien entspricht; die eigentümliche Gestalt desselben wäre dann auf die Raumverhältnisse im jungen Embryo zurückzuführen.

Die Nierenanlage besitzt jetzt ein Lumen, das allerdings noch sehr eng ist, auch in dem der Hohlvene anliegenden Teil. Das Nierenepithel ist zylindrisch, soweit es der Hohlvene anliegt, sonst flach (Taf. 23, Fig. 3).

Durch die Entwicklung der zahlreichen hohlen Anlagen im Innern des Eingeweidetasches erscheint derselbe fast schaumartig; die bedingte Volumenzunahme geht auf Kosten des inneren Dotters vor sich; das ursprünglich dichte Mesoderm hat sich nur in den dünneren Gewebsslamellen erhalten, welche die Organe begrenzen. Nur an zwei Stellen im Innern des Embryos bleiben Häufchen von Mesodermzellen zusammengeballt liegen, während des Zerspaltungsvorganges. Es sind dies die Anlagen der Perikardialdrüsen und der Gonade, die auf diese Weise hervortreten; sie tragen einen auffallend ähnlichen Habitus.

Die paarigen Anlagen der Perikardialdrüsen stellen Zellhäufchen dar, die jederseits zwischen Herz und Kiemenherz liegen und in dieser Lage längere Zeit verharren. Auch auf Stadium IV findet man oft Herz und Kiemenherz durch dieselben verklebt (vergl. Fig. 3 mit Fig. 4, Taf. 23). Auf späteren Stadien dringt das Perikard zwischen Herz und Perikardialdrüsen und trennt auf diese Weise Herz und Kiemenherzen. Die Drüsenanlagen kommen dann deutlich in die Kiemenherzwand zu liegen (Taf. 21, Fig. 1a u. 2).

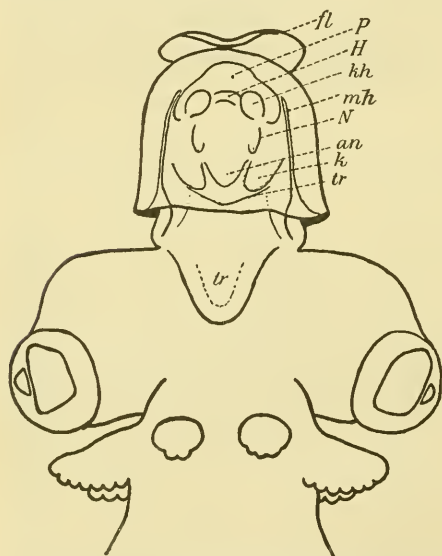
Die Gonadenanlage tritt uns hier zum ersten Mal entgegen als ein Häufchen von Zellen, das in der Medianebene dicht vor und über dem Herzen zu liegen kommt, in das Mesenterium, welches durch das Zusammentreten der Perikardanlagen gebildet wird. Nach vorn stößt sie an den Dottersack, umgeben vom Sinus posterior. Die Anlage tritt durch ihre hellere Färbung ziemlich deutlich aus den umgebenden Mesenchymzellen, die der Herzanlage (Fig. 7) und dem Bindegewebe (Fig. 8) angehören, hervor; ihre Kerne sind in merklich geringerem Grade färbbar, dagegen kann ich einen prinzipiellen Größenunterschied nicht feststellen. Das Perikardepithel überzieht schon jetzt die Anlage, so daß wohl zu erkennen ist, daß dieselbe außerhalb liegt. Ueber ihr treten die Perikardsäckchen zusammen, auch ist die Tendenz derselben ausgesprochen, sich hinter ihr zu vereinigen, um sie so vom Herzen abzuschneiden.

Unter der Gonadenanlage (Fig. 9) finden wir eine dichte Mesodermmasse, die den Magen umgibt (Fig. 10). Von vorn wird dieselbe umspült durch den Sinus posterior, soweit der Dotter die Berührung nicht verhindert (Taf. 23, Fig. 4 und 10).

Stadium IV.

Die äußere Erscheinung des nun zu behandelnden Stadiums zeigt Fig. 660 B des Lehrbuchs von KORSCHULT und HEIDER; der dort dargestellte Embryo ist allerdings merklich älter. Man vergleiche damit entstehende Textfig. 8.

Die äußere Entwicklung ist soweit gediehen, daß sie leicht mit der des erwachsenen Tieres zu vergleichen ist. Die Orientierung aller Teile ist dieselbe, wenn auch ihre Form abweicht.

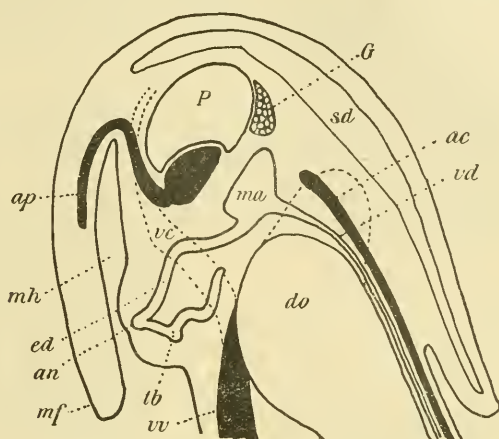


Textfig. 8. Ansicht des Stadium IV von der Mantelseite. Die durchscheinenden Organe eingezeichnet.

Der Dottersack ist noch mächtig entwickelt und ungefähr ebensolang wie der Embryo; die Augenstiele ragen noch beträchtlich vor. Die Trichterfalten sind median vollständig verwachsen und vor allem hat der Eingeweidesack einen vorläufigen Abschluß seiner Formentwicklung aufzuweisen. Der Mantel ist ganz über die Kiemenregion weggewachsen und stellt eine Glocke dar, deren Höhe ungefähr der Breite gleich ist. Bei

lebenden Embryonen und guten Totalpräparaten kann man leicht soviel durchsehen von der inneren Organisation, als auf der Textfig. 8 angedeutet ist: Herz, Kiemenherzen, Perikard, unteren Teil der Niere, Nierenpapille, Afterpapille, Kiemen, Mantelhöhle. Textfig. 9 gibt einen Medianschnitt wieder, auf dem die weitere Entwicklung von Schalendrüse, Mantelfalte, Darmkanal und Dotterorgan zu erkennen ist. Nach medianen Schnitten zu

urteilen, ist das Ende des inneren Dottersackes stehen geblieben, was schon dadurch begreiflich wird, daß jetzt der Schlund über dasselbe weg zum Magen führt. In Wirklichkeit beginnt bereits



Textfig. 9. Sagittalschnitt durch Stadium IV. Punktiert die linke Hohlvene und der linke Zipfel des Dottersackes.

das sekundäre Vordringen desselben, das aber von einem Paar Aussackungen des Dotterorgans ausgeht, die zu beiden Seiten des Vorderdarms und der Aorta cephalica gegen die Schalendrüse gerichtet sind (Textfig. 9).

1. Blutgefäßsystem.

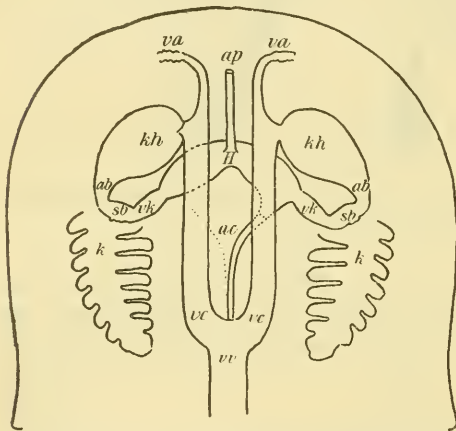
Die Hauptstämme des Gefäßsystems zeigen ihre definitive Anordnung, wie aus der Textfig. 10 zu ersehen ist. Dieselbe ist nach einer Serie von Querschnitten konstruiert (vergl. Fig. 11—12, Taf. 22). Am lebenden Embryo sind die rhythmischen abwechselnden Kontraktionen von Herz und Kiemenherzen zu beobachten, es findet also bereits eine lebhafte Zirkulation (im Sinne der späteren) statt.

Die Vena cephalica stellt bereits einen wohlausgebildeten Gefäßstamm von beträchtlicher Länge dar, der den Sinus cephalicus mit den Venae cavae verbindet. Die von diesen gebildete Gabel umfaßt die Anlage der Tintendrüse und den Enddarm (vergl. Fig. 11, Taf. 22). Die Hohlvenen verlaufen als fast parallele Gefäße bis gegen die Spitze des Eingeweidesackes, um dann in den Mantel einzutreten. Im oberen Teil sind die Kiemenherzen eingeschaltet, so daß die Hohlvenen in einen aufsteigenden und ab-

steigenden Stamm zerfallen. Der letztere ist schon jetzt viel kürzer und schwächer, während er früher ebenso mächtig wie der aufsteigende war (vergl. Fig. 1, Taf. 22) und mit demselben gleicher Herkunft ist. Man bezeichnet ihn gewöhnlich als Vena abdominalis; es ist aber zu berücksichtigen, daß er mit der Vena cava eine morphologische Einheit bildet.

Der Zusammenhang mit dem Sinus posterior ist verloren gegangen durch die Ausdehnung des Perikards, das die entsprechenden Teile des Sinus verdrängt hat.

Die Mündung der Hohlvenen in die Kiemenherzen ist durch deutlich angelegte Klappen verengt (Modellfig. 1a). Die Kiemen-



Textfig. 10. Blutgefäßsystem eines Embryo von Stadium IV nach einer Serie von Querschnitten rekonstruiert. Die linke Wurzel der Aorta ceph. bereits reduziert. Ihr früherer Verlauf wird durch eine punktierte Linie angedeutet.

herzen sind etwa birnförmige Körper, die mit der Spitze nach unten außen gegen die Kiemenbasis gerichtet sind; die Verbindung mit dem Sinus branchialis ist deutlich verengt, wodurch eine Kiemenarterie dargestellt wird (Modellfig. 2 und 2a). Der Sinus ist wie auf dem vorigen Stadium ein kurzes Rohr, das nach hinten und innen gerichtet ist (Modellfig. 2a und 3); er bildet bereits unregelmäßige, in die Kiemen eindringende Gewebelücken aus. An den Basalsinus

der Kieme schließen sich mit weiter Verbindung die Vorhöfe des Herzens an, die im spitzen Winkel nach vorn und oben umbiegen (Modellfig. 2a und 3, vergl. Fig. 12, Taf. 22). Die Oeffnung in die Herzkammern ist durch Klappenanlagen verengt (Modellfig. 2). Eine blasige Erweiterung dieser sogenannten Vorhöfe ist nicht zu konstatieren.

Der Bau des Herzens wird aus Modellfig. 2 deutlich. Dasselbe besteht aus zwei sackartigen Herzkammern, die noch fast symmetrisch zu beiden Seiten hinter der Magenmasse liegen. Sie stehen median in weiter Kommunikation und bilden zusammen einen nach hinten-oben gerichteten Bogen. Die rechte Kammer

ist nicht nur geräumiger, sondern auch etwas nach vorn verschoben, wobei sie die schwächere linke mitgerissen hat. Sie besitzt außerdem eine nach vorn gerichtete Aussackung, die sich in die Aorta verjüngt. Die letztere verläuft in der eingeschlagenen Richtung weiter und gerät so auf die Vorderseite des Magens (Modellfig. 2 a), und zwar vor denjenigen Zipfel desselben, der mit dem Schlund in Verbindung tritt (Modellfig. 3). Von da verläuft sie vor (über) dem Schlund, zwischen den beiden Zipfeln des inneren Dottersackes hindurch (Modellfig. 3 a) auf die Vorderseite des letzteren. Uebersichtlicher ist der Verlauf der Aorta auf der Textfig. 9 dargestellt. Die linksseitige Wurzel der Aorta cephalica ist vollkommen reduziert, und der Zipfel des Herzens, von dem sie ausgehen würde, ist verkümmert und endigt blind.

Die hintere Aorta (Modellfig. 1) geht vom medianen Teil des Herzens ab und verläuft zuerst zwischen den hinteren Hohlvenen nach oben, um dann zwischen den obersten, paarigen Zipfeln der Mantelhöhle hindurch in den Mantel überzutreten. Dieser charakteristische Verlauf der hinteren Aorta ist deutlich auf Textfig. 9 zu erkennen — die Beziehung zur Gonade ist viel späteren Datums, weshalb ich auch die Bezeichnung „*Arteria genitalis*“ nicht für zutreffend halte.

Ich habe diese Darstellung von der Gestaltung des Herzens möglichst prägnant gegeben, weil sie nicht nur für die älteren Embryonalstadien, sondern auch für die Auffassung des erwachsenen Dibranchiatenherzens als Orientierung dienen muß. Auf der anderen Seite schließt sie sich noch direkt an das vorige Stadium III mit zwei Aortenwurzeln an.

Die linke Herzkammer tritt im Verlauf der weiteren Entwicklung immer mehr zurück und erscheint schließlich nur noch als eine Aussackung des asymmetrischen Herzschlauches. Dieser entspricht dann einfach der rechten Kammer mit dem in die Aortenwurzel übergehenden Zipfel.

Die asymmetrische Lageverschiebung, wie sie schon jetzt angedeutet ist, läßt sich leicht auf mechanische Faktoren zurückführen; man hat zu bedenken, daß die rechte Herzkammer vorn und hinten festliegt und einen Bogen darstellt, der den Magen rechts umzieht. Bei der Kontraktion hat dieser Bogen die Tendenz, sich zu strecken; dabei wird der Magen nach links gedrängt, während die linke Herzkammer nach rechts herübergezogen wird.

2. Cölomsystem.

Das Perikard hat vorläufig ein Maximum seiner relativen Ausdehnung erreicht; später wird es durch das sekundäre Eindringen des Dotters in den Eingeweidesack in seiner Entwicklung gehemmt und seine Topographie, wie die der übrigen inneren Organe, sehr in ihrer Durchsichtigkeit gestört. Es verdient auf diesem Stadium wegen seiner relativen Einfachheit, bei einem Abschluß seiner embryonalen Differenzierung in den wesentlichsten Punkten, ein besonderes morphologisches Interesse. Modellfig. 1, Taf. 21 gibt einen guten Einblick in seine Konfiguration: Aus den paarigen Perikardanlagen ist unter vorübergehender Bildung eines über dem Herzen liegenden Mesenteriums durch Verschmelzung ein weiter, unpaarer Hohlraum geworden. Unmittelbare Reste des Mesenteriums sind in der Regel nicht mehr nachzuweisen, dagegen ist dasselbe in seiner unteren Partie in großer Ausdehnung erhalten in Form der epithelialen Ueberkleidung verschiedener median gelegener Organe. Da ist vor allem das Herz und die hintere Aorta zu nennen, die den medianen Teil des Perikards von hinten-unten her stark einengen. Von unten und vorn geschieht dasselbe durch die sich nach oben verjüngende Mesodermmasse, die im unteren Teil den Magen (Modellfig. 2a), im oberen die Gonadenanlage (Modellfig. 1) enthält. Dies erklärt die auffallende Enge des Perikards auf Medianschnitten (Textfig. 9). Nach unten hin dringt das Perikard in der Weise vor, daß seine Hauptlumina zu beiden Seiten der Magenmasse liegen (Modellfig. 2). Dabei legt es sich von oben her um das Herz herum und zeigt die Tendenz, dasselbe aus dem Mesoderm, in das es nach hinten und unten eingebettet ist, herauszulösen. Dieser Prozeß ist etwa zu zwei Drittel vollzogen; während der folgenden Zwischenstadien wird das Herz vollständig vom Perikard umgeben, so daß es frei darin liegt, mit dem Enddarm nur durch ein dünnes Mesenterium verbunden und an der Wand des Perikards noch durch den Eintritt der Kiemenvenen und den Austritt der Aorten befestigt (Stadium V). Für den Aortenzipfel der rechten Herzkammer wird ein besonderes Mesenterium angedeutet, indem das Perikard auch zwischen ihm und der Magenmasse nach unten drängt (Modellfig. 2, Taf. 21; Fig. 6, Taf. 23). (Für die Gestaltung des Herzens und Perikards vergleiche auch die Fig. 11—14, Taf. 22 und Fig. 8, Taf. 23.)

In ähnlicher Weise wie das Herz werden auch die Kiemenherzen ins Perikard aufgenommen. Auf diesem Stadium ist ihre

Umschließung beinahe vollendet (Fig. 11, Taf. 22, Fig. 7, Taf. 23, Modellfig. 2, Taf. 21), so daß nur noch ein Streifen ihrer hinteren Wand aus dem Perikard herausragt, so daß die Hohlvene ein- und die Kiemenarterie ausmünden kann. Man kann sich die Kiemenherzen zu einfachen Gefäßen verengert denken, die dann in diesem Streifen an der Wand des Perikards verlaufen würden (!).

Modellfig. 3 zeigt die am weitesten nach unten vordringenden Aussackungen des Perikards; dieselben liegen dem Ektoderm der als Kiementaschen bezeichneten Teile der Mantelhöhle in charakteristischer Weise an, was für das Verständnis der Gonodukte, resp. ihrer Entwicklung von Bedeutung ist (s. p. 256). Am Grund der Perikardzipfel bemerkt man je eine spaltförmige, nach innen und rückwärts gerichtete Oeffnung; dies sind die Nierentrichter. Dieselben führen in zwei kurze Kanäle, deren Mündungen in die Nieren auf der anderen Seite der Modellplatte (Modellfig. 3a) zu sehen sind.

Fig. 5, Taf. 23 gibt einen Schnitt wieder, auf dem die Renoperdikardialgänge längs getroffen sind (vergl. auch Fig. 12, Taf. 22 und Fig. 7, Taf. 23); dieselben stellen kurze Kanälchen dar, die von etwa kubischem Epithel ausgekleidet sind. Dieses färbt sich stärker als das Mesenchym und tritt auf diese Weise deutlicher hervor.

Ich habe mich lange bemüht, die Entstehung dieses Ganges klar nachzuweisen; es schien mir wichtig zu wissen, ob er von der Niere oder dem Perikard aus entstehe. Ich konnte weder das eine, noch das andere finden, vielmehr entsteht die Bildung aus undifferenziertem Mesoderm, als Fortsetzung der Zerspaltung desselben für die Differenzierung des Perikards. Auf manchen Präparaten hat dieselbe immerhin einen Charakter, der dem einer Ausstülpung vom Perikard sehr nahe kommt; es betrifft dies jüngere Stadien, auf denen die Oeffnung in die Niere vielfach noch fehlt. DISTASO beschreibt an einem Embryo von Stadium III oder III—IV den Uebergang des unteren Perikardzipfels in ein feines Röhrchen, das im Mesenchym endigt. Seine Abbildung (Fig. 20) läßt mich vermuten, daß dieses Röhrchen eine minimale Bildung darstellt, obwohl er es sicher mit möglichster Deutlichkeit gezeichnet hat; ich denke, daß es sich einfach um die untere Spitze des Perikardzipfels handelt, der noch im Vordringen begriffen ist, denn die Stelle liegt neben dem Vorhof auf gleicher Höhe mit demselben, während der ausgebildete Perikardzipfel (Stadium IV) beträchtlich tiefer reicht. An der Stelle der feineren Oeffnungen

ins Mesenchym finden wir also später das Perikard mit weitem Lumen, was nach meiner Darstellung von der Art wie dasselbe vordringt, wohl zu deuten ist ohne irgendwelche, geschweige denn so kühne Hypothesen, wie DISTASO sie aufstellt. Es ist nicht denkbar, daß es sich um eine wohldefinierte Bildung von besonderem morphologischen Wert handle, es sei denn, daß die histologische Differenzierung bei *Sepia* früher vor sich gehe und das Perikard schon, bevor es seinen definitiven Stand erreicht hat, eine Nierenspritze anlege — im obigen Sinne. Jedenfalls hat der Autor die Bildung des Renoperikardialganges nicht genau verfolgen und das Verhältnis desselben zu seinem Fund nicht feststellen können, und ich begreife schon deshalb nicht, weshalb er ihm so große Bedeutung beimißt; denn sogar, wenn es sich um ein wohl und besonders charakterisiertes Gebilde handelte, läge kein Grund vor, dasselbe mit den „Cölomodukten“ von *Nautilus* zu vergleichen, die nicht feine Oeffnungen des Perikards ins Mesenchym, sondern nach außen führende Kanäle darstellen (vergl. Fig. 8, Taf. 23, wo die Oeffnung in die Niere auf dem Schnitte nicht mitgetroffen ist). Auch sonst wäre mir kein Grund bekannt, der die Annahme eines *Nautilus*stadiums in der Entwicklung von *Sepia* rechtfertigen würde.

Auf jüngeren Stadien besteht der Renoperikardialgang noch nicht; dabei hat man sich zu erinnern, daß auf dem Stadium III weder Niere noch Perikard soweit herunter reichten, ihre jetzt kommunizierenden Teile also überhaupt noch fehlen. Indem sich das Lumen beider Organe in diese Gegend fortsetzte, näherten sich dieselben unter dem Vorhof und traten in Verbindung. Das Verbindungsstück ist äußerst kurz und eng, so daß es früher regelmäßig übersehen werden konnte.

Eine Präformation des Renoperikardialganges als weite Kommunikation früher, oder nur wenig jüngerer Stadien, wie FAUSSEK dies angibt, ist also überhaupt nicht denkbar; außerdem besteht zwischen der Annäherung von Niere und Perikard auf früheren Stadien (II und III), die FAUSSEK in dieser Weise darstellte, eine unüberbrückbare Trennung durch den Vorhof des Herzens (vergl. Fig. 11 und 12, Taf. 22). Ein Vergleich der Modellfiguren 2a und 3a zeigt deutlich, wie Niere und Perikard sich zueinander verhalten; wir finden eine Annäherung in Form des Renoperikardialganges unter dem Vorhof (3a); eine zweite in Form von Aussackungen, die über den Vorhof weggreifen.

Die Niere ist auf Modellfig. 2a in maximaler Ausdehnung zu sehen: sie legt sich in charakteristischer Weise um die Hohlvenen herum. Ihre oberen Spitzen verschieben sich ganz auf die Hinterseite derselben (Modellfig. 1a), die unteren auf die Außenseite (Modellfig. 3a). Die Niere stellt also ein plattes, langgestrecktes Säckchen dar, das die Hohlvene auf einem beträchtlichen Teil ihres Verlaufes begleitet. Die Lagebeziehung zum Perikard im allgemeinen ist aus der Fig. 7, Taf. 23, zu ersehen, auf der allerdings nur ihre Enden dargestellt sind. Auf einem mehr medianwärts gelegenen Schnitt wäre sie in ganzer Ausdehnung zu sehen mit der Nierenmündung des Renoperikardialganges und der Aussackung nach unten-außen und hinten, welche den Vorhof umgibt. Die untere (hintere) Nierenspitze liegt in einer Vorwölbung des Ektoderms, welche der Nierenpapille entspricht. Eine äußere Oeffnung fehlt sicher: die Nierenhöhlungen bilden also mit dem Perikard ein System von Hohlräumen, das nach außen vollkommen geschlossen ist. Die morphologische Zusammengehörigkeit dieses „Cölomsystems“ tritt in dieser Einfachheit um so mehr hervor, als dasselbe von einem einheitlichen Epithel ausgekleidet wird; dieses geht vom Perikard durch die Nierenspritze auf die Nieren über (Taf. 23, Fig. 5). Die äußere Nierenöffnung müßte sich auf Fig. 7 finden; wie man sieht, ist das Nierenlumen an dieser Stelle von der Mantelhöhle durch Nierenepithel, Ektoderm und eine dünne Mesenchymlage getrennt.

Die Gonade zeigt histologisch keine wesentliche Differenzierung, behält vielmehr ihren Charakter vom Zeitpunkt ihres Erscheinens bis in die spätesten Embryonalstadien bei. Ihre Lage ist jetzt die definitive (Taf. 23, Fig. 4 und 8; Taf. 22, Fig. 14; Taf. 21, Modellfig. 1), vorn-oben in das Perikard hereinhängend, dessen geschlossenes Epithel durch sie nach innen gebuchtet erscheint. Nach vorn liegt sie frei gegen den Sinus posterior, der in seinem obersten Teil durch das Perikard schon größtenteils verdrängt und seines Zusammenhangs mit den Abdominalvenen beraubt ist. Ihre ursprüngliche Lage in dem dorsal vom Herzen gebildeten Mesenterium ist noch auf Fig. 4, Taf. 23 zu erkennen, wo dasselbe in beträchtlichen Resten erhalten ist. (Der Embryo, von dem dieser Schnitt stammt, ist etwas jünger als der im Modell dargestellte: er besitzt auch noch keine offene Nierenspritze.)

Die Figg. 4 und 5, Taf. 23, geben die histologischen Verhältnisse dieses Stadiums wieder. Das Perikardepithel ist in allen Teilen deutlich, es zeigt keinerlei Unterbrechungen, Wucherungen

etc.; sämtliche Organe oder Organanlagen liegen außerhalb desselben. Seine Struktur ist die eines sehr gleichmäßigen, zarten Plattenepithels. Eine Veränderung tritt nur ein, wo das Perikard in die Nierentrichter übergeht; daselbst erhöht sich das Epithel bedeutend und geht in dieser Form in das des Renoperikardialganges und der Niere über.

Auch die Begrenzung der Niere hat die Form eines Plattenepithels von allerdings viel weniger flachen Zellen; die der Hohlvene zugekehrte Seite weist ein kubisches bis zylindrisches Epithel als die bereits bekannte Anlage der Venenanhänge auf.

Die Gefäßwandungen, mit Einschluß derjenigen des Herzens und Kiemenherzens, zeigen eine mesenchymatöse, pseudoepitheliale Beschaffenheit, welche ihrer Entstehung entspricht; stellenweise sieht man genau reihenweise angeordnete Kerne auf den Schnitten, dann wieder unregelmäßig mehrzeilige Anordnung. Die Kiemenherzwand enthält als eine nach innen gerichtete Wucherung die Anlage der Perikardialdrüsen. Es ist im früheren gezeigt worden, daß dieselben nicht etwa durch Wucherung entstehen, sondern im undifferenzierten Mesoderm bereits enthalten waren und bei der Entwicklung der Hohlräume dann an dieser Stelle herausstraten.

Stadium V.

Einige bemerkenswerte Momente der späteren Entwicklung sollen noch an einem V. Stadium zur Beobachtung kommen.

Dasselbe charakterisiert sich in der äußeren Erscheinung durch bedeutende Fortschritte. Zu beobachten sind: die beginnende Verkleinerung des äußeren Dottersackes, die Reduktion der Augens tiele, die beträchtliche Größenzunahme des Embryos. Der Eingeweidesack hat sich in die Höhe ausgezogen; Mantel und Trichter sind funktionsfähig, so daß herauspräparierte lebende Embryonen bereits rasch und geschickt zu schwimmen vermögen. Auffallend ist auch das Erscheinen der Chromatophoren, welche in sehr geringer Zahl und regelmäßiger Verteilung vorhanden sind und in ihrer Tätigkeit unter dem Mikroskop leicht verfolgt werden können.

Wie in der äußeren Form, so sind auch in der inneren Organisation starke Annäherungen an die Gestaltung des erwachsenen Tieres zu konstatieren; andererseits beginnt die topographische Verschiebung, welche durch die sekundäre Entwicklung und Größenzunahme des inneren Dottersackes veranlaßt wird. Derselbe

hat die Tendenz, in Form eines zweiteiligen Zapfens (vergl. das Stadium IV) den oberen Teil des Eingeweidesackes auszufüllen. Vorläufig ist er noch von geringem Durchmesser, so daß die Deformation nicht auffällt, reicht aber bereits bis gegen die obere Spitze des Eingeweidesackes.

1. Blutgefäßsystem.

Durch die Entwicklung des inneren Dotters ist vorläufig in erster Linie der hintere Sinus betroffen, der durch den ersteren zum größten Teil ausgefüllt wird und sich nur in geringen Resten erhält; dieselben bespülen von vorn her die Gonadenanlage (siehe Fig. 10, Taf. 23), lateral stehen sie noch immer in Verbindung mit den Mantelvenen. Nach unten setzt sich der Sinus posterior in einen Blutraum fort, der den Magen begleitet und einige Ähnlichkeit im Habitus mit einem Darmsinus hat (s. Fig. 15, Taf. 22), er liegt aber nicht zwischen Perikardepithel und Darmepithel, sondern in dem Mesoderm, das den Magen umgibt; stellenweise stößt er an das Perikardepithel, niemals an das des Magens (siehe Fig. 9, Taf. 23). Die weitere Entwicklung wie auch die Topographie lehren, daß es sich nicht um einen echten (wenn auch sekundär ausgebildeten) Darmsinus handelt, sondern um ein Gefäß, nämlich die Vena genitalis. Während diese auf der rechten Seite des Magens verläuft, erscheint ein ähnlicher Blutraum auch auf der linken Seite desselben, dieser reicht aber nicht so weit nach oben, um die Genitalanlage resp. den sie bespülenden Teil des Sinus posterior zu erreichen (vergl. Fig. 15, Taf. 22 mit Fig. 9, Taf. 23). Auf der letzteren Figur, die einer anderen Serie entnommen ist, fehlt die linke Gefäßanlage, die nichts anderes als eine Vena mesenterica sein kann, in dieser Höhe noch. Nach unten setzen sich beide Gefäße symmetrisch auf die Lebergänge fort (Fig. 16, Taf. 22), um dann in die Hohlvenen zu münden (vergl. Textfig. 1). Es ist aus den Figuren zu ersehen, daß es sich um zwei durchaus nach symmetrischem Typus angelegte Gefäße handelt, die eine Arbeitsteilung eingegangen sind. Bei älteren Stadien von *Sepia*, die ich untersucht habe, war die Vena genitalis wohl und in gleicher Weise entwickelt, während die Vena mesenterica nur an ihrer Wurzel deutlich ausgebildet war. Vena cava, Vena abdominalis, die Mündung in die Kiemenherzen, zeigen keine prinzipiellen Fortschritte — die Vena pallialis mündet noch immer in einen Rest des Sinus posterior und hat durch die Vena genitalis eine Verbindung mit den Hohlvenen; ihre eigene proximale Fort-

setzung vom Kiemenband zur Kiemenbasis (vergl. Fig. 15, Taf. 22) und zwischen Perikard und Kiemenherz nach der Hohlvene ist noch nicht ausgebildet.

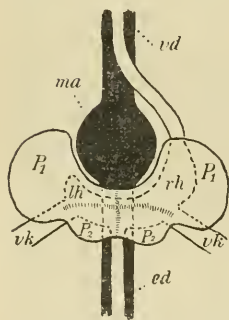
Ein Querschnitt durch das Kiemenherz mit Perikardialdrüse ist auf Fig. 11, Taf. 23 dargestellt; man sieht, daß die letztere jetzt nach außen gebuchtet erscheint, sich aber zu Perikardepithel und Kiemenherzwand verhält wie früher. Einen wesentlichen Fortschritt in ihrer Entwicklung weisen auch die älteren Stadien nicht mehr auf. Auf manchen Präparaten habe ich in der Drüsenanlage ein Lumen gefunden, das vom Kiemenherzhohlraum getrennt war und farblosen Inhalt hatte. Da dieses Verhalten nicht allgemein war, weiß ich nicht, ob es typisch ist.

Das Kiemengefäßsystem hat mit der weiteren Entwicklung der Kiemen selbst Schritt gehalten; seine Entwicklung im einzelnen habe ich nicht verfolgt.

Fig. 16, Taf. 22 zeigt die Vorhöfe des Herzens in ihrem typischen Verhältnis zu Perikard und Niere. Das Herz selbst hat keine auffallenden Veränderungen seiner Gestalt aufzuweisen (Fig. 15, Taf. 22).

2. Cölomsystem.

Das Perikard hat in charakteristischer Weise die Umwachsung des Herzens fortgesetzt. Textfig. 11 stellt diesen Vorgang und die daraus unmittelbar resultierenden Verhältnisse dar. Die Umlagerung vollzieht sich von den Seiten, von vorn und hinten durch vier Aussackungen des unpaaren Perikards (P , P , P_1 , P_1), zwei vordere und zwei hintere. Dieselben sind auf der Höhe des Herzens getrennt durch die Vorhöfe, auf früheren Stadien außerdem durch die Perikardialdrüsen (vgl. Fig. 3 und 4, Taf. 23). Diese vier Aussackungen sind bis in die frühesten Stadien zurück zu verfolgen (Fig. 7 und 2, Taf. 22). Wie zu erwarten ist, treten dieselben unter dem Herzen zusammen unter Bildung eines „Aufhängeapparates“ in Form eines Kreuzes. Die quergestellten Teile desselben reduzieren sich bald, indem das Perikard verschmilzt, und die lateralen Teile des Herzens liegen frei in demselben — die Verbindung mit der Wand wird durch den eintretenden Vorhof



Textfig. 11. Schema der Lagebeziehungen von Darm, Herz + Perikard (von oben gesehen). Stadium IV—V.

hergestellt. Das sagittale Band bleibt als kurzes Mesenterium des Herzens bestehen und verbindet dasselbe mit der Basis des Perikards resp. dem darunterliegenden Enddarm. Nach vorn geht es auch auf den Magen über. Die Aortenwurzel wird in der Weise umwachsen, daß eine besondere Perikardspalte zwischen ihr und dem Magen nach unten dringt. Das angedeutete Mesenterium reduziert sich gleich, so daß dann die Aortenwurzel ebenfalls frei durch das Perikard zieht.

DISTASO hat in seiner Arbeit eine völlig abweichende Darstellung von der Entstehung des Herzens gegeben; d. h. er beschreibt das Herz eines Stadiums, das kaum wesentlich jünger als das jetzt behandelte ist, von vorgefaßten Gesichtspunkten aus unter Nichtbeachtung der genaueren Topographie und ohne die frühen Stadien der Herzentwicklung (II—IV) zu berücksichtigen. Zur Kritik derselben verweise ich auf meine Fig. 15 und 16, Taf. 22, die leichter als seine Fig. 26 eine Einsicht in die interessierenden Verhältnisse gestatten.

Nach DISTASOS Figur ist der Mitteldarm umgeben von einem Blutsinus, der sich in eine Einsackung der Perikardwand fortsetzen soll; aus der letzteren entstünde dann die Herzmuskulatur.

Dieser Darstellung muß ich erstens meine bisherige Darstellung der Herzentwicklung entgegenhalten, welche auf viel vollständigeren Beobachtungen beruht, da ich annehmen muß, daß DISTASO die frühen Stadien der Herzentwicklung nicht gesehen hat. Aber auch auf dem Punkte, wo dieselbe einsetzt, nämlich auf einem Stadium, wie wir es vor uns haben, ist dieselbe äußerst anfechtbar: Eine Betrachtung der Fig. 15, Taf. 22, könnte wirklich den Anschein erwecken, als ob der Mitteldarm von einem Sinus teilweise umgeben wäre. Wie wir wissen, ist dies nicht der Fall, sondern wir haben, wie p. 251 ausgeführt wurde, zwei wohldefinierte Gefäße vor uns, deren Ähnlichkeit mit einem wirklichen Darmblutsinus nur eine sehr oberflächliche ist. Wenn wir dieselben gegen das Stadium IV zurückverfolgen, finden wir an ihrer Stelle sinöse Gewebelücken, wie wir sie aus der Gefäßentwicklung allgemein kennen. Dieselben sind bestrebt, eine neue Verbindung des Sinus posterior mit den Hohlvenen herzustellen, nachdem dieser durch die Erweiterung des Perikards von den Venae abdominales abgeschnürt worden ist. Dann scheint es mir überhaupt ein sehr eigentümlicher Gedanke zu sein, das Herz von einem venösen Sinus abzuleiten; wie wir gesehen haben, ist der Sinus posterior eine speziell mit der Venenentwicklung verknüpfte Bildung (siehe auch

p. 259). Wenn also einerseits ein genetischer Zusammenhang der Herzanlage mit dem Sinus posterior resp. einem von diesem aus entstandenen Darmsinus nicht besteht, so ist andererseits das differenzierte Herz von demselben, d. h. eigentlich der Vena genitales, vollkommen geschieden. (Die topographischen Beziehungen an der entscheidenden Stelle sind auf der Fig. 9, Taf. 23 dargestellt.) Drittens könnte auch ein ideeller morphologischer Zusammenhang mit einem solchen Sinus nicht begründet werden. Ein Darmsinus, wie er für die Ableitung des Herzens in Betracht kommen könnte, müßte den Enddarm umgeben, nicht Magen und Leber.

Die Niere des V. Stadiums ist auf Fig. 16 in maximaler Ausdehnung zu sehen. Wenn man dieselbe mit Fig. 2a, Taf. 21 vergleicht, konstatiert man einen beträchtlichen Fortschritt. Die Anlagen haben sich mächtig erweitert und sind in der Mittellinie an zwei Stellen zusammengestoßen. Die eine ist auf der Fig. 16 getroffen. Sie liegt in der mittleren bis oberen Partie der Nieren hinter den Hohlvenen. Auf manchen Präparaten sind die Lumina noch durch eine doppelte Lamelle getrennt, auf anderen, wie dem dargestellten, ist dieselbe bereits teilweise resorbiert und auf diese Weise die obere Kommunikation der Nieren hergestellt. Die untere ist ebenfalls vorbereitet, indem die Nieren hinter der Bifurkationsstelle der Vena cephalica zusammengestoßen sind. Obwohl die Verbindung noch nicht offen ist, wenden sich die betreffenden Teile der Nieren wieder etwas nach oben und deuten so (in paariger Form) den unpaaren Nierensack an (p. 256 Textfig. 12).

Die Fig. 16 zeigt noch eine bemerkenswerte Erscheinung, die mit der Differenzierung der Venenanhänge zusammenhängt: das Nierenepithel hat sich von den Hohlvenen abgehoben und so einen weiten Spaltraum gebildet, der mit farblosem Inhalt versehen ist, also kein Blut enthält.

Die auf Fig. 16 dargestellten unteren Zipfel des Perikards verjüngen sich in die Nierenspritze, die jetzt das Maximum ihrer relativen Weite hat, aber sehr kurz geblieben ist und gegen das Perikard nicht deutlich abzugrenzen ist — es scheint sich kaum mehr um einen Kanal, sondern eher nur um eine einfache Oeffnung zwischen den beiden Organen zu handeln.

Fig. 10, Taf. 23 gibt die Gonadenanlage dieses Stadiums wieder und zeigt ihr Verhältnis zum Perikardepithel, zum Sinus posterior und zum Dotter. Ihre Zellen weisen kaum eine klare

Differenzierung in Stromazellen und Keimzellen auf, sind dagegen sehr wohl von den anliegenden Mesenchymzellen zu unterscheiden.

Weitere Entwicklung.

Die weitere Entwicklung des Blutgefäßsystems bringt wenig Neues mehr, soweit die wesentlichen Elemente in Frage kommen. Ein Embryo, der etwa die Ausbildung der Fig. 661 des Lehrbuches von KORSCHULT und HEIDER zeigt, weist die Entstehung der proximalen Teile der Mantelvenen auf (vergl. p. 259), worauf die in der Einleitung erwähnten Teile der Organisation (vergl. Textfigur 1) vollständig sind. Diese Ausbildung der Mantelvenen geht Hand in Hand mit der Abschnürung des zugehörigen Teiles des Sinus posterior von dem übrigen Rest desselben, der die Gonade bespült und in die Vena genitalis übergeht. Die vollständige Reduktion des Sinus posterior habe ich nicht verfolgen können — es ist möglich, daß er sich in geringen Resten in der Gegend der Gonade erhält; vielleicht spielt er nochmals eine Rolle bei der Verbindung der Gonade mit der Arteria genitalis, welche auf den Stadien, die ich besessen habe, nicht stattfindet.

An dieser Stelle muß ich noch bemerken, daß ich mit der Benennung resp. Homologisierung einiger Gefäße durch DISTASO nicht einverstanden bin¹⁾. Das mit *ag* bezeichnete Gefäß seiner Fig. 9 ist wohl der Anfang einer Vena genitalis, nicht das Ende der Arteria genitalis, die auf solchen Stadien von Sepia noch fehlt; die „hintere Aorta“ erreicht diese Region weder beim Embryo von Sepia noch bei dem von Loligo²⁾. Das mit *ad* bezeichnete Gefäß seiner Fig. 11 ist der proximale Teil der Vena pallialis, von dem entsprechenden Sinusabschnitt geht die distale Mantelvene aus. DISTASO nennt es Vena intestinalis³⁾. Das mit *vp* bezeichnete Gefäß der Fig. 13 ist die Vena abdominalis resp. der absteigende Ast der Hohlvene, und keine Vena genitalis. Man braucht sich daher auch nicht zu wundern, daß dieselbe keine direkten Beziehungen zur Gonade hat.

Das Cölomsystem eines Embryos von Stadium V unterscheidet sich von dem des erwachsenen Tieres in drei wichtigen Punkten:

- 1) Es fehlen die äußeren Nierenöffnungen;

1) Vergl. DISTASOS Arbeit p. 632.

2) Vergl. DISTASOS Arbeit p. 574 unten.

3) Vergl. DISTASOS Arbeit p. 574 oben.

2) die Genitaltasche ist noch nicht ausgebildet und die Gonade noch undifferenziert;

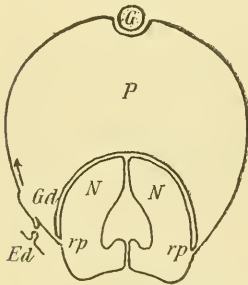
3) die Geschlechtsleiter sind noch nicht vorhanden.

Ueber die Ausbildung des Gonoduktes hat eine neuere Arbeit von DÖHRING Aufschluß gegeben; leider habe ich die von ihm dargestellten interessanten Entwicklungsvorgänge nicht nachuntersuchen können, da dieselben erst postembryonal vor sich gehen. Meine ältesten Embryonen (Stadium VII) zeigen eben die paarigen ersten Anlagen der Eileiterdrüsen. Dieser Befund ist mir insofern sehr willkommen, als er den unmittelbaren Anschluß der DÖHRING'schen Arbeit an die meinige erlaubt. Derselbe ist bemerkenswert, da er für die ursprüngliche Paarigkeit der Leitungswege zeugt.

Textfig. 12 stellt schematisch das Cölomsystem eines Embryos von Stadium V dar, in welches die Anlage des Gonoduktes nach DÖHRING eingezeichnet ist.

Derselbe entsteht in Form einer Rinne des Perikards, welche sich von unten nach oben (in der Richtung des Pfeils) entwickelt und abschnürt. Das untere Ende des so gebildeten Röhrchens tritt in Verbindung mit einer Ektodermeinstülpung, der Anlage der Eileiterdrüse, und mündet später durch diese nach außen. Die Bildung befindet sich an der Stelle $\times n$ eines Schnittes, der der Fig. 15, Taf. 22 entspricht, am unteren Perikardzipfel, welcher durch die Nierenspritze in die Niere führt und wächst von da in der angedeuteten Weise nach der Gonade hin. Diese Lage scheint mir bedeutsam zu sein. Es ist klar, daß eine Rinne an dieser Stelle zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte durch die Niere dienen könnte; dies dürfte dem ursprünglichen Zustand entsprechen, die Abschnürung der Rinne in Verbindung mit einer ektodermalen Drüse wäre dann eine sekundäre Anpassung.

Wesentlich ist bei dieser Ueberlegung, daß sie die Möglichkeit ergibt, den Leitungsapparat der Cephalopoden aus einem ursprünglichen Nierenwege abzuleiten auf Grund spezieller topographischer Beobachtungen am Embryo.



Textfig. 12. Cölom-system des Stadiums V. (Links die erst später sich ausbildenden Anlagen von Eileiterdrüse und Gonodukt eingezeichnet.)

Zusammenfassung.

1. Allgemeines.

Die frühen Entwicklungsvorgänge, wie sie besonders an den Stadien I—III dargestellt worden sind, stehen unter dem Druck einer frühen und sehr starken Bildung von Mesenchym, von welchem die Anlagen des Cölomsystems zuerst absolut nicht zu unterscheiden sind. Wir haben es nicht mit geringen und einfachen Anlagen zu tun, die sich vergrößern, ihre Gestalt verändern, sich spalten — überhaupt durch Wachstumsvorgänge ihre Differenzierung erreichen, sondern die Entwicklung nähert sich sehr einem idealen Typus, nach dem das gesamte Zellmaterial, welches einen differenzierten Embryo zusammensetzt, erst durch Teilungen erzeugt würde, worauf die Differenzierung im wesentlichen in der Bildung der Hohlräume bestünde mit gleichzeitiger oder nachfolgender Charakterisierung der Gewebe. Wirklich haben wir nur einen Fall gesehen, wo eine Organanlage ohne Lumen sichtbar wird; dies betrifft die Nierenanlage (Fig. 2, Taf. 23).

Es ist klar, daß eine solche sekundär verwischte Entwicklungsweise die Beantwortung von Fragen nach der genetischen Verwandtschaft der Gewebe und Organanlagen meist nicht nur erschwert, sondern verunmöglicht und zu ihrer Diskussion absolut ungeeignet ist. Die Spaltung von Anlagen kann in weitgehendem Maße im undifferenzierten Mesoderm vor sich gehen und es erscheinen dann vollkommen selbständige Bildungen, die durch nichts ihren primären Zusammenhang verraten. Histogenetische Feststellungen können erst am differenzierten Embryo gemacht werden; die dargestellten Entwicklungsvorgänge von *Loligo* geben dafür keine Anhaltspunkte.

Auch rein topographische Feststellungen müssen mit großer Vorsicht gemacht werden und können nur mit Berücksichtigung der speziellen Entwicklungsbedingungen eine Deutung erfahren; a priori ist anzunehmen, daß die Verhältnisse der primären Leibeshöhle (resp. des Blutgefäßsystems) in ihrer Durchsichtigkeit wesentlich gestört sein werden, da an ihre Stelle gerade das Mesenchym dem Raume nach getreten ist (!).

Wir finden bei anderen Molluskenembryonen eine weite primäre Leibeshöhle, die von Blutflüssigkeit erfüllt ist; indem dieselbe allmählich durch die Entwicklung des Mesenchyms eingeschränkt wird, entsteht als Rest ein aus Sinusbildungen und echten Gefäßen bestehendes Blutgefäßsystem.

Bei Cephalopodenembryonen wird durch die frühe Entwicklung von Mesenchym die Ausbildung einer primären Leibeshöhle anfangs unterdrückt und das Gefäßsystem entsteht erst nachträglich in einer Form, die direkten Bezug hat auf die Topographie des erwachsenen Tieres. Es ist selbstverständlich, daß man da nicht nach uralten Bildungen zu suchen braucht und selbst da, wo man solche vor sich zu haben glaubt, mit Skepsis verfahren muß. Wenn sich z. B. auf späteren Stadien eine Art Darmsinus bilden würde, wäre es mehr als fraglich, ob derselbe etwas zu tun hätte mit einer phylogenetisch alten und aus der vergleichenden Anatomie vielfach bekannten Organisation; ganz abgesehen davon müßten die speziellen physiologischen und topographischen Verhältnisse genauer studiert werden, ehe auf Grund einer voreiligen Homologisierung weitere Ueberlegungen gemacht werden könnten.

2. Das Blutgefäßsystem.

Alle Teile des Blutgefäßsystems entwickeln sich als sekundäre Lücken im Mesoderm, indem das anfänglich dichte Zellenmaterial derselben sich erst unter Bildung von Interzellularen auflockert, welche nachher zu ausgedehnteren netzartigen Gewebelücken zusammenfließen. Aus diesen entstehen Gefäße und Sinusbildungen, welche unter Einschränkung des Lumens und Definierung der Wandungen wieder zu eigentlichen Gefäßen werden können. Die Begrenzung wird einfach durch die umliegenden Zellen gebildet, die dabei mehr oder weniger deutlich die Struktur eines Epithels annehmen können. Die so entstandene Gefäßwand liefert auch die Muskulatur der kontraktilen Teile, speziell des Herzens und Kiemenherzens.

Alle Bluträume sind gleich bei ihrem Erscheinen mit Blut gefüllt, ja es scheint, daß dieses bei ihrer Bildung die aktive Rolle spiele; die Gefäße differenzieren sich denn auch in der Richtung des späteren Blutstromes: Hohlvenen, Kiemenherzen, Vorhöfe, Herzkammern, Aorten.

Von besonderer Bedeutung für die Entwicklung des Venensystems ist der Sinus posterior; derselbe ist eine vorübergehende Bildung, die höchstens in unbedeutenden Resten als Sinus in die Anatomie des Erwachsenen übergeht. Er hängt wesentlich von mechanischen und Raumbedingungen im Embryo ab, indem er zuerst (Stadium II—III) den Embryo über den Dotter erhebt, um Raum für die Organentwicklung, speziell des Perikards, zu schaffen, durch das er (Stadium IV) dann wieder verdrängt wird. Seine

vollständige Verdrängung geschieht durch den sekundär sich ausbildenden inneren Dottersack (Stadium V und folgende).

Morphologisch ist er durch Zusammenfließen venöser Gefäßanlagen entstanden zu denken, nämlich der Vena abdominalis, pallialis, genitalis, die sich dann wieder in charakteristischer Weise aus ihm herausbilden.

Auf frühen Stadien (III) gehen die Mantelvenen zentrifugal, die Abdominalvenen zentripetal von ihm aus. Durch seine Hauptmasse zwischen Schalendrüse und Perikard wird die Genitalanlage bespült. Auf Stadium IV werden die Abdominalvenen mit Resten des Sinus durch die Perikardentwicklung abgeschnürt. Durch sinöse Gewebelücken als Anlage der Vena genitalis wird eine neue Verbindung mit dem Venensystem angestrebt, die auf Stadium V in voller Deutlichkeit zu erkennen ist. Durch das sekundäre Eindringen des inneren Dotters (Stadium VI) wird die Mantelvene mit einem Rest des Sinus abgeschnürt. Von diesem Rest aus entsteht der proximale, zur Vena cava führende Teil derselben.

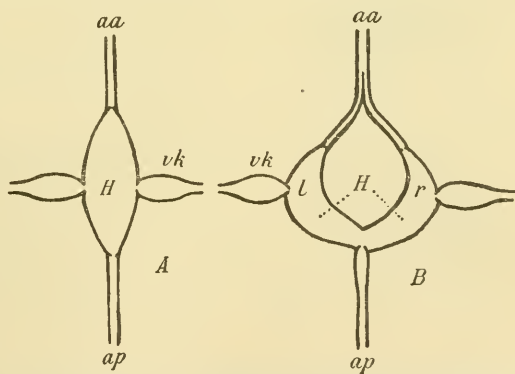
Besonderes morphologisches Interesse verdienen die Beobachtungen über die Herzentwicklung nach vollkommen zweiseitigem Bauplan.

Als Grundform des Dibranchiatenherzens nimmt man bisher die nebenstehend skizzierte (Fig. 13 A) an. Es hat sich erwiesen, daß dieselbe vielmehr nach dem Schema B zu denken ist. Von dieser wären die verschiedenen Formen der asymmetrischen Dibranchiatenherzen abzuleiten. Eine vergleichend - anatomische Untersuchung dieser Verhältnisse dürfte nicht ohne Interesse sein.

Die Vermutung liegt nahe, daß die

Paarigkeit der Herzkammer bei den Dibranchiaten eine sekundäre ist und auf einer Entwicklungshemmung durch den Dotter beruht.

Die Schlinge der beiden Herzkammern umgibt die Magenmasse, an deren Stelle auf früheren Stadien (III, vergl. Textfig. 5) der



Textfig. 13. Schemata zur Morphologie des Dibranchiatenherzens. Links nach älterer Auffassung, rechts nach meinen Beobachtungen korrigiert.

mediane Zipfel des inneren Dottersackes liegt. Dieser dringt auf Stadium II und I noch weiter nach oben und kann so die Ursache einer Teilung der Anlagen bilden. Mit dem Rückzug des Dotters (Stadium III) wird eine Vereinigung derselben möglich, aber nur für die hintere obere Partie; die nach vorn-unten ziehenden Aortenwurzeln werden durch den Dotter auseinandergehalten.

Diese Erklärung hat nichts Unwahrscheinliches und findet Analoga in der Embryologie resp. Anatomie gewisser Muscheln und Vertebraten (man denke speziell an die Herzbildung von *Arca*).

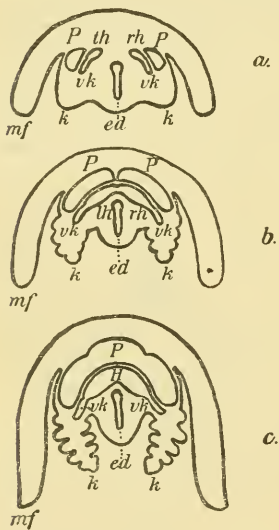
Immerhin ist eine vergleichende Untersuchung notwendig, bevor man ein bestimmtes Urteil über diesen Punkt abgeben kann.

3. Das Cölomsystem.

Das Perikard erscheint jederseits als ein mehr oder minder bestimmt umschriebener Spaltraum im Mesoderm — außerhalb und über den Herzanlagen gelegen. Es besitzt nicht wie die Gefäßanlagen ein Vorstadium mit schwammig sinöser Auflockerung des Gewebes. Die deutliche epitheliale Begrenzung differenziert sich nachträglich aus den auseinandergeschobenen Zellen in dem Maße, wie das Lumen seine Ausbildung erreicht, doch hat es den Anschein, als ob dieselben von Anfang an einen gewissen Zusammenhang besäßen. An den Stellen, wo das Perikard noch in lebhaftem Vordringen begriffen ist, fehlt stets das deutliche Epithel, so in der Gegend, wo die Ausbildung der Nierenspritze stattfindet.

Wo die definitive Lage im wesentlichen erreicht ist, erscheint das Perikard immer von einem außerordentlich dünnen Plattenepithel mit seltenen Kernen ausgekleidet.

Textfig. 14. Entwicklung von Herz und Perikard in drei Stadien (II—IV).



Die Perikardanlagen erscheinen zuerst ganz weit auseinander, dem Ektoderm der Mantelhöhle fast anliegend. In ihrer weiteren Entwicklung folgen sie den Herzanlagen, während diese der Medianebene zustreben, und legen sich allmählich von der Seite und von oben her um dieselben herum. Das neugebildete Herz ist

dann von den beiden Perikardialsäcken in seiner ganzen Querausdehnung überlagert, wobei die letzteren unter vorübergehender Bildung eines dorsalen Mesenteriums miteinander verschmelzen.

Das unpaare Perikard setzt nun in typischer Weise die Umwachsung des Herzens fort, wobei das letztere vollständig aus dem Zusammenhang mit dem umliegenden Mesenchym herausgelöst wird und nur in seinem medianen Teil durch ein kurzes Mesenterium mit dem darunterliegenden Enddarm verbunden bleibt.

Die Nierenspritze entsteht als feine spaltförmige Kommunikation im Mesoderm zwischen dem untersten Zipfel des Perikards und dem unteren Ende der Niere; dieselbe zeigt sich von Anfang mit einem mehr oder minder deutlichen kubischen Epithel ausgekleidet, welches in das der Niere einer- und das des Perikards andererseits übergeht. Die trichterförmige Erweiterung gegen das Perikard zeigt dieselbe histologische Beschaffenheit wie der Gang selbst.

Von einem als Genitaltasche abgekammerten Teil des Perikards ist bei den Embryonen keine Spur zu finden, vielmehr stellt dasselbe einen durchaus einheitlichen Hohlraum dar (Textfig. 12). Auch der Gonodukt entwickelt sich erst postembryonal durch Abschnürung einer Rinne vom Perikardepithel, die sich mit dem distalen Ende durch die Eileiterdrüse nach außen öffnet. Dieselbe bildet sich unter topographischen Beziehungen aus, welche vermuten lassen, daß es sich um einen ursprünglichen Nierenweg für die Geschlechtsprodukte handle.

Die Gonade erscheint als ein Häufchen heller Zellen zur Zeit des medianen Zusammentretens der paarigen Perikardanlagen im vorderen Teil des durch dieselben gebildeten Mesenteriums. Sie liegt von Anfang an außerhalb des Perikardepithels und behält ihre Lage und Beschaffenheit im allgemeinen durch die ganze Embryonalentwicklung bei. Nach Reduktion des Mesenteriums springt sie von vorn und oben leistenförmig in den oberen Abschnitt des Perikards vor.

Die Niere erscheint als solide Anlage neben der Hohlvene; dieselbe tritt aus dem Mesoderm heraus durch besondere Färbbarkeit und durch epitheliale Anordnung ihrer Kerne. Sie umfaßt mit einem Zipfel die Anlage des Vorhofes; diese Beziehung erhält sich beim älteren Embryo in der Form, daß der Vorhof teilweise in die Niere hineindrängt und durch dieselbe von unten, hinten und innen umfaßt wird.

Später entwickeln sich aus den Nierenanlagen flache Säcke,

die die Hohlvenen im ganzen Verlauf begleiten und sich von hinten und von der Seite um sie herumlegen. Das der Vene zugekehrte Epithel zeigt von Anfang eine charakteristische Verstärkung und stellt in dieser Form die Anlage der Venenanhänge dar. Später hebt sich dasselbe von der Vene ab, so daß ein Spaltraum zwischen den beiden Organen entsteht, der von einer durch Plasmafärbstoffe nicht färbbaren Flüssigkeit erfüllt wird.

Eine äußere Oeffnung fehlt der jungen Niere durchaus; sie scheint sich erst postembryonal zu bilden; jedenfalls habe ich dieselbe auch auf den älteren Stadien V—VIII nie finden können.

Das Cölomsystem des Stadiums IV ist also nach außen vollkommen geschlossen, unter sich durch die Nierenspritzen im Zusammenhang und von einem zusammenhängenden einschichtigen Epithel ausgekleidet. Außerhalb desselben liegt nun die Gonade, deren Verbindung mit dem Perikard sich erst postembryonal ausgestaltet.

Thesen.

1) Die Blutgefäße entstehen in Form von Gewebelücken in dem anfänglich dichten „Mesoderm“.

2) Die pseudoepithelialen Wandungen derselben werden direkt von den diese Lücken begrenzenden Mesodermzellen gebildet. Nirgends ist ein genetischer Zusammenhang zwischen Cölothel und Gefäßwänden (Herzmuskulatur) nachzuweisen.

3) Das arterielle Herz entsteht aus paarigen Anlagen, die sich nachträglich in der Mittellinie des Körpers vereinigen. Jede derselben bildet eine Herzkammer mit besonderer Aorta cephalica. Die Aorta posterior ist unpaar und geht vom medianen Teil des Herzens ab.

4) Im Laufe der weiteren Entwicklung obliteriert die linke Aorta cephalica und die zugehörige Herzkammer bleibt im Wachstum zurück. Sie stellt am erwachsenen Herzen nur einen Anhang dar, der die linke Kiemenvene aufnimmt.

5) Die Kiemenherzen erscheinen als sackartig erweiterte und ins Perikard hereinhängende zuführende Kiemengefäße.

6) Das Perikard entsteht in Form paariger Spalträume im „Mesoderm“; im Laufe der topographischen Differenzierung entwickelt sich aus den begrenzenden Zellen ein deutliches Epithel, das sich von außen an die pseudoepitheliale Wand des Herzens und Kiemenherzens herumlegt.

7) Durch Zusammentreten der paarigen Perikardanlagen in der Medianebene wird unter vorübergehender Bildung eines Mesenteriums das unpaare Lumen des Perikards hergestellt. Dasselbe liegt über dem Herzen und füllt den oberen Teil des Eingeweidesackes in Form einer geräumigen Leibeshöhle aus.

8) Die vollständige Verwachsung des Herzens geschieht von oben her durch 4 Zipfel des unpaaren Perikards (jederseits vor und hinter dem Vorhof); dieselben treten unter diesem zur Bildung eines kreuzförmigen Aufhängeapparates zusammen, von dem sich nur das sagittale Band als Mesenterium des Herzens erhält und dasselbe mit dem Herzbeutel, resp. dem darunter verlaufenden Enddarm verbindet.

9) Die Vorhöfe erscheinen als einfache Kiemenvenen, nicht als morphologische Bestandteile des Herzens; sie werden nicht ins Perikard aufgenommen.

10) Die Nieren differenzieren sich etwa gleichzeitig mit dem Perikard aus dem Mesoderm in Form von soliden Anlagen, die voneinander, wie auch von denjenigen des Perikards wohl geschieden sind.

11) Die Nierenanlagen stehen von Anfang in engster Beziehung zu den Hohlvenen, und das denselben zugekehrte Epithel stellt in Form einer deutlichen Verstärkung die Anlage der Venenanhänge dar.

12) Die Nierenspritze entsteht im Anschluß an die Ausbildung des Perikards und stellt einen feinen knrzen Kanal dar, der von einem kubischen Epithel ausgekleidet ist. Nach der Mündung in die Niere geht dasselbe einerseits in das Perikard, andererseits in das Nierenepithel über.

13) Das Cölomsystem besteht jetzt aus 3 Hohlräumen, dem paarigen der Niere und dem unpaaren des Perikards, die sowohl in ihrem Lumen wie in ihrer epithelialen Auskleidung zusammenhängen.

14) Die Gonade wird deutlich zur Zeit des medianen Zusammentretens der Perikardanlagen und liegt dann als ein undifferenzierter Haufen heller Zellen in dem vordersten Teil des Mesenteriums. Nach Reduktion des letzteren hängt sie als Leiste vorn ins Perikard herein, von dessen Epithel sie innen überzogen wird.

15) Der Gonodukt bildet sich als Rinne aus dem Perikardepithel, auf dem Wege zwischen Genitalanlage und Nierenspritze, in der Nähe der letzteren. Indem sie gegen die erstere zuwächst,

schnürt sich das distale Ende vom Perikard ab und tritt in Verbindung mit der als Ektodermeinstülpung entstandenen Eileiterdrüse.

16) Die paarige Anlage der letzteren zeugt für die ursprüngliche Paarigkeit der Geschlechtswege, während die genaueren topographischen Beziehungen für ihre Ableitung von einem ursprünglichen Nierenweg für die Geschlechtsprodukte sprechen.

Im Gegensatz zu früheren Arbeiten ist hervorzuheben:

1) daß kein primärer Zusammenhang zwischen Niere und Perikard besteht (FAUSSEK);

2) daß dem Perikard niemals eine direkte Verbindung mit der Außenwelt zukommt auch keine solche angedeutet wird (DISTASO);

3) daß die Herzanlage keinen Zusammenhang mit einem Sinus des Enddarms aufweist, indem ein solcher überhaupt nicht besteht. (Was DISTASO als Darmsinus auffaßte, hat mit der Bildung des Herzens nichts zu tun, ist auch kein Enddarmsinus noch überhaupt ein Sinus, sondern die Anlage der Genitalvenen, die wie alle Gefäßanlagen eine sinöse Beschaffenheit zeigt und den Mitteldarm begleitet.)

Literaturverzeichnis.

- 1) BOBRETZKI, N. W., Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau, Bd. XXIV, 1877. [Russisch].
- 2) BROCK, J., a) Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII, 1879.
b) Versuche einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880.
c) Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, 1882.
- 3) BROOKS, The development of the Squid *Loligo Pealii*. Anniv. Mem. Boston Soc. N. H., 1880.
- 4) CUVIER, G., Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques, Paris 1817.
- 5) DISTASO, A., Studii sull'embrione di *Sepia*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXVI, 1908.
- 6) DÖHRING, W., Ueber Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCI, 1908.

- 7) FAUSSEK, V., Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. der zool. Stat. Neapel, Bd. XIV, 1900.
- 8) GRENACHER, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIV, 1874.
- 9) GROBBEN, C., Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. V, 1884.
- 10) HANCOCK, A., On certain points in the anatomy and physiol. of the Dibranchiate Cephalopoda. Nat. Hist. Rev. 1861.
- 11) HERTWIG, Cölomtheorie.
- 12) HALLER, B., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd. V, 1895.
- 13) HARLESS, E., Ueber die Nieren der Sepia oder die sogenannten Venenanhänge. Arch. Naturg., Bd. XIII, 1847.
- 14) HUXLEY, TH. H., On the morphology of the Cephalous Mollusca, as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda. Phil. Trans. Roy. Soc., London 1853.
- 15) JHERING, H. v., a) Zur Morphologie der Niere der sogenannten „Mollusken“. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.
b) Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Ibid., Bd. XXXV, 1881.
- 16) KEFERSTEIN, W., Beiträge zur Anatomie des Nautilus pompilius. Nachr. Ges. Wiss., Göttingen 1865.
- 17) KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, Zürich 1844.
- 18) KORSCHOLT, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Festschr. Leuckart, Leipzig 1892.
- 19) LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Bd. III, 1. Mollusca, bearbeitet von K. HESCHELER.
- 20) — Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII, 1904.
- 21) LANKESTER, Observations on the development of Cephalopoda. Qu. Journ. Micr. Sc., Vol. XV, 1875.
- 22) MARCEAU, F., Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusques. Arch. Anat. micr., Bd. VII, 1905.
- 23) MARCHAND, Studien über Cephalopoden. 1. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXVI.
- 24) METSCHNIKOFF, E., Entwicklungsgeschichte von Sepiola. [Russisch.]
- 25) OUSOFF, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. f. Naturg., 1874.
- 26) OWEN, R., Memoir on the Pearly Nautilus, London 1832.
- 27) SCHIMKEWITSCH, W., Note sur le développement des Cephalopodes. Zool. Anz., Jahrg. 9, 1886.
- 28) TEICHMANN, E., Die frühe Entwicklung der Cephalopoden. Verh. d. Deutsch. zool. Ges., 1903.
- 29) VIALLETON, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (Sepia offic.). Ann. Sc. N., T. VI, 1888.

- 30) VIGELIUS, W. J., Ueber das Exkretionssystem der Cephalopoden. Niederl. Arch. Zool., Vol. V, 1880.
- 31) WATASE, Studies on Cephalopods. 1. Cleavage of the ovum. Journ. Morph. Boston, Vol. IV, 1891.
- 32) WILLEY, A., Zoological results based on the material from New-Britain etc. collected during the years 1895—1897.
- 33) ZIEGLER, H. E., Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. Deutsch. zool. Ges., 1895.

Zeichenerklärung.

a) Blutgefäßsystem:	b) Cölomsystem:
<i>H</i> Herz	<i>G</i> Gonade
<i>rh</i> Rechte Herzkammer	<i>P</i> Perikard
<i>lh</i> Linke Herzkammer	<i>N</i> Niere
<i>ac</i> Aorta cephalica	<i>rp</i> Renoperikardialgang
<i>ap</i> Aorta posterior	<i>pd</i> Perikardialdrüsen.
<i>vv</i> Vena cephalica	c) Allgemeine Anatomie:
<i>vc</i> Vena cava	<i>mf</i> Mantelfalte
<i>vm</i> Vena mesenterica	<i>mh</i> Mantelhöhle
<i>vg</i> Vena genitalis	<i>sd</i> Schalendrüse
<i>vp</i> Vena pallialis	<i>k</i> Kieme
<i>va</i> Vena abdominalis	<i>au</i> Augenstiel
<i>sp</i> Sinus posterior	<i>do</i> Dotterorgan
<i>sc</i> Sinus cephalicus	<i>vd</i> Vorderdarm
<i>sb</i> Sinus branchialis	<i>ma</i> Magen
<i>kh</i> Kiemenherz	<i>lb</i> Lebergänge
<i>ka</i> Kiemenarterie	<i>ed</i> Enddarm
<i>vk</i> Kiemenvene (Vorkammer)	<i>an</i> Anus Analhöcker
<i>vh</i> Vena hepatica.	<i>tb</i> Tintenbeutel
	<i>tr</i> Trichter
	<i>vg</i> Visceralganglion.

Erklärung zu Tafel 21.

Die Umrisse der Modellfiguren sind direkt nach den betreffenden Schnitten der Rekonstruktionsserie gezeichnet. Vergrößerung 148. Die Schattierung wurde nach den Modellplatten bei schräger Beleuchtung ausgeführt. Jede Platte ist von oben (links), von unten (rechts) gesehen. Zur Orientierung betrachte man hauptsächlich die Figuren links, um die Organe dann auf die Unterseite der Platte zu verfolgen.

von oben

Fig. 2.

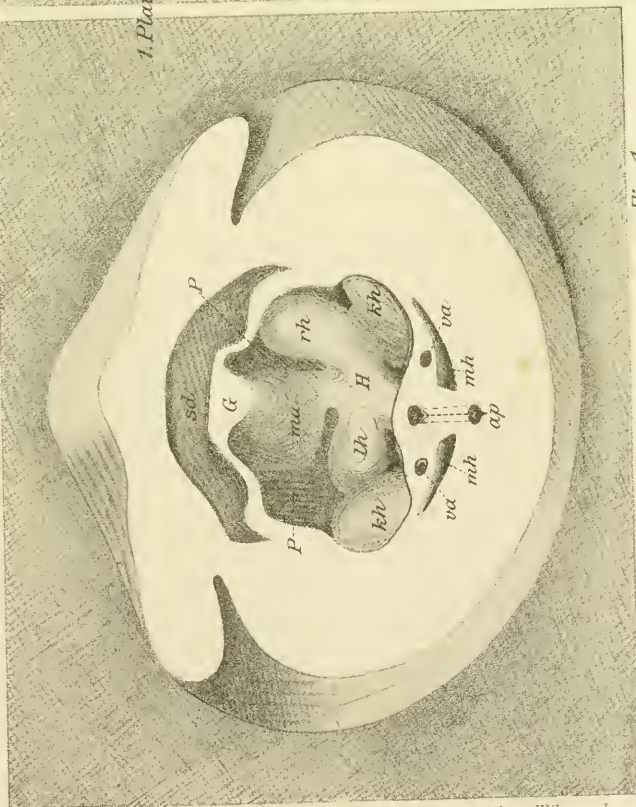


Fig. 1.

Fig. 2a.

sd
von unten

rechts + links vertauscht!

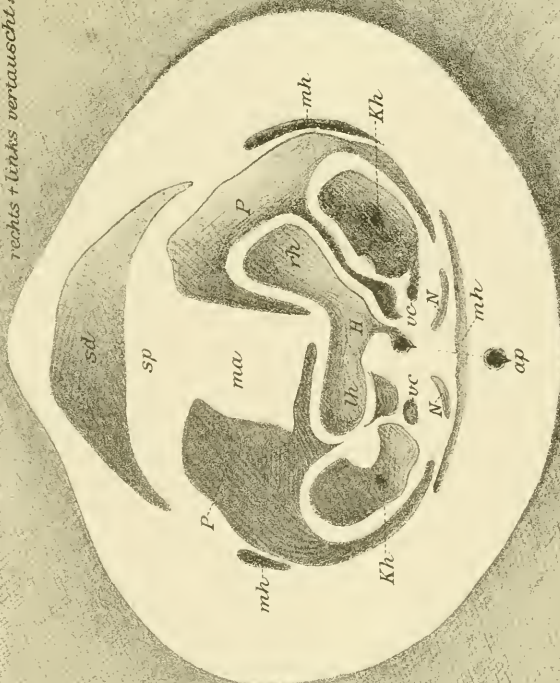
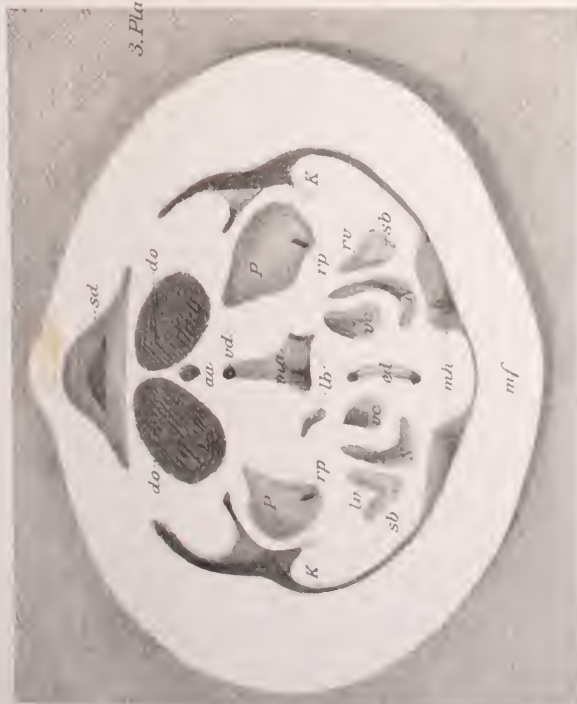


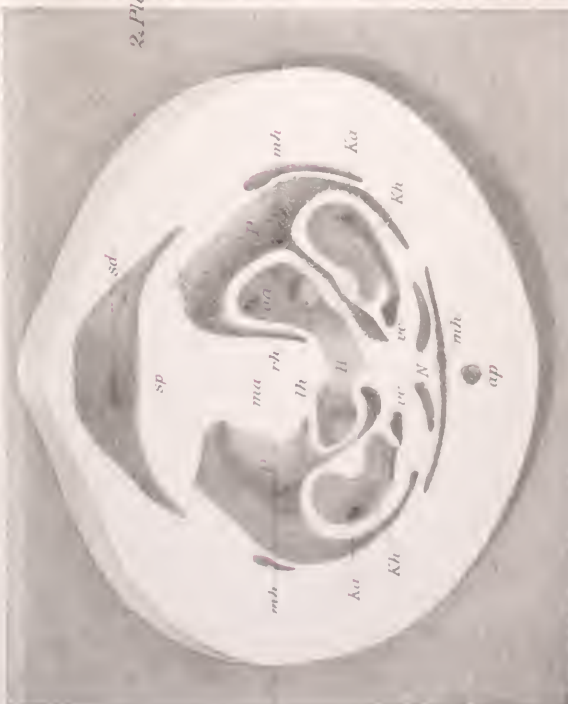
Fig. 1a.

1. Platte



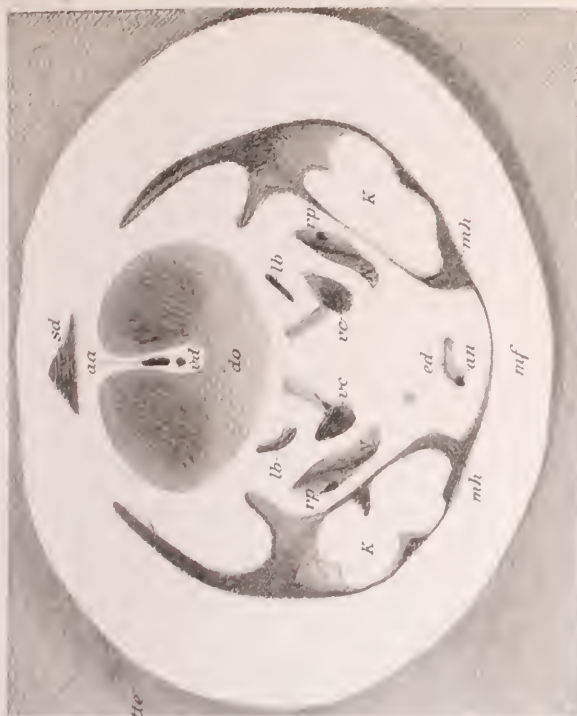
von oben

Fig. 3.



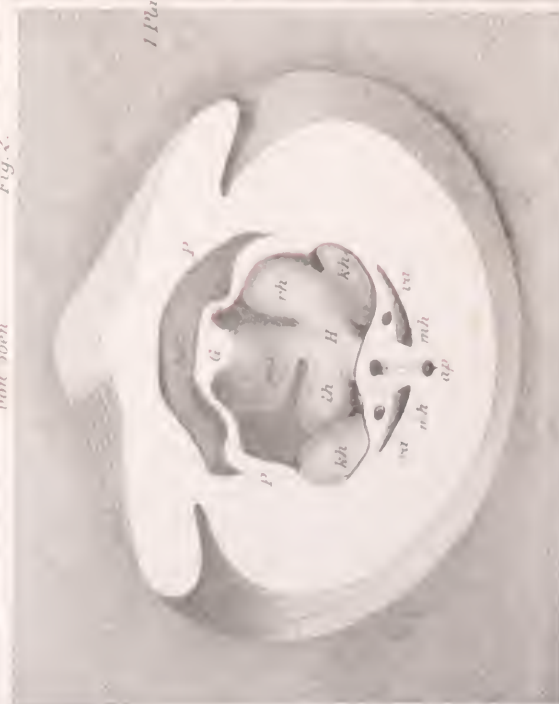
von unten

Fig. 3a.



von unten

Fig. 3a.



von oben

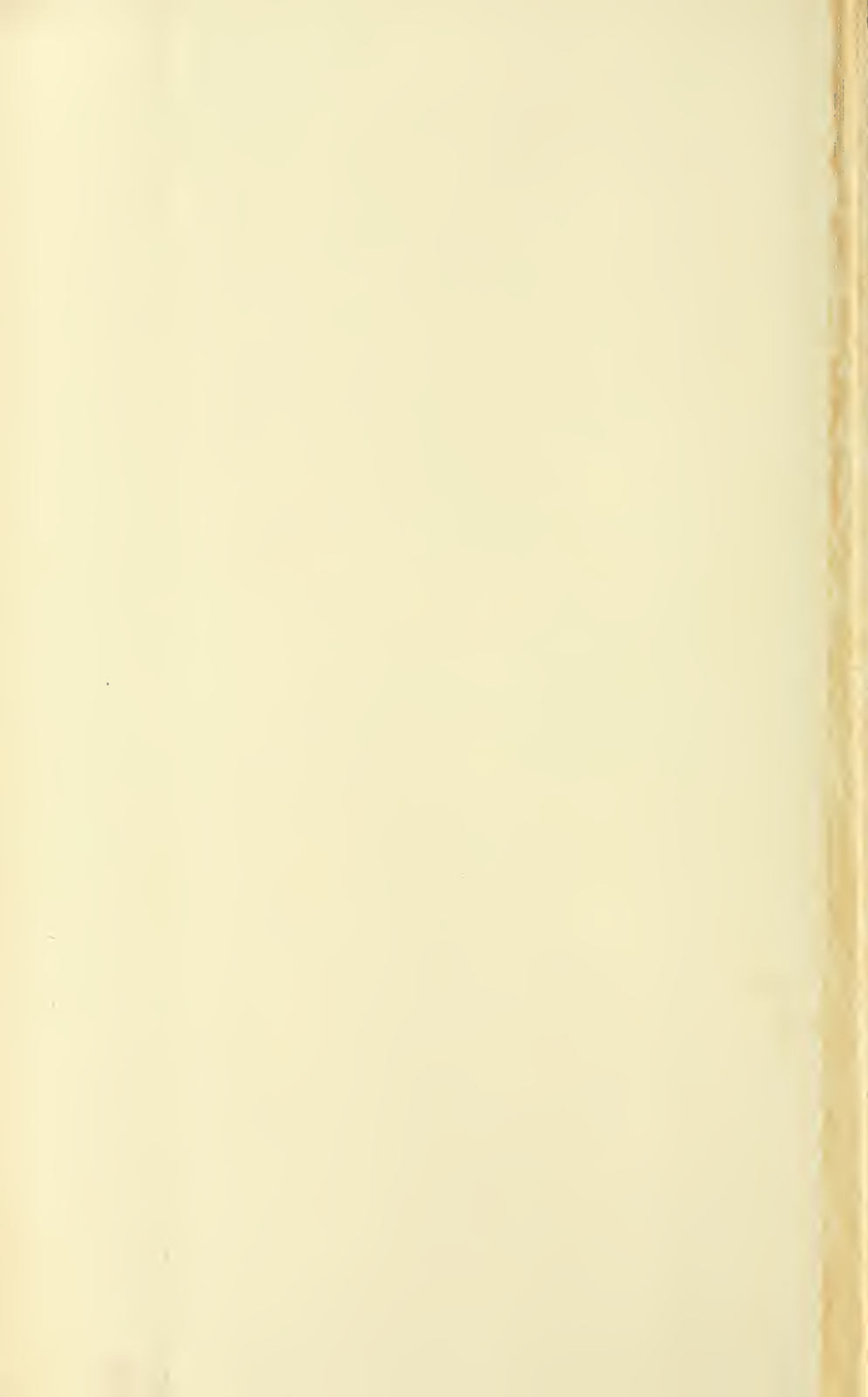
Fig. 1.



von unten

Fig. 1a.

rechts + links vertauscht!



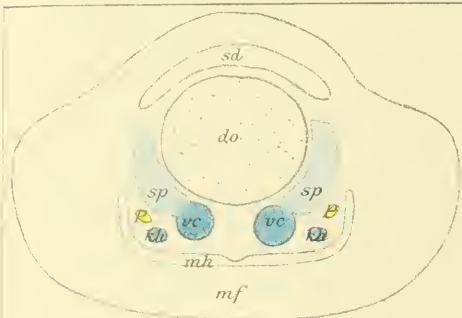


Fig. 1.

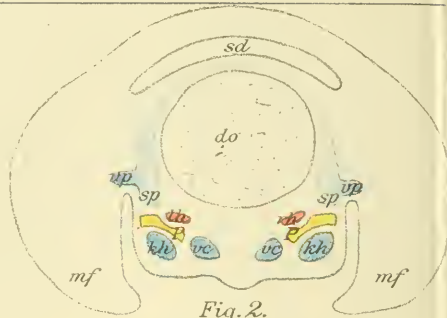


Fig. 2.

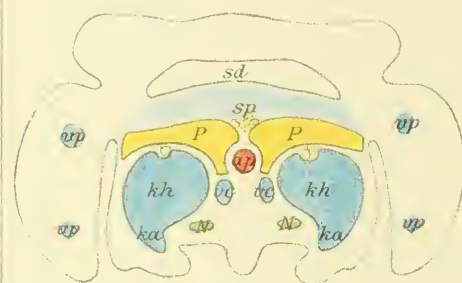


Fig. 6.

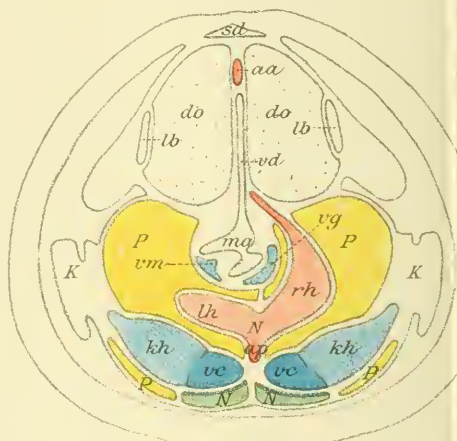


Fig. 15.

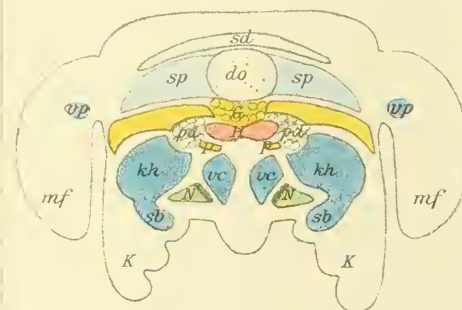


Fig. 7.

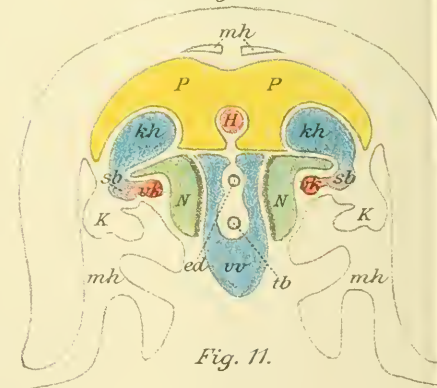


Fig. 11.

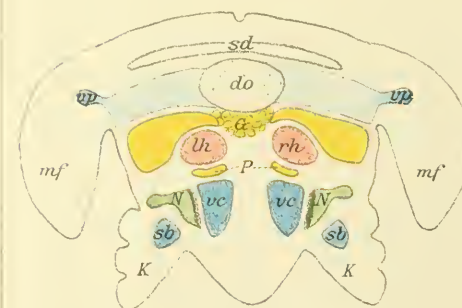


Fig. 8.

Fig. 13.



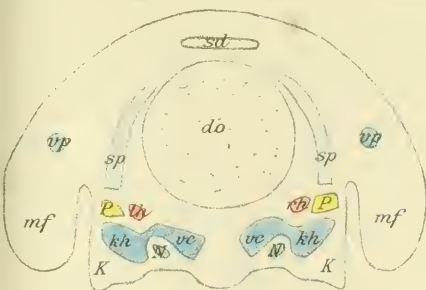


Fig. 3.

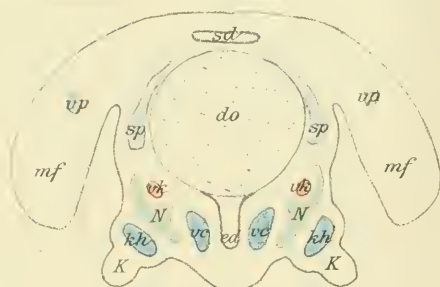


Fig. 4.

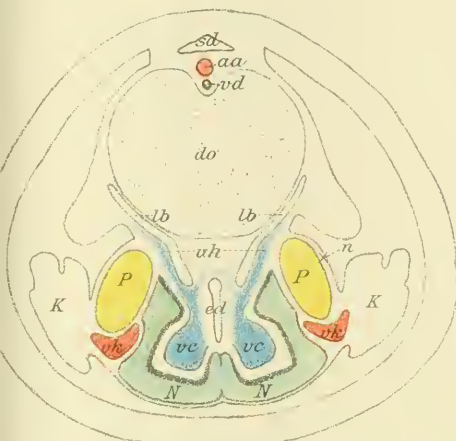


Fig. 16.

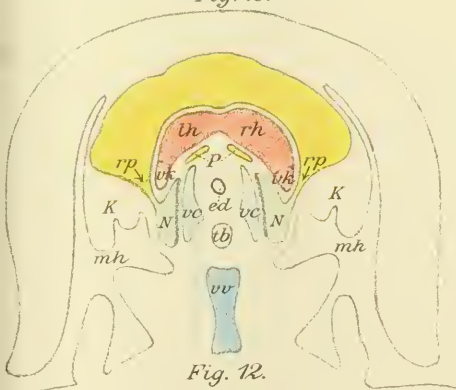


Fig. 12.

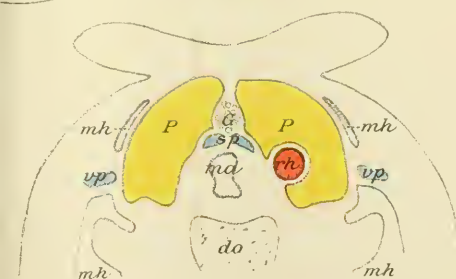


Fig. 14.



Fig. 5.

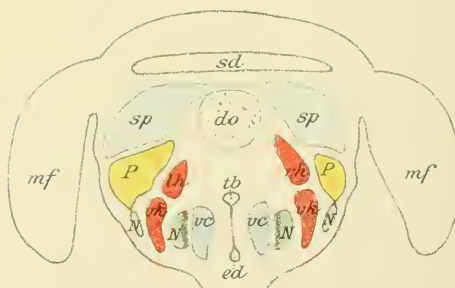


Fig. 9.

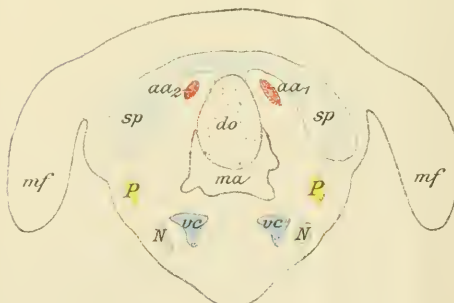


Fig. 10.

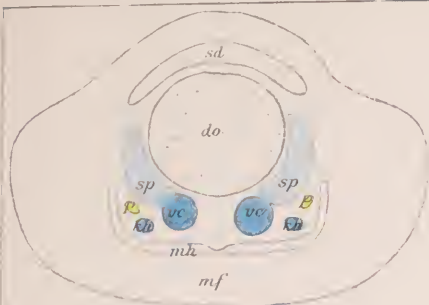


Fig. 1.

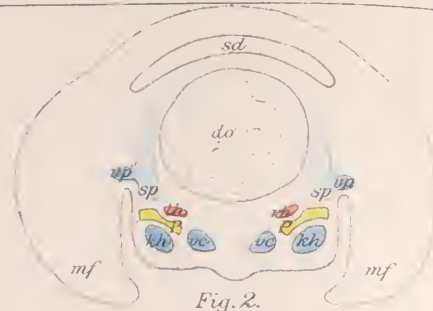


Fig. 2.

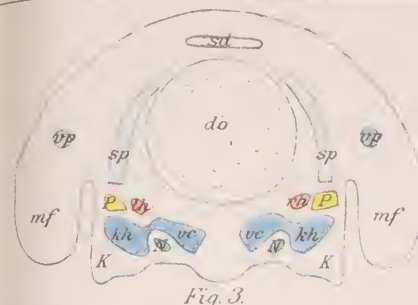


Fig. 3.



Fig. 4.

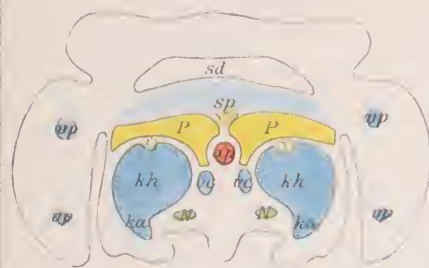


Fig. 6.

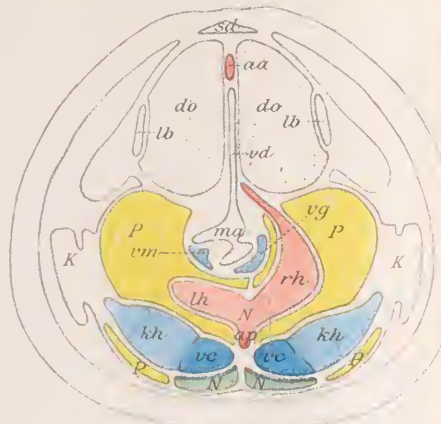


Fig. 15.

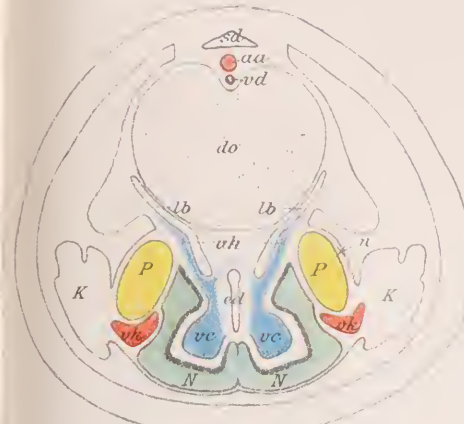


Fig. 16.



Fig. 5.



Fig. 7.

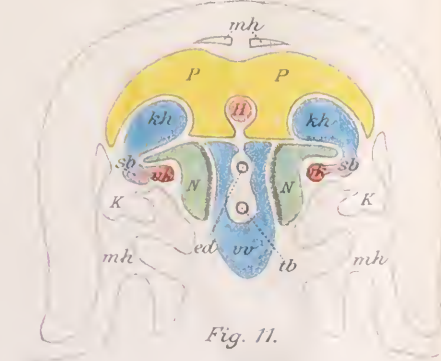


Fig. 11.

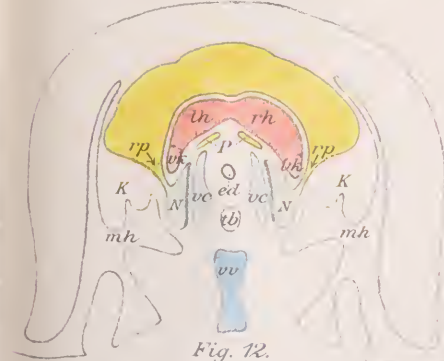


Fig. 12.

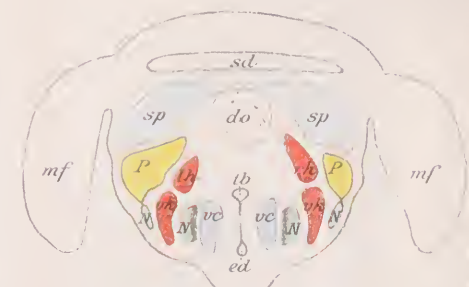


Fig. 9.

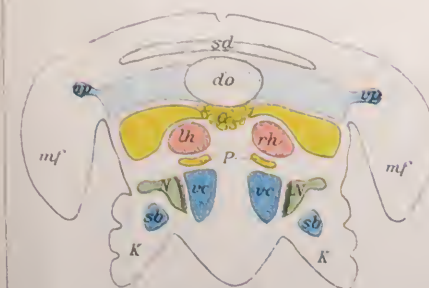


Fig. 8.

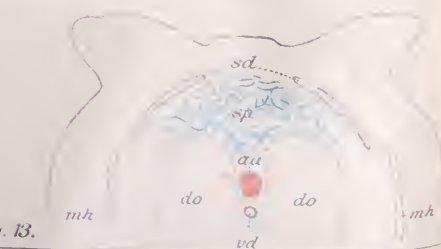


Fig. 13.

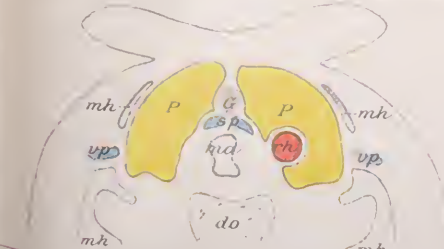


Fig. 14.

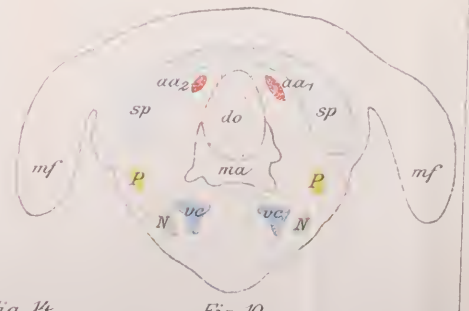


Fig. 10.



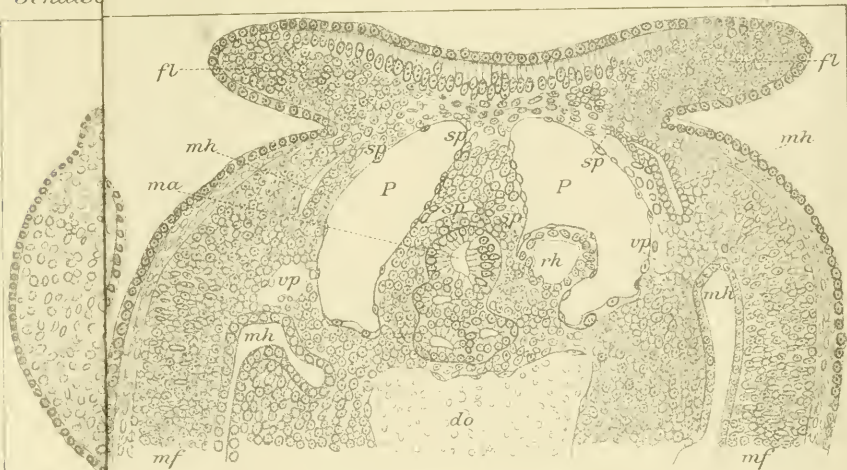


Fig. 6.



Fig. 10.



Fig. 11.

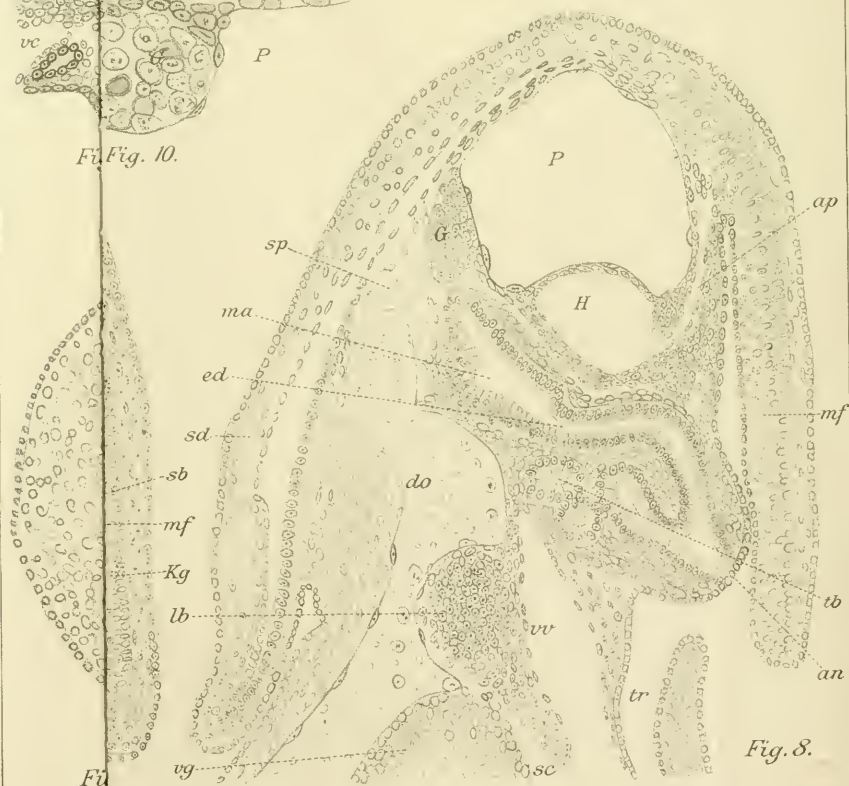


Fig. 8.





Fig. 4.

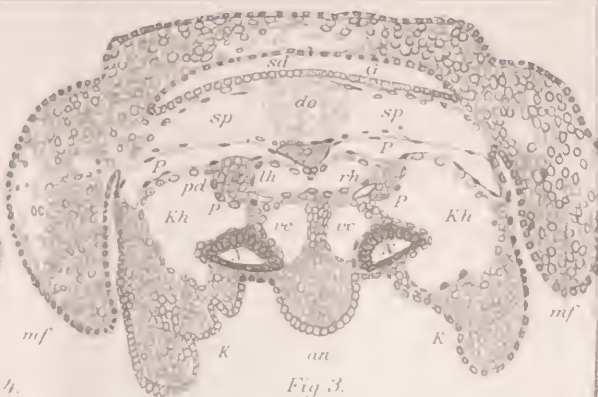


Fig. 3.

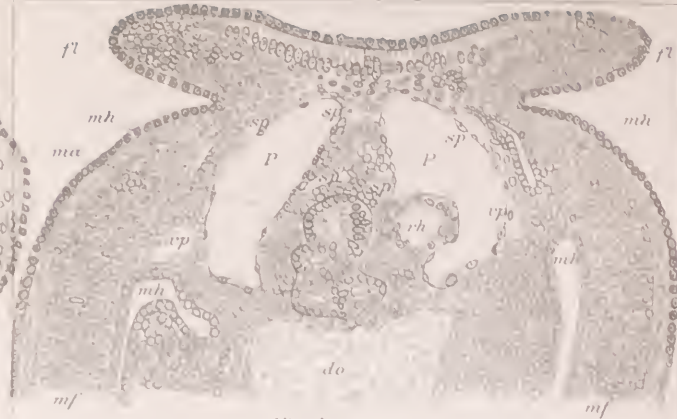


Fig. 6.



Fig. 1.



Fig. 2.

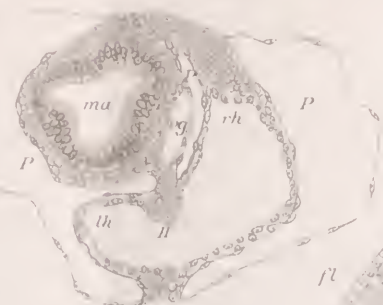


Fig. 9.

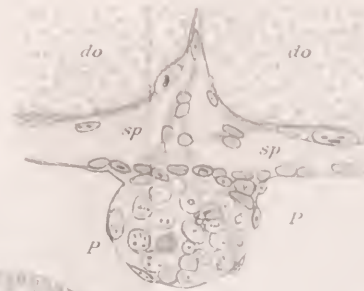


Fig. 10.

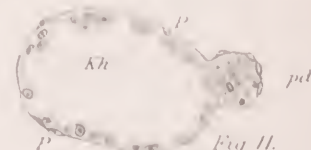


Fig. 11.

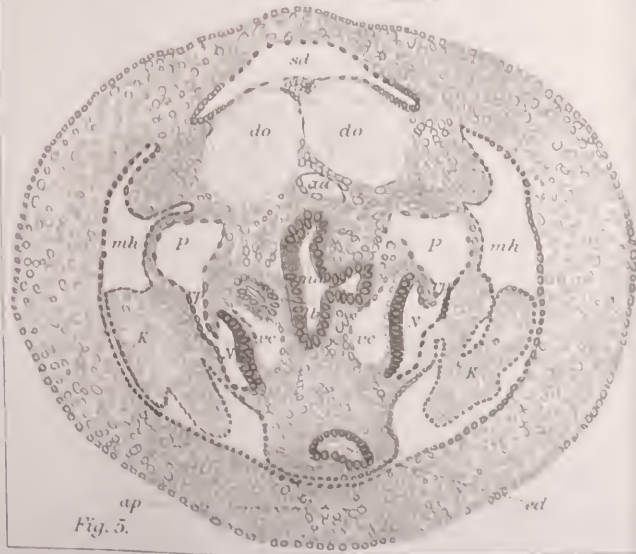


Fig. 5.

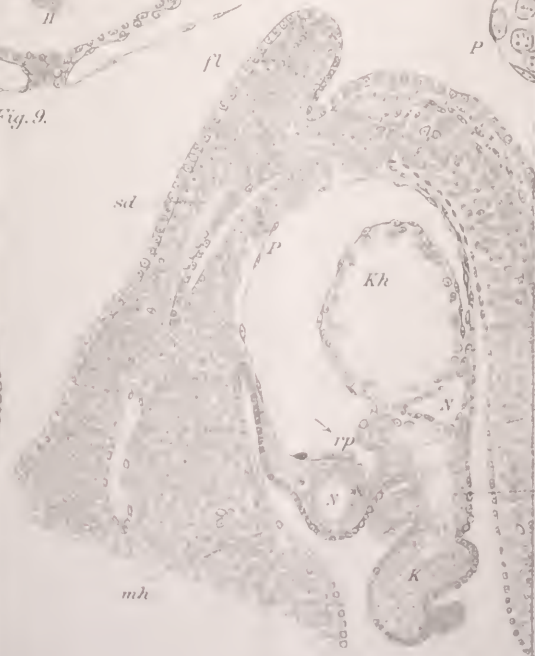


Fig. 7.

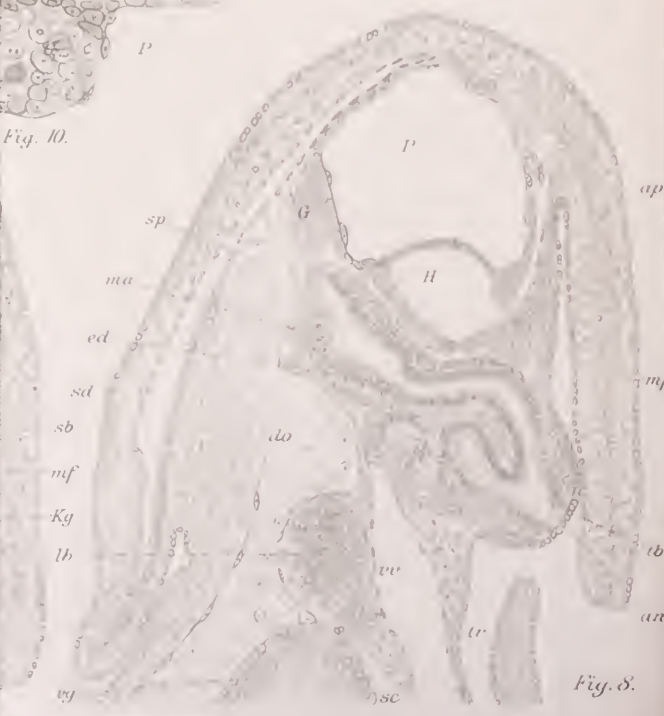


Fig. 8.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [NF_38](#)

Autor(en)/Author(s): Naef Adolf

Artikel/Article: [Die Organogenese des Cölomsystems und der zentralen Blutgefäße von Loligo. 221-266](#)