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

Ueber die allmählige Bildung der Körpergestalt bei den Rochen.

Zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo marmorata.

Von

Dr. Rud. Leuckart

in Göttingen.

Hierzu Tafel XVI.

Die vergleichende Zoologie rechtfertigt die Annahme von der Mehrheit der zur Bildung der thierischen Formen in Anwendung gebrachten Organisationspläne. Sie zeigt uns, wie eine jede einzelne Hauptabtheilung des Thierreichs durch einen eigenen Baustil charakterisirt ist, wie die verschiedenen Glieder derselben durch die Einheit des Typus zusammengehalten werden.

Am deutlichsten ist die Einheit in den Grundzügen des Baues in der Abtheilung der Wirbelthiere [1]). Schon die anatomische Untersuchung zeigt uns hier die Uebereinstimmung in den allgemeineren Organisationsverhältnissen, in der Anordnung und Lage der einzelnen Stücke und Theile des Körpers. Noch mehr aber die Entwicklungsgeschichte, die uns gelehrt hat, dass dieselbe Uebereinstimmung auch in der Anlage und der primitiven Form des Körpers sich ausspricht.

Natürlich, dass unter solchen Umständen nun wohl von diesen Thieren vornemlich diejenigen unsere Aufmerksamkeit erregen, die durch irgend eine beträchtlichere Abweichung in ihrer äusseren Erscheinung auffallen [2]). Um auch in diesen Formen trotz aller scheinbaren Verschiedenheit den einheitlichen Typus zu erkennen, um sie mit den übrigen weniger abweichenden, ich möchte fast sagen, regelmässigeren Formen in Zusammenhang zu bringen, gilt es die Frage zu beantwor-

[1]) Ueber die typischen Hauptabtheilungen der sog. wirbellosen Thiere vergl. man meine Schrift: „Ueber die Morphologie der wirbellosen Thiere." Braunschweig b. Vieweg. 1848.

[2]) Man sehe hierüber die Abhandlung meines Onkels, *Fr. S. Leuckart*, de rariori ed singulari animalium quorundam vertebratorum habitu. Heidelbergae 1832.

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

ten, durch welche besondere Verwendung der gestaltbildenden Processe, durch welche besondere Bildung des einen oder anderen Körpertheiles nun jene Abweichung entstanden sei. Die Physiologie lässt uns bei der Beantwortung dieser Frage im Stiche. Mag sie auch immerhin von der Zweckmässigkeit dieser Abweichungen, ja von der Nothwendigkeit derselben für gewisse Lebensäusserungen und Sitten uns unterrichten, die Frage nach dem Entstehen kann sie nicht lösen. Eine genügende Antwort finden wir hier bloss in der Entwicklungsgeschichte.

Durch diese haben wir schon manche paradoxe Form verstehen lernen. Noch vor Kurzem ist es den umsichtigen und sorgfältigen Untersuchungen eines ausgezeichneten Zoologen gelungen, den wunderbaren Bau der Schildkröten vollständig zu entziffern und mit dem Bau der übrigen Wirbelthiere in Einklang zu bringen. Doch noch eben so Vieles ist hier den späteren Beobachtungen vorbehalten. Noch immer stehen die niedrigsten Formen der Wirbelthiere, die Cyclostomen und Amphioxinen, in mehrfacher Beziehung ohne Vermittlung neben den höheren, entwickelteren Formen der Fische und übrigen Vertebraten. Wir können kaum ahnen, was uns hier die Entwicklungsgeschichte noch lehren wird[1]). Nur aus den Räthseln der Bildung erkennen wir die grosse Bedeutung der Aufgaben, die hier der Lösung noch harren.

Die nachfolgenden Bemerkungen sollen die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf eine andere, durch die Gestalt des Körpers sehr ausgezeichnete Gruppe von Fischen hinlenken, auf die Rochen.

Die Eigenthümlichkeit der Gestalt bei diesen Fischen beruht bekanntlich auf einer mächtigen flächenhaften Verbreitung des Vorderkörpers bis zum After, die, wie wir durch die anatomische Untersuchung erfahren, durch die Combination von zweien differenten morphogenetischen Vorgängen möglich geworden ist. Einmal ist nämlich der ganze Vorderkörper vom Rücken nach dem Bauche stark abgeplattet, so dass er die Form einer flachen Scheibe angenommen hat, dann aber ist auch die Brustflosse, die durch ihre Breite und horizontale Lage sich auszeichnet, in ausgedehnter Strecke vorn und hinten an den Seitenrand der Scheibe befestigt, so dass diese dadurch an Flächenausbreitung noch mehr gewonnen hat.

In der Klasse der Fische kann eine solche merkwürdige Gestaltentwicklung am wenigsten uns auffallen. Sehen wir doch überall in den niedrigsten Gruppen einer jeden Hauptabtheilung des Thierreiches

[1]) Die Kenntniss der Entwicklung bei den Cyclostomen würde eine grosse Lücke in unserer Wissenschaft ausfüllen. Namentlich eine nähere Einsicht in die Metamorphose der Visceralbögen, die hier ganz eigenthümlich und abweichend sein muss, wie wir schon aus der Beschaffenheit der Skelettheile des Gesichtes, der Zunge und des Kiemenapparates, die aus diesen embryonalen Gebilden den Ursprung nehmen, erschliessen können.

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

(und eine solche ist ja die Klasse der Fische in der Abtheilung der Wirbelthiere) eine viel grössere Variabilität der Form [1]), als in den höheren, wo sich, wenn man sich so ausdrücken darf, die gestaltbildenden Processe mehr consolidirt, mehr auf ein bestimmtes, minder schwankendes Ziel gerichtet haben, während sie dort mehr in der Production der Formen sich zu versuchen und diese den mannichfachsten Verhältnissen anzupassen scheinen.

Obgleich nun die Rochen durch die Gestalt ihres Körpers sich sehr auffallend vor den übrigen Fischen und auch namentlich vor den sonst so sehr nahe verwandten Haien auszeichnen, sehen wir doch wohl mitunter einige Aehnlichkeit, namentlich bei dem Gen. Lophius, dessen Arten eine gleiche Abplattung des Vorderkörpers, nur in minder hohem Grade, als die Rochen, darbieten. Es ist überhaupt nur selten, dass die Fische die primitive cylindrische Körpergestalt behalten. Gewöhnlich wird dieselbe in irgend einer Weise modificirt, bald durch Abplattung vom Rücken nach dem Bauche, bald auch, und noch viel häufiger, durch Compression von den Seiten. Die erstere erreicht ihr Extrem in den Rochen, die andere in Zeus, Pleuronectes u. s. w.

Der eine bei den Rochen in Anwendung gezogene morphogenetische Vorgang ist also, davon können wir uns überzeugen, keine ausschliessliche Eigenthümlichkeit dieser Fische. Wohl aber der andere. Einen Zusammenhang zwischen Flosse und Körper sehen wir in solcher Weise sonst nirgends. Höchstens dass man hier an das Verhalten des Kiemendeckels bei Lophius Faujas [2]) erinnern könnte.

Will man nun aus der anatomischen Anordnung der Körperscheibe bei den Rochen einen Rückschluss auf die Bildungsvorgänge während der Entwicklung machen, so kann hier zweierlei möglich gewesen sein.

Es kann einmal noch vor der Hervorbildung der Extremitäten der ganze Vorderkörper sich zu einer Scheibe abgeflacht haben, die dann mit ihrem seitlichen Saum sich unmittelbar in die Brustflossen umwandelte. Eine actuelle Trennung von Körper und Flossen war dann niemals vorhanden. Solche Annahme ist an sich wol um so weniger unwahrscheinlich, als wir wissen, dass die Extremitäten überall als longitudinale Falten oder Leisten am Körper entstehen, die erst allmählig, wenn sie sich strecken, immer freier werden, bei den Rochen aber niemals in dieser Richtung eine beträchtlichere Entwicklung erreichen.

[1]) „Quam silentio praeterire non possum observationem, ea est, quod inter pisces plurimae omnium vertebratorum animalium, quod ad corporis structuram attinet, reperiuntur diversitates, ita ut naturae formatricis in hac classe modus vel magis dubius et luxurians, nondum tam stabilitus atque firmus, quam in amphibiis, in avibus praesertim, atque etiam in mammalibus fuisse videatur," *Leuckart*, l. c. p. 6.

[2]) Vergl. *Rathke*, Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. S. 79.

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

Oder es könnten auch bei den Rochen die vorderen Extremitäten sich auf die gewöhnliche Weise, als selbständige Anhänge, bilden, da, wo sie nachher durch das Schultergerüst mit dem Skelet zusammenhängen, und von da aus späterhin mit den Seitenrändern des inzwischen abgeplatteten Körpers nach vorn und hinten verwachsen, wobei dann natürlich die mächtige Breitenausdehnung und eigenthümliche fast fächerförmige Gestalt der Brustflossen sehr zweckmässig sein würde.

Es ist unmöglich, von vorn herein über die Realität des einen oder andern dieser beiden Vorgänge mit Sicherheit zu urtheilen. Nur die unmittelbare Beobachtung kann hier entscheiden.

Durch einen glücklichen Umstand bin ich in den Stand gesetzt, hierüber Auskunft zu geben. Eine Sendung von Zitterrochen (Torpedo marmorata), die im vergangenen Jahre durch Herrn *A. Koch* aus Triest an unser hiesiges Institut gelangte, enthielt eine grössere Anzahl trächtiger Weibchen mit Embryonen, deren nähere Untersuchung mir zeigte, dass die Bildung der eigenthümlichen Körpergestalt hier auf dem zweiten der von mir als möglich hingestellten Wege der Entwicklung vor sich gehe.

Die ersten Anfänge der Entwicklung sind mir leider unbekannt geblieben. Die kleinsten Embryonen, die mir [1]) zu Gesicht kamen, massen über 1 Zoll und hatten ihre ursprüngliche cylindrische Gestalt bereits verloren.

Es ist indessen mehr als wahrscheinlich, dass die primitiven Körperverhältnisse der Rochen in keinerlei Weise von der Norm abweichen. Sie sind gewiss dieselben, die wir überall bei den Wirbelthieren antreffen und durch die neueren Untersuchungen, namentlich an einigen höheren Formen dieser Geschöpfe, vollständiger kennen gelernt haben. Ja, die Selachier, zu denen die Rochen gehören, schliessen sich dadurch noch weit mehr als die übrigen Fische an diese höheren Formen an. Sie besitzen wenigstens gleich diesen eine sehr starke Kopf- und Nackenbeuge, die sonst bei den Fischen und nackten Amphibien vermisst wird [2]). Bei den Rochen habe ich mich hiervon allerdings nicht unmittelbar überzeugen können, aber dennoch existiren auch hier diese Beugen, wie man theils noch später aus der Lagerung und Entwicklung des Vorderhirnes erkennt, theils auch nach den Gesetzen der Analogie erschliessen muss, weil sie bei den Haien vorkommen,

[1]) Jüngere Embryonen von Torpedo hat *J. Davy* beobachtet und abgebildet (Philos. transact. 1834, p. 531, Tab. XXII, Fig. 1, 2), leider aber sehr unvollkommen beschrieben.

[2]) Auch in der Entwicklung des Urogenitalapparates stimmen die Selachier mehr mit den höheren Wirbelthieren überein. Vergleiche *Leuckart*, zur Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane. Göttingen 1847. S. 78

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

wie ich an zweien sehr jungen Embryonen, die Prof. *Bergmann* von seiner Isländischen Reise mitgebracht hat, sehr deutlich sehe [1]).

Was die jüngsten der von mir untersuchten [2]) Embryonen der Zitterrochen schon auf den ersten Blick von den ausgewachsenen Thieren unterscheidet, ist die geringere Entwicklung der Körperscheibe. Der Leib ist weniger stark vom Rücken nach dem Bauche zusammengedrückt und weniger breit, und noch ohne den späteren Zusammenhang mit den Brustflossen. Man kann am Körper dieser Embryonen drei hinter einander liegende Abschnitte unterscheiden, einen vorderen, der nach seinem Umfang dem Kopf und Hals der übrigen Wirbelthiere entspricht, einen mittleren, der die Flossen trägt und mit dem eigentlichen Rumpfe sich parallelisiren lässt, und einen hinteren, den Schwanz (Fig. 1 und 2).

Der Vorderkörper, dessen hintere Grenze auf dem Rücken durch das Schultergerüst bezeichnet ist, das als eine quere Leiste durch die äusseren Bedeckungen hindurchschimmert, misst 4''' (R. M.). Vom Rücken nach dem Bauche ist er zusammengedrückt, doch in der Mittellinie des Rückens noch immer ziemlich gewölbt. Seine Gestalt ist etwa die eines flammenden Herzens mit einer vorderen abgerundeten Spitze und zweien seitlichen Flügeln.

Die vordere Spitze, die an ihrem hinteren Ende etwa eben so breit ist, als lang (1'''), setzt sich nach hinten in den mittleren, gewölbten Stamm des Vorderkörpers fort, der die Wirbelsäule (oder vielmehr die hier noch persistirende Chorda dorsalis, in deren Scheide sich erst die Anfänge der Wirbelkörper als zahlreiche isolirte Knorpelringe gebildet haben), die Centraltheile des Nervensystems u. s. w. enthält (Fig. 1). Sie ist abgerundet, ziemlich stark aufgetrieben und umschliesst den mittleren und vorderen Theil des Gehirnes. Die Spitze des Vorder-

[1]) Haifischembryonen aus einem so frühen Stadium der Entwicklung, wie die vorliegenden, sind noch nicht beschrieben. Ich füge desshalb über sie hier einige Worte ein. Sie haben eine Länge von 5''', starke Kopf- und Nackenbeuge, ganz wie die Eidechsenembryonen in *R. Wagner's* Icon. phys. Tab. IV, Fig. VIII, IX. Der vordere Kopf hat eine hammerförmige Gestalt, doch entbehren die Augen noch des Pigmentes. Gesicht noch nicht gebildet. Fünf Visceralbögen jederseits, von denen die drei vorderen grösser und stärker sind, als die beiden hinteren, welche letzteren überdies noch nicht durch Spalten, sondern durch blosse Furchen gegen einander sich abgrenzen. Die Höcker für das Obergesicht an der Basis der ersten Visceralbögen keimen eben hervor. Kiemenfäden fehlen noch; ebenso auch die Extremitäten. Das Herz liegt in einem Bruchsacke weit vor. Bauchspalte weit offen. — Ein etwas älterer Embryo von Mustelus, gleichfalls noch ohne Gesicht und mit Visceralbögen, ist abgebildet von *J. Müller*, über den glatten Hai des Aristoteles. Berlin 1842. Tab. I, Fig. 3*.

[2]) Nach ihrer Entwicklung stehen diese Embryonen etwa in der Mitte zwischen den von *Dary* l. c. Fig. 3 u. 4 abgebildeten.

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

körpers ist also vom Kopfe gebildet, der hier noch nicht in die Bildung der Körperscheibe, wie im ausgebildeten Zustande, eingegangen ist.

Dass diese vordere freie Spitze des Körpers dem Kopfe zugehöre, sieht man auch aus der Lage der Augen, die als ein Paar stark prominirender kugliger Gebilde an dem hinteren Ende derselben seitlich hervorragen, so dass sie nicht bloss vom Rücken, sondern auch vom Bauche aus gesehen werden können. Das dunkle Pigment des Auges ist schon entwickelt, eine Chorioidealspalte aber nicht wahrzunehmen.

Man würde übrigens irren, wenn man in dieser äussersten Körperspitze das Vorderende des Kopfes suchen wollte. Es ist vielmehr der Kopfhöcker, den wir darin wiedererkennen, sobald wir nur die Entwicklung des eingeschlossenen Hirnes berücksichtigen. Das Mittelhirn reicht am weitesten nach vorn; es füllt die Schädelhöhle bis zur Spitze, während die stark zurückgebogenen Hirnsphären unter dem Mittelhirn an der ventralen Fläche hinter der Kopfspitze gelegen sind. Daher denn auch die oben erwähnte Auftreibung dieses Körpertheiles.

Der mittlere Raum des Vorderkörpers, in den die Kopfspitze nach hinten sich fortsetzt, wird allmählig breiter, bis er an der Grenze des Schultergürtels eine Breite von 3 ‴ besitzt. Wie ich schon angeführt habe, ist er auf dem Rücken noch immer ziemlich stark gewölbt. An den Seiten aber flacht er sich ab und geht dadurch allmählig in die flügelförmigen Verbreiterungen über, deren Anwesenheit dem Vorderkörper seine eigenthümliche Form giebt.

Diese Seitenflügel reichen von dem hinteren Ende des Vorderkörpers bis zu den Augen. Sie haben eine halbmondförmige Gestalt, erreichen ihre grösste Ausdehnung aber nicht in der Mitte, sondern weiter nach vorn, etwa in dem mittleren Dritttheil des gesammten Vorderkörpers, wo dieser 4½ ‴ in der Breite misst.

Offenbar sind diese Seitenausbreitungen des Vorderkörpers erst im Laufe der Entwicklung als longitudinale Leisten aus den Randfirsten des vom Rücken nach dem Bauche zusammengedrückten mittleren Stammes hervorgewachsen [1]). Sie enthalten nichts, als das electrische Organ, das sich schon jetzt unterscheiden und erkennen lässt, obgleich seine Entwicklung noch nicht vollendet ist. Bei den übrigen Rochen werden denn auch desshalb diese Seitenflügel am Vorderkörper fehlen. Niemals wird hier der Vorderkörper auf dieser Stufe der Entwicklung eine so beträchtliche Breitenausdehnung zeigen, als bei Torpedo, wie

[1]) So beweisen auch die Abbildungen und Beschreibung der jüngsten Embryonen bei *Davy* (l. c.). *Davy* beobachtete dieselben schon zu einer Zeit, wo der Körper noch seine primitive cylindrische Gestalt hatte, wo die Visceralspalten noch persistirten und weder Augen (?), noch Gesicht, noch Kiemen und Flossen gebildet waren. Ja, es scheint selbst, als entständen die Seitenflügel für das electrische Organ später, als die Flossen.

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

auch wirklich aus den vorhandenen [1]) Abbildungen von anderen Rochenembryonen, die aber alle älter sind als die unsrigen, und schon die spätere Verwachsung von Brustflossen und Vorderkörper zeigen, hervorgeht.

An der Ventralfläche des Vorderleibes ist die Abplattung weit stärker als am Rücken. Die ganze Fläche ist eben, ohne deutliche Grenze zwischen mittlerem Stamm und Seitenflügeln, woraus denn hervorgeht, dass diese letzteren ihre Insertion in grösserer Nähe an der Bauchfläche finden, als an der Rückenfläche.

Die flächenhafte Abplattung des Bauches, eine förmliche Scheibe, reicht nun aber nach vorn nicht bis zum äussersten Körperende, sondern nur bis an die hintere Grenze der Kopfspitze, bis unter die Augen. Hier hört sie mit einem wulstförmigen Rande auf, der von der einen nach der anderen Seite quer hinübergeht und die beiden Enden der Seitenflügel unter sich verbindet [2]). Die Kopfspitze liegt mit der Bauchscheibe also nicht in derselben Ebene, sondern darüber [3]) und ist dem Rücken zugewölbt (Fig. 2).

Eine Linie hinter dem Vorderrande der Bauchscheibe liegt der Mund, eine ansehnliche Querspalte, die von wulstigen Lippen umgeben ist. Die Oberlippe trennt sie von den Nasenlöchern, die gleichfalls von einem wulstigen Rande eingefasst sind und sich nach innen in einen schmalen Schlitz fortsetzen. Die Nasenklappe ist noch wenig entwickelt. Die Kiemenspalten, die eine grössere Strecke (1‴) hinter dem Munde beginnen, verlaufen etwas schräg von vorn und aussen nach hinten und innen. Sie besitzen eine vordere scharf vorspringende Lippe, so dass die hintere dadurch überdacht wird. Die Kiemenfäden, die je zu 5 aus diesen Oeffnungen hervorragen (und bei den Embryonen unserer Rochen schon von *Rudolphi* [4]), *Davy* [5]), *Meckel* [6]) und meinem Onkel [7]) gesehen sind), haben eine Länge von 9—10 Linien. Sie

[1]) Vergl. *Rathke*, Beiträge z. Gesch. der Thierwelt. Abth. IV, Tab. II, Fig. 1 (Rhinobatis rhinobatus); *J. Müller*, de glandular. struct. pen., Tab. XII, Fig. 1 *A* (Raja sp. d.); *F. S. Leuckart*, über d. äusseren Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien, Tab. IV, Fig. 3 (Raja Rubus?). — Ueberall reichen hier die äusseren Enden der Kiemenspalten bis dicht an die Seitenflossen, während sie (auch später) bei Torpedo durch die eingesehnbenen vorderen Seitenflügel davon getrennt sind.

[2]) Vergl. auch *Davy* l. c., Fig. 3 u. 4.

[3]) Dass dasselbe Verhältniss auch bei den übrigen Rochen während des Fötalzustandes sich findet, beweist die Abbildung des Rhinobatis bei *Rathke* (l. c.) und der Raja sp. dub. bei *Monro* on fishes Edinb. 1785. Tab. XIV.

[4]) *Oken's* Isis. 1817. S. 1018.

[5]) L. c.

[6]) System der vergl. Anat., VI, S. 224.

[7]) A. a. O., S. 24.

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

sind dünne und platte Fäden, nur an der Basis und am hinteren abgestumpften Ende etwas verdickt. Die Spritzlöcher, die auf der Dorsalfläche des Vorderkörpers dicht hinter den Augen liegen und eine bogenförmige Krümmung nach hinten zeigen, sind ganz glatt, noch ohne die späteren Spitzen und auch ohne solche Fäden, wie bei den Embryonen mancher Haie (nach den Beobachtungen von *Rathke*, meinem Onkel und *J. Müller*) vorkommen [1]).

Nach hinten geht der Stamm des Vorderkörpers mit seiner ganzen Breite in den Mittelkörper über. Auch dieser ist vom Rücken nach dem Bauche abgeplattet, namentlich im vordern Theile, während er nach hinten immer mehr sich wölbt und dabei zugleich an Breite abnimmt, um allmählig zum Schwanze zu werden. Die Bauchseite ist übrigens auch, wie am Vorderkörper, durchgehends flacher, als der Rücken.

Die Länge des Mittelkörpers, der nach hinten bis zum After reicht, beträgt nur wenig mehr, als 3 Linien. Dicht vor seinem vorderen Ende inserirt sich in der Mitte der Bauchfläche der Nabelstrang.

An den Seitenrändern des Mittelkörpers sind die Flossen befestigt, die vorderen und hinteren. Die letzteren schliessen sich in Gestalt und Anordnung schon jetzt fast ganz vollkommen an die Afterflossen der ausgebildeten Torpedines an. Desto abweichender aber ist die Entwicklung der vorderen Flossen, die namentlich noch nicht jenen späteren Zusammenhang mit dem vorhergehenden Körperabschnitt darbieten. Eine eigentliche Körperscheibe ist bei unseren Embryonen noch nicht vorhanden. Die Brustflossen sind, gleich den Afterflossen, noch ausschliesslich an den Mittelkörper [2]) befestigt, wie bei den Haien beständig.

Diese Flossen erscheinen hier als lange und schmale flügelförmige Anhänge, die in der Richtung vom Rücken nach dem Bauche stark abgeplattet sind und sich nach ihrem Ende immer mehr verschmälern. Sie stehen mit den seitlichen Ausbreitungen des Vorderleibes, welche die electrischen Organe enthalten, in gleicher Ebene und schliessen sich nach hinten auch unmittelbar an diese an. Ihre Anheftung beginnt am vorderen Ende des Mittelkörpers, da, wo jene Ausbreitungen am Vorderleibe aufhören. Von hier sind dieselben in einer Strecke von etwa $1\frac{1}{2}$ Linie nach hinten befestigt. Sonst aber sind die Flossen ganz frei. Wenn sie sich auch, wie gewöhnlich der Fall ist, am hinteren Rande der seitlichen Ausbreitungen des Vorderleibes bogenförmig nach vorn zu krümmen, so sind sie doch niemals schon jetzt damit

[1]) Vergl. namentlich *J. Müller* a. a. O., S. 67, 68.

[2]) Schon *Davy* hat dieses interessante Verhältniss beobachtet, wie aus seinen Abbildungen (l. c., Fig. 3 u. 4) ersichtlich ist, doch ohne dasselbe auch nur mit einem Worte näher zu berücksichtigen.

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

verwachsen. Namentlich sind die vorderen Spitzen, die (bei einer Länge der Flossen von ungefähr 3 ‴) etwa bis in die Mitte der Vorderleibsflügel reichen, davon beständig durch einen grösseren Zwischenraum getrennt. Der innere oder vordere Rand der Brustflossen ist übrigens beträchtlich dicker, als der äussere oder hintere Rand, der saumartig dünn ist und zahlreiche parallele Streifen erkennen lässt, die senkrecht auf dem vorderen Rande aufsitzen und die durchscheinenden Phalangen bezeichnen.

Man könnte fast vermuthen, dass die Anheftung dieser Brustflossen am Mittelkörper in ganzer Ausdehnung den Basaltheilen der Extremitäten zugehöre, dass also die Flossen in gegenwärtiger Anordnung ihre primitiven Verhältnisse zeigten. Doch dem scheint nicht so. Schon die anatomische Untersuchung lässt uns erkennen, dass dieser Zusammenhang im hinteren Theile durch ähnliche der Hand zugehörende Knochen vermittelt wird, wie der spätere Zusammenhang mit dem Vorderkörper. Nur an dem Vorderende des Mittelkörpers ist die Verbindung durch den Schultergürtel hergestellt. Gewiss ist unter solchen Umständen die Vermuthung gerechtfertigt, dass jener hintere Zusammenhang zwischen Flosse und Mittelkörper auf dieselbe Weise, durch eine Verwachsung, entstehe, wie der vordere zwischen Flosse und Vorderkörper. Die einzige Verschiedenheit ist dann in der Zeit der Verwachsung, die im hinteren Theile weit früher vor sich geht, als im vorderen. Nur da, wo der Schultergürtel liegt, also im vorderen Ende des Mittelkörpers, ist die Verbindung mit der Flosse von Anfang an gewesen. Hier ist die Flosse aus dem Körper hervorgekeimt.

Die Bauchflossen, so ist schon erwähnt, zeigen eine weit geringere Abweichung von dem ausgebildeten Zustande. Sie sind abgeplattete Blätter von halbmondförmiger Gestalt, die an ihrem inneren geraden Rande mit dem Körper zusammenhängen, doch etwas tiefer an der Bauchfläche, als die Brustflossen, so dass sie den After zwischen sich nehmen können. Auch in ihnen kann man durch den dünnen Randsaum die Phalangen durchscheinen sehen. Der innere Rand, durch den die Afterflossen angeheftet sind, ist dicker und bei einzelnen Individuen nach unten in einen kolbenförmigen Vorsprung verlängert. Offenbar waren diese männliche Individuen, bei denen sich in solcher Weise die ersten Andeutungen der späteren Halteren zeigten.

Was nun endlich den Schwanz unserer Embryonen betrifft, so ist dieser verhältnissmässig länger als im ausgebildeten Zustande, fast so lang, als der ganze übrige Körper (6 ‴), doch sonst ohne alle Verschiedenheit. Die beiden Rückenflossen sind senkrechte Blätter von halbmondförmiger Gestalt, niedriger, als bei den ausgewachsenen Rochen und auch durch einen verhältnissmässig etwas grösseren Zwischenraum von einander getrennt. Ebense ist die Entfernung von der Schwanz-

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

flosse beträchtlicher, als später — Verhältnisse, die auch bei den Embryonen anderer Rochen wiederkehren [1]). Die Schwanzflosse selbst ist etwas länger als hoch, also gleichfalls niedriger, als in vollständiger Entwicklung. Namentlich gilt dieses von dem dorsalen Theile der Schwanzflosse, der überhaupt, wenn man nach einer Abbildung von *Davy* [2]) schliessen darf, später gebildet wird, als der ventrale, wie es auch bei den übrigen Plagiostomen der Fall zu sein scheint.

So vieles von den jüngsten mir zur Untersuchung vorliegenden Embryonen der Torpedo marmorata. Wie aus ihnen sich durch eine fortlaufende Reihe von Veränderungen die ausgebildeten Rochen hervorbilden, lässt sich bei einer Vergleichung im Allgemeinen leicht erkennen. Nur Einiges will ich hier noch besonders hervorheben, was auf die Bildung der späteren Körperscheibe Bezug hat. Es sind die Veränderungen in dem Verhalten der Kopfspitze und der Flossen, die wir dabei näher ins Auge fassen müssen.

Wir haben oben gesehen, wie die Bauchscheibe bei unseren Embryonen eine Strecke vor dem Munde mit einem flachen Querwulste aufhörte, ohne die Spitze des Kopfes zu erreichen, so dass die seitlich am Kopfe gelegenen Augen auch am Bauche gesehen werden konnten (Fig. 2).

Diese Bauchscheibe nimmt nun aber später an Umfang allmählig zu und zwar namentlich nach vorn hin, indem jener Querwulst sehr rasch in die Länge wächst und die vorderen Ecken der Seitenflügel, die er verbindet, mit sich fortzieht. Die Augen werden dadurch am Bauche überdeckt und zugleich immer mehr aus ihrer seitlichen Lage nach dem Rücken zu emporgeschoben. Bei Embryonen von 1″ 5‴ Länge (Fig. 3) ragen sie nur noch mit ihrer äussersten Convexität über den Rand der Bauchscheibe hervor. Ist das Wachsthum noch weiter vor sich gegangen, dann verschwinden die Augen gänzlich vom Vorderrande der Scheibe (Fig. 4). Sie scheinen immer weiter nach hinten auf der Rückenfläche sich zurückzuziehen. Schon bei Embryonen von 1″ 7‴ sind sie 1½‴ weit vom Vorderende entfernt. In gleichem Masse verliert sich aber auch die seitliche Stellung der Augen und die Divergenz ihrer Achsen, bis sie endlich vollkommen parallel in derselben Ebene auf dem Scheitel stehen.

Diese Lagenumänderung der Augen ist übrigen von einer gleichzeitigen Metamorphose der ganzen vordern Kopfspitze begleitet, ja zum Theil nur hierdurch möglich.

Wir wissen, dass die Kopfspitze im Anfang über den vorderen Rand der Bauchscheibe hervorragte, dass sie sogar als eine blasenartige Auftreibung über die Ebene derselben nach dem Rücken sich erhoben

[1]) Vergl. *Müller*, a. a. O., S. 64.
[2]) L. c., Fig. 2.

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

hatte. Allmählig aber wird solches Verhältniss anders. Bei der Vergrösserung der Bauchscheibe nach vorn verwächst diese mit der unteren Fläche der Kopfspitze in immer zunehmender Ausdehnung. Der Kopf streckt sich; er flacht sich auf der dorsalen Fläche allmählig ab, und letzteres in einem scheinbar um so höheren Grade, als zugleich die Dicke der Seitenflügel immer mehr zunimmt, und dadurch die äusseren Grenzen zwischen diesen und der mittleren Körperachse immer mehr verschwinden. Der Rücken des Vorderkörpers wird allmählig ebenso flach, als es der Bauch schon länger gewesen war. Uebrigens verschwindet die äusserste Kopfspitze weit später von dem Vorderrande der Bauchscheibe, als die äusserste Convexität der Augen. Erst bei Individuen von 1″ 7‴ wird sie überwuchert.

Während nun solches mit dem äusseren Kopfe vorgeht, findet auch im Innern desselben eine Veränderung statt. Das Hirn streckt sich; das Vorderhirn giebt seine Lage unter dem Mittelhirn auf und rückt nach vorn. Wie es scheint, wird diese Lagenveränderung durch einen zweifachen Vorgang möglich, theils dadurch, dass die Schädelhöhle vorn geräumiger wird, theils auch dadurch, dass das verlängerte Mark, das anfangs unverhältnissmässig lang ist (doch schon bei den jüngsten von mir untersuchten Individuen die lobi electrici enthielt), sich verkürzt und dadurch die ganze vorhergehende Masse des Gehirns zurückzieht. Wie weit diese Zurückweichung geschieht, sieht man daraus, dass die Augen im Anfang zu den Seiten des Mittelhirns liegen, späterhin aber, obgleich sie nicht von der Stelle weichen (die scheinbare Lagenveränderung der Augen ist nur durch das Wachsthum und die Vergrösserung der vorderen Körperscheibe veranlasst), an das Vorderende der Hirnsphären zu liegen kommen.

Dass durch solche Veränderung des Gehirns die Abflachung des Schädels sehr begünstigt werde, dass diese wiederum auf die Lage der Augen in oben erwähnter Weise influiren müsse, braucht hier nicht noch besonders hervorgehoben zu werden.

Gleichzeitig mit diesen Umwandlungen am vorderen Kopfende ist nun aber auch im hinteren Theile die Körperscheibe weiter ausgebildet. Die Brustflossen, früher freie Anhänge am Mittelkörper, sind an ihrem inneren oder vorderen Rande mit dem äusseren Saum der vorderen Seitenflügel, die das electrische Organ enthalten, verschmolzen. Bei einem Embryo von 1″ 5‴ ist diese Verschmelzung schon vollständig eingetreten (Fig. 3), obgleich man, namentlich vorn, die Grenze zwischen Flossen und Seitenflügeln noch durch eine tiefe Furche bezeichnet findet. Die Spitzen der Bauchflossen reichen hier bis über die Mitte der Flügel hinaus, bis an die vordere abgerundete Ecke derselben.

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

Auf solche Weise sind Vorderkörper und Mittelkörper zur Bildung der Körperscheibe in Zusammenhang getreten. Die späteren Formverhältnisse der Scheibe fehlen aber noch Anfangs. Die Scheibe ist nicht nur, wegen der unvollständigen Entwicklung am Vorderende, kürzer, sondern auch schmaler und dieses selbst in einem noch höheren Grade, so dass die Breite hinter der Länge zurücksteht. Die Flossen haben noch nicht ihre spätere Länge.

Während nun die Bauchscheibe des Vorderleibes sich nach vorn immer mehr vervollständigt, wächst auch das Ende der Brustflossen immer weiter um den vorderen Rand derselben herum, bis endlich beide Enden in der Mittellinie vor dem Kopfe zusammenstossen. Wie es scheint, ist dieses aber erst ziemlich spät, etwa bei einer Körperlänge von 2″ 4‴ der Fall. Bei einem Individuum von 1″ 7‴ waren sie noch jederseits 2‴ von der vorderen Körperspitze entfernt, bei einem anderen von fast 2″ noch etwa 1‴.

Erst, wenn die Bildung der Kopfscheibe vollständig ist, verlieren sich die äusseren Kiemenfäden [1]). Mit ihnen geht der auffallendste Charakter der unvollständigen Entwicklung zu Grunde. Die Embryonen haben die Form und die Gestaltverhältnisse der ausgebildeten Rochen angenommen.

Es hat einst ein geistreicher Naturforscher darauf aufmerksam gemacht, dass in einer jeden, grösseren wie kleineren Gruppe von Thieren bestimmte Formen enthalten sind, in denen sich die charakteristischen Merkmale jener Gruppe am reinsten und vollkommensten aussprechen. Als solche „typische" Formen möchte ich unter den Rochen nun gerade die Torpedines ansehen.

Wie nun aber die Körpergestalt dieser Thiere in ihrer Eigenthümlichkeit erst allmählig durch eine fortlaufende Reihe von Veränderungen aus der gewöhnlichen Form sich hervorbildet, so sehen wir auch unter den verwandten Geschöpfen eine Anzahl von Arten, die jene typischen Gestaltverhältnisse in einem minder hohen Grade der Ausbildung zeigen und dadurch sich an die embryonalen Formen der Torpedines anschliessen.

Schon die Gruppe der Haie bietet uns manche Arten, bei denen der Vorderkörper von oben nach unten sich abplattet, doch ohne da-

[1]) Die abentheuerliche Hypothese von *Davy*, dass die Kiemenfäden resorbirende Apparate seien, deren Anwesenheit die Bildung der electrischen Organe vermittle, bedarf um so weniger einer speciellen Widerlegung, als dieselbe schon von anderen Seiten zurückgewiesen ist. Auch habe ich niemals eine Anordnung gesehen, die an die von *Davy* (Pl. XXIV, Fig. 2) gegebene Abbildung erinnerte. *Davy* hat hier sich sicherlich durch abgerissene Kiemenfäden täuschen lassen

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

durch zu einer eigentlichen Scheibe zu werden. So namentlich das Gen. Squatina Dum., wo gleichzeitig auch die grossen Brustflossen nach vorn sich ausbreiten und mit dem inneren Rande eine Strecke weit an die Seiten des Vorderkörpers sich anlegen, ohne jedoch damit zu verschmelzen. Hier haben wir eine Form, die zu einer Zeit des Lebens auch bei Torpedo, wie gewiss bei allen übrigen Rochen vorkommt, aber nicht persistirt, sondern bloss als Durchgangsform für eine weitere Entwicklung dient.

Erst in der Familie der Squatinorajae, bei dem Gen. Rhinobatus u. a. sind die Brustflossen mit dem Seitenrande des noch stärker abgeflachten Vorderkörpers zu einer Scheibe verwachsen. Aber diese Scheibe ist weniger vollständig, als bei Torpedo, der vordere Rand der Flossen reicht nicht bis zum Vorderende des Kopfes. Auch hier eine Form, die bei Torpedo während des embryonalen Lebens einmal vorhanden war.

Der Kopf der Squatinorajae ist nach vorn kielförmig verlängert, wie auch sehr häufig bei den Haien. Man könnte vielleicht in dieser Hervorragung die embryonale Kopfspitze der Torpedines vermuthen. Doch man würde irren. Die letztere entspricht dem Kopfhöcker, der auch bei den Embryonen der Haie sich findet, späterhin aber, wenn das Hirn sich streckt, ganz allgemein verloren geht. So habe ich mich namentlich durch die Untersuchung einer Anzahl junger Individuen von Spinax, die zum Theil noch mit äusseren Kiemen (oder Spritzlöcherfäden) versehen sind, überzeugt. Die kielförmige Kopfspitze ist eine spätere Bildung, die z. B. bei Häienembryonen von 1″ 7‴ noch fehlt. Hier ist der Kopf vorn noch ganz stumpf und von einer fast hammerförmigen Gestalt, da die grossen Augen seitlich sehr stark hervorspringen.

Ich will es unterlassen noch weiter auf die Parallele in der Gestalt der Squatinorajae und der fötalen Zustände der Torpedines einzugehen, obgleich auch die Verhältnisse des Schwanzes mit den Flossen, die Form der Nasenöffnungen, die Lage der Augen u. s. w. mannigfache Anhaltspunkte für solche Vergleichung bieten. Das Wenige, was ich anführte, mag hinreichen, zu zeigen, wie derselbe allmählige Gang der Entwicklung, der bei Torpedo oben beschrieben ist, in der Herausbildung der Rochengestalt aus der gewöhnlichen Gestalt der Fische auch in den ausgebildeten Formen dieser Thiere eingehalten ist.

Nachdem nun aber in den Torpedines die typische Form der Rochen einmal erreicht ist, fehlt es auch nicht an einer weiteren Modification. Der Schwanz, die Körperscheibe werden nochmals anderweitig umgestaltet — und so entstehen dann endlich, durch die Fami-

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

lien der Rajae und Trygones vermittelt, die bizarren Formen der Myliobatiden und Cephalopteren, die ohne die mannigfachen Mittelformen kaum noch irgendwie eine Aehnlichkeit mit den Haien uns darbieten würden

---

Die Abbildungen stellen Embryonen von Torpedo marmorata in verschiedener Entwicklung dar, Fig. 1 und 3 vom Rücken, 2 und 4 vom Bauche. Das Nähere besagt der voranstehende Text.

Kleinere Mittheilungen und Correspondenz-Nachrichten.

Zur Entwicklungsgeschichte der Fische.

Aus einem Schreiben von *G. Valentin* an *A. Kölliker*.

Was die mit Herrn Dr. *Corti* untersuchten Hechteier, von denen wir mündlich sprachen, betrifft, so erlaube ich mir einige Notizen über die Drehungen des Dotters und die einzelnen beobachteten Missbildungen zusammenzutragen.

Man gibt gewöhnlich an, dass *Cavolini* [1]) die Drehung der Fischembryonen in dem Aebrenfische zuerst beobachtet habe. Dieser Forscher spricht allerdings davon, dass sich der kleinere Fisch fast jeden Augenblick im Eie herumdrehte. Verfolgt man aber seine Beschreibung genauer, so sieht man, dass die von ihm beobachteten Embryonen viel zu weit entwickelt waren, als dass sie noch dasjenige, was wir heute Dotter- oder Embryonalrotation nennen, darbieten konnten. *Cavolini* beschreibt offenbar die hüpfenden Bewegungen der schon entwickelteren Fischchen, wie man sie auch oft genug an den ausgebildeteren Embryonen der Paläc oder des Barsches häufig sieht und bei denen sich allerdings oft genug der Körper im Ganzen herumdreht und richtiger herumschnellt. *Rusconi* [2]) hat dagegen unzweifelhaft die Dotterdrehung des Hechteies gesehen und von der Anwesenheit von Flimmerhaaren hergeleitet.

Die von uns untersuchten Hechteier waren den 24. April des Morgens um 3 Uhr künstlich befruchtet worden. Die Drehung fiel schon 8 Stunden später in die Augen. Ich muss frei bekennen, dass ich häufig genug in Betreff der Deutung dieser Erscheinung zweifelte. Ist nämlich der Dotter leicht beweglich, so kann die zufällige Ortsveränderung des ganzen Eies eine nachträgliche Drehung des Inhaltes künstlich erzeugen. Lassen sich keine Flimmerhaare mit

[1]) *Cavolini* Abhandlung über die Erzeugung der Fische und der Krebse. Uebersetzt von *Zimmermann*. Berlin, 1792. 8. S. 43.
[2]) *Rusconi* in *Müller's* Archiv. 1840. S. 187.

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

Fig. 1.

Fig. 2

Fig. 3.

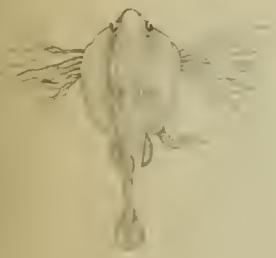

Fig. 4

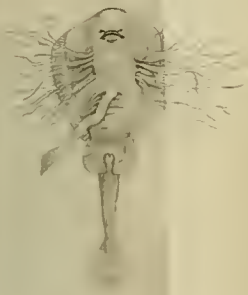

Fig. 5

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1849-1850

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Leuckart Rudolf Karl Georg Friedrich

Artikel/Article: Ueber die allmählige Bildung der Körpergestalt bei den Rochen. 254-267