

## Über den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten „freien“ Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen.

Von

Dr. C. K. Hoffmann,

Professor an der Reichsuniversität zu Leiden.

---

Mit Tafel XXXV.

---

In einer vor ungefähr acht Jahren erschienenen Abhandlung, »Zur Ontogenie der Knochenfische« (14), versuchte ich nachzuweisen, dass die sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter der Knochenfische unmittelbar von dem ersten Furchungskern abstammen. Dieser Deutung traten AGASSIZ und WHITMAN (1) in einer scharfen Kritik entgegen; nach ihnen entstehen dieselben nämlich erst in späteren Entwicklungsstadien, und zwar durch Verschmelzung der Randzellen (Periblastzellen: AGASSIZ und WHITMAN); die so gebildeten Kerne nennen sie die Kerne des Periblast. »The so called free Nuclei — so heißt es — neither arise de novo, nor from the division of the first cleavage-amphiaster, but in cells belonging to the margin of the blastodisc or blastoderm, which have at first well circumscribed boundaries. Some time before the embryonic rim appears, the inferior marginal cells flatten and form a wreath around the blastodisc. From this time onward these cells are entirely distinct from the blastoderm. Of their further history and significance something still remains to be said in the sequel. It is hardly necessary here to call attention to the general importance of the discovery of the precise origin of this peculiar cell-layer, the history and meaning of which have so long been a standing puzzle, forming one of the greatest obstacles in the way of understanding the germ-layers of the vertebrates. We hope to be able to show later that this history is equally applicable to the other meroblastic vertebrate ova« (Nr. 4 p. 56).

Alle späteren Autoren, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte

der Knochenfische beschäftigt, haben sich fast ausnahmslos den Ansichten von AGASSIZ und WHITMAN angeschlossen, ausgenommen BROOK (Nr. 7); auf die höchst bedeutende Arbeit dieses Forschers, wie auf die der anderen, komme ich gleich näher ausführlicher zurück. Ich habe die in Rede stehende Frage an Schnittserien von Salmeiern aus den verschiedensten Stadien der Entwicklung nochmals geprüft und ich hoffe im Stande zu sein nachzuweisen, dass der ganzen Periblastentheorie von AGASSIZ und WHITMAN jeder Boden fehlt.

Schon auf ganz anderem Wege war ich zum Schluss gekommen, dass höchst wahrscheinlich die erwähnte Theorie der beiden amerikanischen Forscher unrichtig sein muss. Bei meinen früheren Untersuchungen war mir die Bedeutung der freien Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen unbekannt geblieben. Aus dem Faktum jedoch, dass dieselben besonders häufig überall da angetroffen werden, wo starkes Wachsthum stattfindet und sie bis in die spätesten Entwicklungsstadien vorhanden sind, schloss ich, dass sie eine zwar sehr bedeutende, dennoch indirekte Rolle bei der Anlage des Embryo spielten, mit anderen Worten, ich bestritt ihre direkte Betheiligung an der Bildung der Keimblätter und des Embryo. Fortgesetzte Untersuchungen über die Keimblätterbildung und die Anlage des Embryo bei Knorpelfischen, Reptilien und Vögeln, lehrten mich, dass bei diesen Wirbelthieren die »freien« Kerne, welche hier ebenfalls in sehr großer Menge in dem Nahrungsdotter angetroffen werden, nicht allein einen indirekten, sondern einen direkten, und zwar sehr großen Antheil an der Bildung des Embryo nehmen, denn bei allen erwähnten Wirbelthieren lässt sich ohne allen Zweifel nachweisen, dass hier die sogenannten freien Kerne gewisse Mengen des Nahrungsdotters um sich hin sammelnd, so von Generation zu Generation neuen Zellen den Ursprung geben, anders gesagt, es ergiebt sich, dass bei Knorpelfischen, Reptilien und Vögeln nicht allein der sogenannte Keim, sondern auch der Nahrungsdotter sich furcht, und zwar ist die Betheiligung des letzteren an der Bildung der Keimblätter und des Embryo eine so überaus große, dass man sich schwerlich des Gedankens entschlagen kann, der Nahrungsdotter liefert den ganzen Hypoblast (nebst allen seinen Derivaten, Mesoblast und Chorda, sowie die Endothelien und das Blut) und aus dem Keim entwickelt sich nur der Epiblast. Nun ist uns zwar der Ursprung der freien Kerne des Nahrungsdotters bei den Knorpelfischen, Reptilien und Vögeln noch nicht bekannt, aber der Entwicklungsgang sämtlicher Wirbelthiere ist ein so gleichförmiger, dass man wohl mit Bestimmtheit sagen kann, dieselben entstehen hier auf ähnliche Weise wie bei den Knochenfischen. Nachdem ich mich also von der großen Bedeutung

der freien Kerne des Nahrungsdotters bei Selachiern, Reptilien und Vögeln überzeugt hatte, habe ich nochmals in dieser Beziehung auch die Entwicklung der Knochenfische (Salmen) untersucht und gefunden, dass hier die Verhältnisse ganz ähnlich sind wie bei den genannten Wirbelthieren. Von dem jüngsten Stadium ab betheiligt sich der Nahrungsdotter unmittelbar an der Bildung der Zellen der Keimscheibe, und später an der des Blastoderms und der Keimblätter, und schon daraus geht hervor, dass die Periblastentheorie von AGASSIZ und WHITMAN unmöglich stichhaltig sein kann, denn es wäre doch zu sonderbar, dass Gebilde, welche erst Zellen gewesen sind, mit einander verschmelzen, um bald darauf wieder neue Zellen zu werden.

Bei meinen vorigen Untersuchungen, während meines Aufenthaltes in der zoologischen Station in Neapel (Frühjahr und Sommer von 1880), tödtete ich die vollkommen pelluciden pelagischen Eier von *Julis Scorpaena* u. A. mit Essigsäure von 5 bis 10%. Die Bemerkung von AGASSIZ und WHITMAN, dass diese Behandlung »renders the germinal disc opaque so rapidly, that one can get only in certain glimpses of what is going to on in the interior«, erkenne ich gern an, ebenfalls, dass ich dadurch, was die drei ersten Furchungen angeht, auf einen Irrweg geführt bin, allein ich wusste keine bessere. Von Stunde zu Stunde habe ich die befruchteten Eier dieser verschiedenen Knochenfische nach Behandlung mit KLEINENBERG's Pikrinschwefelsäure konservirt, mit der Absicht, dieselben zu Hause zu schneiden, allein keines derselben erwies sich als brauchbar. So schön diese Flüssigkeit auch für alle anderen mir bekannten Embryonen ist, so schlecht anwendbar ist sie für Eier von Knochenfischen. Der Grund davon scheint mir folgender zu sein. Beim befruchteten Ei befindet sich zwischen der Zona radiata (respektive der Dotterhaut) und dem Eiinhalt ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum. Diese Flüssigkeit besteht nicht allein aus nach innen gedrungenem Wasser, sondern enthält auch eine kleine Menge einer eiweißartigen Substanz, welche wohl durch das Ei selbst ausgepresst wird und bei Anwendung von Säuren oder erhärtenden Flüssigkeiten gerinnt. Dieselbe ist höchst wahrscheinlich wohl specifisch schwerer als die Pikrinschwefelsäure und wenn man also befruchtete Knochenfischeier in diese Lösung wirft, dringt bei der stattfindenden Osmose eine größere Menge Flüssigkeit in das Ei als heraustritt. Dadurch kommt der Eiinhalt unter einen abnormalen hohen Druck, die Furchungszellen erscheinen dadurch zerquetscht und der Embryo oft wie plattgeschlagen. Bei Salm-eiern lässt sich der Übelstand zum Theil dadurch beseitigen, dass man dieselben nach einigen Minuten öffnet und den Keim resp. den Embryo

herauspräparirt, wie dies auch von GORONOWITSCH (Nr. 10) angegeben wird. Sobald sich der Embryo angelegt hat, geht dies leichter, aber es ist doch immer sehr schwer, denselben von dem Nahrungsdotter abzupräpariren, und letztgenannter wird bei der gewöhnlichen Behandlungsweise für Paraffineinschluss so spröde und hart, dass fast alle Schnittserien misslingen. In jüngeren Stadien treten noch größere Schwierigkeiten auf, denn dann löst sich gewöhnlich der Keim, wenn man das Ei geöffnet hat, unmittelbar von dem Nahrungsdotter vollständig ab und gerade an dem letzteren spielen sich die Hauptprocesse ab. Bessere Resultate habe ich durch Anwendung der FLEMMING'schen Flüssigkeit (Nr. 9 p. 381) ohne Osmiumsäure bekommen, in dieser lasse ich die Salmeier 24 Stunden, bringe darauf die Eier für ein Paar Stunden in reines Wasser und öffne dann dieselben, der Keim lässt sich nach dieser Behandlungsweise sehr schön isoliren, nur unter demselben und an seinen Rändern bleibt eine dünne Schicht des Nahrungsdotters sitzen. Schwerer ist es, die so behandelten Keime zu färben, am meisten hat mir Pikrokarmine gefallen, man bekommt jedoch bei dieser Methode keine reine Kernfärbung, sondern der Zellenleib färbt sich ebenfalls, besonders gilt dies von den Sonnenfiguren in den jüngeren Theilstadien. In mancher Beziehung ist das Ei des Salmen ein viel ungünstigeres Objekt als die früher von mir untersuchten pelagischen Fischeier, denn der Keim ist so groß und so vollkommen undurchsichtig, dass man den Furchungsprocess nur auf Schnittserien studiren kann, was natürlich seine eigenthümliche Schwierigkeiten hat. Andererseits bietet das Salmenei doch wieder sehr große Vortheile, indem die Entwicklung überaus langsam vorschreitet; dadurch gelingt es hier bestimmte Stadien zu sehen, die mir und auch AGASSIZ und WHITMAN bei den pelagischen Fischeiern vollständig entgangen sind, Stadien, die für die Furchung und für die Frage nach dem Ursprung und der Bedeutung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter von der größten Bedeutung sind, wie aus dem gleich Mitzutheilenden deutlich hervorgehen wird.

---

Über den Befruchtungsvorgang selbst habe ich bei den Salmen keine Untersuchungen angestellt, nicht allein, dass dies hier ungemein schwierig ist, sondern es schien mir auch für den Augenblick um so weniger nöthig, als in dieser Beziehung zwischen AGASSIZ und WHITMAN und mir auch keine bestimmten Differenzen bestehen. Von der höchsten Bedeutung sind jedoch die drei oder vier ersten Furchungsstadien. Bevor ich dieselben ausführlich beschreibe, will ich erst ein offenes Geständnis thun. Es ist nämlich ein Fehler gewesen, als ich in meiner vorigen Abhandlung die erste Furche äquatorial, die zweite und dritte

meridional verlaufen ließ. AGASSIZ und WHITMAN haben vollständig Recht, wenn sie behaupten, dass die beiden ersten Furchen die meridionalen sind; es ist die dritte Furche, welche sie jedoch gänzlich übersehen haben, welche äquatorial verläuft.

Bevor ich auf den Furchungsprocess des Salmeneies eingehe, möge Folgendes deutlichkeitshalber noch erwähnt sein. Das Ei des Salmen ist nahezu kugelförmig, an demselben kann man zwei Pole, einen animalen und einen vegetativen unterscheiden; die vertikale Linie, welche beide Pole mit einander verbindet, kann man die Eiachse nennen. — Nach der Befruchtung häuft sich das feinkörnige Plasma (das sogenannte Protoplasma) an dem animalen Pol hügelartig zusammen und bildet den Keim oder die Keimscheibe, die nicht scharf von dem darunter liegenden Nahrungsdotter getrennt ist, sondern vermittels zahlreicher, wurzelförmiger Verlängerungen in denselben sich fortsetzt und ihn oberflächlich in dünner Schicht umkleidet.

12 bis 13 Stunden nach der Befruchtung waren äußerlich die ersten Spuren der ersten Furchung zu sehen. Genannte Furchungsebene geht nicht genau durch das Centrum des Keimes, sondern theilt denselben in zwei mehr oder weniger ungleiche Stücke; die in Rede stehende Furche erstreckt sich Anfangs auch nicht über den ganzen Keim, sondern nur über seine mittlere Partie. Höchst wahrscheinlich fällt die erste Meridionalfurche mit der Medianebene des künftigen Embryo zusammen, obgleich ich dies nicht mit Bestimmtheit sagen kann. Bekanntlich haben ROUX (Nr. 10) und PFLÜGER (Nr. 17) nachgewiesen, dass dies beim Frosch wirklich der Fall ist, und AGASSIZ und WHITMAN glauben ebenfalls, dass Ähnliches bei den Knochenfischen gilt. Sobald die erste Furche sichtbar wird, ist es natürlich möglich, durch den Keim Querschnittserien in bestimmten Richtungen anzufertigen, was vor dieser Zeit nicht möglich ist. Keime von der 7. bis zur 40. Stunde nach der Befruchtung habe ich daher in horizontale Schnittserien zerlegt, um mich so viel als möglich über die Lage des ersten Furchungskerns resp. der ersten Furchungsspindel zu orientiren, jüngere Keime konnte ich nicht isoliren. Fig. 4 stellt einen Theil eines Horizontalschnittes durch einen Keim vor, acht Stunden nach der Befruchtung. In diesem Schnitt bemerkt man einen ziemlich großen, aber aus verschiedenen kleinen Bläschen zusammengesetzten Kern, der Inhalt dieser Bläschen ist nahezu vollkommen wasserklar, jedes enthält einen winzig feinen, mit sehr kleinen und nicht zahlreichen Anschwellungen versehenen Faden; es ist wohl nicht zweifelhaft, dass dies Gebilde uns einen in der Theilung begriffenen Kern vorstellt. Das feinkörnige Plasma zeigt an zwei Stellen in der Nähe dieses Kernes eine sehr deutliche strahlenförmige Anordnung,

und diese beiden Strahlenfiguren liegen in einer Ebene, welche mit dem Äquator parallel verläuft. Es scheint mir wohl nicht zweifelhaft, dass wir hier den ersten Furchungskern in seinem Übergang in den Spindelzustand vor uns haben, auf welchen die beiden Zonenfiguren hinweisen, und dies ist um so wahrscheinlicher, als in dem Keim nichts weiter vorkommt, was einem zweiten Kern gleicht. Querschnitte durch Keime aus entsprechenden Entwicklungsstadien bestätigen das Vorkommen von nur einem einzigen Kern, und, was aus Querschnitten besser als aus Horizontalschnitten zu sehen ist, es liegt dieser erste Furchungskern nicht in der Mitte des Keimes, sondern mehr dem animalen Pol zugertückt. Die erste Furchungsspindel liegt demnach, wie AGASSIZ und WHITMAN vollkommen richtig angeben, horizontal und nicht vertikal, wie ich dies früher irrthümlich für mit starker Essigsäure behandelte pelagische Fischeier angegeben habe, die erste Furche wird also eine meridionale sein.

**Erste Furchung.** Ich habe schon erwähnt, dass die erste Furchungsebene nicht genau durch das Centrum des Keimes geht, ob jedoch hierauf viel Gewicht zu legen ist, kommt mir zweifelhaft vor, indem auch nach der Zweitheilung der Keim noch bedeutend höher aber schmaler wird. Durch einen solchen Keim wurde eine Schnittserie gelegt, und zwar in der Art, dass die Schnittebene die Furchungsebene rechtwinkelig schneidet. Die Untersuchung dieser Schnittserie lehrte Folgendes: Für so weit, als die Furche äußerlich sichtbar war, zeigten sich die beiden Theilstücke auch durch eine seichte Rinne von einander getrennt (siehe Fig. 2), innerlich dagegen ließen die beiden Theilstücke noch keine Spur einer Trennung erkennen. Vermittels zahlreicher feiner Fortsätze hängt der Keim an seiner Basis mit dem Nahrungsdotter kontinuierlich zusammen, zwischen denselben liegen zahlreiche kleine Dotterkugeln und befinden sich weiter größere, helle Räume; letztgenannte werden im lebenden Zustande wohl von Ölkugeln eingenommen, welche durch die Behandlung mit absolutem Alkohol gelöst sind. Die basalen Enden der genannten Fortsätze vereinigen sich wieder in einer dünnen Schicht feinkörniger Substanz, welche durch zahlreiche pseudopodienähnliche Verlängerungen in den Nahrungsdotter sich fortsetzt. Jedes Theilstück enthält einen Kern von nahezu derselben bläschenförmigen Beschaffenheit, wie oben schon erwähnt wurde, und bildet den Mittelpunkt einer deutlichen Zonenfigur.

**Zweite Furchung.** Die zweite Furchung ist ebenfalls eine meridionale, durch sie wird der Keim, wenigstens äußerlich, in vier Segmente getheilt, die zweite Furchungsebene kreuzt die erste rechtwinkelig und trifft dieselbe fast genau im Centrum. Die so entstan-

denen vier Segmente sind nicht gleich groß, sondern das eine Paar ist etwas größer als das andere, höchst wahrscheinlich sind es die beiden größeren, welche dem künftigen Hinterende des Embryo entsprechen, aber ich kann dies nicht mit Bestimmtheit sagen. Schon in diesem Stadium treten Unregelmäßigkeiten in der Lagerung der Furchungssegmente bei dem Salmen auf, denn von den drei Keimen, welche die Viertheilung zeigten, lagen bei dem einen die Kugeln in Kreuzform; letztgenannter wurde nicht geschnitten, wohl aber die beiden anderen, und zwar so, dass die Schnittebene mit der zweiten Furchungsebene parallel verlief; ich will eine dieser beiden Schnittserien etwas ausführlicher beschreiben. Jede Furchungskugel enthält einen sehr deutlichen bläschenförmigen Kern, hängt an ihrer Basis noch kontinuierlich mit dem Nahrungsdotter zusammen, und zeigt hier noch vollkommen dasselbe Verhältnis wie es beim vorhergehenden Stadium beschrieben ist. Fig. 3 stellt einen Schnitt vor, welcher durch die beiden vorderen Kugeln geht, und nahezu dasselbe Bild giebt ein Schnitt durch die beiden hinteren Kugeln. Wie man sieht, sind die beiden Kugeln nur in ihrem obersten Theil durch eine scharfe Linie von einander getrennt, ich werde diese scharfen Grenzscheiden »Trennungslinien« nennen. Dort, wo dieselbe aufhört, folgt erst eine kleine Strecke, in welcher beide Segmente noch vollkommen kontinuierlich mit einander zusammenhängen, darauf eine, in welcher die Kontinuität zwar noch nicht unterbrochen ist, sich jedoch schon vorbereitet, und dann wieder eine, wo jede Spur einer Scheidung noch durchaus fehlt. Ich werde die mittlere Stelle, wo der Leib der einen Zelle sich vorbereitet von dem der anderen sich zu scheiden, die »Trennungsgrenze« nennen, sie zeigt sich bei Behandlung mit Pikrokarmine als eine ziemlich intensiv gefärbte, breite, zackige, doppelte Linie, ein äußerst feiner, fast farbloser Zwischenstrang verbindet die eine Linie mit der anderen, und giebt die Stelle an, wo später die Trennungslinie einschneiden wird. Es hat mir oft den Eindruck gemacht, als ob längs diesem Strang kleine Dotterkugeln aus dem Nahrungsdotter in die Furchungskugeln aufsteigen. Jede Furchungskugel besteht aus einer feinkörnigen Masse und enthält verhältnismäßig nur wenig Dotterkügelchen.

Dritte und vierte Furchung. RAUBER (Nr. 19) hat meines Wissens in einer geistvollen Arbeit zuerst deutlich nachgewiesen, dass die folgenden Meridionalfurchungen niemals mehr durch den Pol gehen, sondern immer sogenannte Parallelfurchen sind, und zwar in der Art, dass bei der ersten Parallelfurchung, durch welche der Keim äußerlich in acht Segmente getheilt wird, die Furchungsebene parallel mit der ersten verläuft, und dass bei der zweiten Parallelfurchung, welche

den Keim äußerlich in 16 Stücke theilt, die Furchungsebene parallel mit der zweiten Furche geht. Nach RAUBER bildet nun die erste Parallelfurchung das dritte Furchungsstadium und ähnlich lauten die Angaben von RYDER (Nr. 24), MIECZ. VON KOWALEWSKI (Nr. 14) und JANOSIK (Nr. 12). Dagegen behauptet LIST (Nr. 16), dass bei *Crenilabrus tinca* fast gleichzeitig mit der ersten Meridionalfurchung die zweite auftritt, welche äquatorial liegt, und dass die dritte wieder eine meridionale ist, welche senkrecht auf die erste zu stehen kommt, während BROOK (Nr. 7) in einer sehr sorgfältigen Arbeit nachgewiesen hat, dass die dritte Furchung die äquatoriale ist. Nicht allein für die Frage nach dem Ursprung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter, sondern auch für eine Vergleichung mit dem Furchungsprocess des holoblastischen Eies, ist es von der größten Wichtigkeit mit Bestimmtheit zu wissen, ob bei den Knochenfischen die Äquatorialfurchung Anfangs übersprungen wird, und erst in späteren Stadien zur Ausbildung kommt, oder wirklich schon in den ersten Entwicklungsstadien sich vollzieht. Wenn RAUBER, RYDER, MIECZ. VON KOWALEWSKI, JANOSIK u. A. Recht haben, dann ist die dritte Furchung bei den Knochenfischen der vierten beim Frosch, *Petromyzon* etc. homolog. Nach AGASSIZ und WHITMAN fehlt ebenfalls bei den Knochenfischen Anfangs die Äquatorialfurchung, trotzdem suchen sie zu erklären, dass die Homologie in der Furchung bei den Knochenfischen und den Fröschen nicht gestört ist, wie aus Folgendem hervorgeht (Nr. 4 p. 58):

»We hold that the order of the cleavage-planes is identical in both types (Fisch und Frosch); and, accordingly, that the first, second, third, and fourth in the one correspond exactly to the first, second, third, and fourth in the other. The equatorial plane of cleavage is a forced one, and hence it follows the meridian cleavages. The meridian planes are the natural planes of cleavage; and the equatorial only a dernier ressort, introduced in accommodation to the elongated form of the blastomeres produced by meridian cleavage. The same is true of the concentric cleavage. The cell must elongate in order to divide; but it elongates in a vertical direction only when it is not free to do so horizontally. In the blastodisc of the fish ovum the necessity for a horizontal cleavage arises later than in the frog's ovum; and it naturally arises earlier in the centrum than in the marginal cells. The so-called »parallel« cleavages (the third and fourth) are as truly meridian as the first and the second, using this term with reference to the individual blastomeres, noth with reference to the entire ovum. There can be but little doubt that each blastomere, whatever be its position, elongates during its division at right angles to its axis (assuming of course that each has poles of its own); and if this be so, the difference between

meridian and equatorial is one of name only. In other words, a plane which may be called equatorial to the entire ovum may be truly meridian to the individual blastomeres.«

Diesen theoretischen Betrachtungen kann ich mich jedoch nicht anschließen; eine Ebene, welche in Beziehung auf das ganze Ei äquatorial verläuft, kann niemals meridional auf den ersten Furchungskugeln stehen, höchstens kann sie dieselbe in einer Ebene schneiden, welche nicht mehr mit dem wirklichen Äquator parallel verläuft, sondern denselben unter einem sehr scharfen Winkel trifft. Ich brauche aber die Theorie von AGASSIZ und WHITMAN nicht weiter zu widerlegen, denn es vollzieht sich bei den Knochenfischen schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium eine Äquatoralfurchung, diese haben die beiden amerikanischen Forscher vollkommen übersehen, und das ist der Grundfehler ihrer Periblastentheorie und ihrer Auffassung über die Anlage des Hypoblast.

Für die wichtige Frage nach der ersten Äquatoralfurchung sind jedoch die Eier des Salmen mit ihrem großen Nahrungsdotter weit weniger günstige Objekte als die von anderen Knochenfischen mit wenig Nahrungsdotter, außerdem treten die Unregelmäßigkeiten in der Furchung, welche bei der Viertheilung sich schon zeigten, immer häufiger auf, denn in dem nächstfolgenden Entwicklungsstadium findet man Eier, wo der Keim äußerlich in sechs und acht, zuweilen auch in fünf oder sieben Stücke getheilt ist; zwar liegen in den meisten Fällen die Segmente ziemlich regelmäßig, doch findet man nicht selten auch solche, wo sie ganz unregelmäßig neben einander liegen, ich werde indessen nur die ersteren beschreiben, und zwar Keime mit sechs und acht Segmenten.

1) Keim mit acht Segmenten. Die Furchungskugeln liegen sehr regelmäßig in zwei Reihen, jede von vier Segmenten, äußerlich hat sich also an diesem Keim die erste Parallelfurchung vollzogen und zwar verlaufen die Furchungsebenen, durch welche die vier Segmente in acht getheilt sind, parallel mit der ersten (medialen) Furchung resp. mit der ersten Meridional- resp. Hauptfurchung. Fig. 4 stellt eine Abbildung dieses Keimes vor, mit dem Zeichenprisma von ZEISS, bei Vergrößerung A. A. gezeichnet. Dieser Keim wurde geschnitten in der Art, dass die Schnittebene mit der zweiten Furche parallel geht; ein Querschnitt desselben ist auf Fig. 5 bei derselben Vergrößerung abgebildet. Die vier Segmente hängen an ihrer Basis noch kontinuierlich mit dem Nahrungsdotter zusammen auf ähnliche Weise, wie in den vorhergehenden Stadien. Nur an ihrer Peripherie sind die einzelnen Segmente durch Trennungslinien von einander geschieden, welche sich central-

wärts in Trennungsgrenzen fortsetzen, die bis zum Nahrungsdotter reichen. Die Zellkerne haben sich in Spindeln umgebildet und diese stehen senkrecht auf dem Äquator, was besonders deutlich an den Athern zu sehen ist; daraus folgt also, dass die nächstfolgende Theilung eine äquatoriale sein soll. Der in Rede stehende Querschnitt ist eine Kombination zweier, denn die Spindeln liegen nicht alle in derselben Schnittebene. Vollkommen dasselbe Bild giebt die Schnittserie durch die vier anderen Kugeln.

2) Keim mit acht Segmenten. Äußerlich weicht dieser Keim fast in nichts von dem vorhergehenden ab, ein ganz anderes Bild giebt jedoch die Querschnittserie, wie Fig. 6 zeigt. Hier sieht man nämlich auf dem Querschnitt nicht vier sondern acht Segmente (die Schnittebene verläuft wie bei dem vorigen Keim parallel mit der zweiten Furche); von diesen acht Segmenten sind die vier oberen durch deutliche Trennungslinien von einander geschieden, dagegen hängen sie mit den vier unteren noch zusammen, die letzteren sind mit dem Nahrungsdotter kontinuierlich verbunden, werden aber von einander und von den vier oberen durch scharfe Trennungsgrenzen geschieden. Hier hat sich also die Äquatoralfurchung schon vollzogen und es ist nicht möglich mehr zu sagen, ob dies vor oder nach der ersten Parallelfurchung stattgefunden hat.

3) Keim mit sechs Segmenten. Die Furchungskugeln liegen in zwei Reihen, jede Reihe enthält zwei kleine und ein großes Segment. Die erste Parallelfurchung hat sich also an dem einen Paar Furchungssegmente vollzogen, an dem anderen noch nicht. Eine Abbildung des Keimes findet man auf Fig. 7 und einen Querschnitt auf Fig. 8; die Schnittebene verläuft mit der zweiten Furchungsebene parallel. Die drei Segmente sind nur an ihrer Peripherie durch Trennungslinien geschieden, die sich centralwärts in Trennungsgrenzen fortsetzen, welche bis zum Nahrungsdotter fortlaufen. Die Zellkerne zeigen die Spindelgestalt, die Spindeln stehen senkrecht auf dem Äquator, die nächste Theilung wird also eine äquatoriale sein. Bei dem Übergang des vierzelligen in das achtzellige Stadium vollzieht sich also an diesem Keim an dem einen Paar Furchungskugeln erst die erste Parallelfurchung und dann die äquatoriale und an dem anderen Paar geht letzgenannte der (ersten) Parallelfurchung voraus.

4) Keim mit sechs Segmenten. Äußerlich stimmt dieser Keim fast vollständig mit Nr. 3 überein, dagegen lehrt die Schnittserie Folgendes (die Schnittebene läuft wieder parallel mit der zweiten Furchungsebene): In den beiden Segmenten, an welchen sich die erste Parallelfurchung schon vollzogen hat, zeigen die Kerne wieder Spindelgestalt und die

Spindeln stehen senkrecht auf dem Äquator, die nächste Theilung dieser beiden Kugeln wird demnach eine äquatoriale sein (s. Fig. 9). In dem dritten Furchungssegment hat sich die Äquatorialtheilung schon vollzogen, das unterste Segment hängt an seiner Basis kontinuierlich mit dem Nahrungsdotter zusammen, eine deutliche Trennungsgrenze scheidet dasselbe von dem oberen Segment; in beiden hat der Kern Spindelgestalt angenommen, die beiden Spindeln verlaufen parallel mit dem Äquator und indem die Schnittebene parallel der zweiten Furchungsebene geht, folgt daraus, dass bei der dritten Furchungskugel sich erst die Äquatorialtheilung vollzogen hat, und dass dann die erste Paralleltheilung folgen wird, bei welcher die Furchungsebene parallel mit der ersten (medianen) Furche einschneidet. Die Querschnittserie durch die drei Kugeln der anderen Seite giebt dasselbe Bild. Aus dem Mitgetheilten ergibt sich also, dass beim Salmen nach der Viertheilung, in dem einen Falle an allen vier Zellen zuerst die erste Parallelfurchung sich vollzieht und darauf die Äquatorialtheilung folgt, in dem anderen Fall an dem einen Paar Zellen die letztgenannte Theilung sich vollzieht, bevor die erste Paralleltheilung auftritt und umgekehrt; vielleicht können auch noch andere Modifikationen auftreten, denn ich habe in dieser Beziehung nur sehr wenig Keime untersuchen können. Wenn man nun bedenkt, dass bei Amphioxus, den Cyclostomen, Amphibien und Säugethieren, um allein bei den Wirbelthieren zu bleiben, die dritte Furchung die äquatoriale ist, dass Ähnliches nach Brook (Nr. 7) auch für den Hering gilt, dann scheint daraus hervorzugehen, dass dies wohl die Regel ist, und dass die Modifikationen, welche beim Salmen angetroffen werden, wahrscheinlich durch die verhältnismäßig große Masse des Nahrungsdotters hervorgerufen sind. Nimmt man nun für den Salmen den meist ungünstigsten Fall als Regel an, dann folgt doch auf die erste Parallelfurchung die erste Äquatorialfurchung; zwar sind hier die Furchungssegmente anfänglich noch nicht scharf von einander getrennt, doch thut dies nichts zur Sache, denn denkt man sich die Trennung vollzogen, dann hat man — in dem wie gesagt meist ungünstigsten Fall — acht Zellen, welche an dem animalen Pol gelegen sind und unter diesen acht Zellen liegt eine ziemlich dicke Schicht feinkörniger Masse von derselben Beschaffenheit als die oben genannten Zellen, welche an ihrer Basis noch kontinuierlich mit dem Nahrungsdotter zusammenhängt. Diese Masse ist durch Trennungsgrenzen in acht Segmente getheilt, jedes dieser Segmente enthält einen Kern und das sind die ersten acht freien Kerne des Nahrungsdotters, wenn man dieselben so nennen will. Ersetzt man auch hier die Trennungsgrenzen durch scharfe Trennungslinien, dann bleibt jedes Segment

an seiner Basis doch noch mit dem Nahrungsdotter kontinuierlich verbunden. Vollzieht sich nun bei den Salmen an dem einen Paar Zellen nach der Viertheilung zuerst die erste Parallelfurchung und an dem anderen Paar zuerst die erste Äquatorialfurchung, wie dies wirklich vorkommt, dann besteht das Ei aus sechs Zellen, welche an dem animalen Pol gelegen sind und aus sechs Segmenten, die an ihrer Basis noch mit dem Nahrungsdotter zusammenhängen; und wenn nach der zweiten Meridionalfurchung an allen vier Zellen die äquatoriale Theilung auftritt, dann würden an dem animalen Pol vier Furchungszellen gelegen sein und darunter vier Segmente, jedes mit einem Kern und an seiner Basis mit dem Nahrungsdotter noch in kontinuierlichem Zusammenhang, wie dies wohl beim Hering der Fall sein muss. Ich selbst habe ein solches Stadium auch von mehreren pelagischen Fischeiern abgebildet (Nr. 11), die Korrekturen in der Interpretation dieser Bilder, welche AGASSIZ und WHITMAN daran angebracht haben, brauche ich nicht zu acceptiren; denn hat sich an diesen Eiern die dritte Theilung vollzogen, dann besteht das Ei aus vier an dem animalen Pol gelegenen Zellen und einem Nahrungsdotter, welcher dort, wo er an die vier genannten Zellen grenzt, ein dünnes Schichtchen Plasma enthält mit vier (freien) Kernen. Jeden dieser vier Kerne kann man als das Centrum eines Zellsegments betrachten, die an ihrer Basis ununterbrochen mit dem Nahrungsdotter zusammenhängen; ob sie aber in diesem Entwicklungsstadium von einander noch durch Grenzandeutungen geschieden sind, oder kontinuierlich mit einander, wie mit dem Nahrungsdotter zusammenhängen, kann ich nicht sagen, denn ich habe diese Eier allein nach Tödtung durch Essigsäure untersucht und nicht geschnitten. Nach der dritten Theilung stehe ich also, was den Ursprung der sogenannten freien Kerne betrifft, wieder auf ebenem Boden und brauche ich von dem früher Mitgetheilten nichts zurückzunehmen, wohl aber kann ich Manches jetzt hinzufügen. Denn einer der wichtigsten Processe ist mir damals entgangen und nicht allein mir, sondern allen spätern Beobachtern — ausgenommen MIECZ. VON KOWALEWSKI (Nr. 14) und BROOK (Nr. 7), der Vorgang nämlich, dass bei den Knochenfischen auch der Nahrungsdotter sich schon frühzeitig furcht, wie Querschnitte des Salmeies über allen Zweifel nachweisen.

Der Ursachen, dass alle Forscher — KOWALEWSKI und BROOK ausgenommen — die Furchung des Nahrungsdotters übersehen haben, scheinen mancherlei zu sein. Zwischen dem Ei des Salmen und den pelagischen Fischeiern — und dasselbe gilt auch wohl für das Heringsei — besteht z. B. ein sehr bedeutender Unterschied in der Dicke der feinkörnigen Plasmaschicht, welche an ihrer Basis kontinuierlich mit dem Nahrungsdotter zusammenhängt und die ersten freien Kerne enthält, es

möge ihre Zahl nun vier, sechs oder acht sein. Beim Salmen ist dieselbe Anfangs von sehr bedeutenden Dimensionen, bei den pelagischen Fischeiern nur sehr dünn, an den letzteren vollzieht sich die Furchung überaus schnell, an dem Ei des Salmen dagegen sehr langsam, sie braucht hier fast eben so viele Tage als bei den ersteren Stunden. Bei meinen früheren Untersuchungen habe ich aus schon oben erwähnten Gründen keine Querschnitte anfertigen können; dies ist jedoch nicht der Fall bei AGASSIZ und WHITMAN. Doch glaube ich, dass auch sie bei ihrer angewandten Methode noch nicht das richtige Ziel erreicht haben, denn, wenn man nicht die Eihaut entfernt, bevor man die Eier in Alkohol härtet, erhält man, so weit meine Erfahrungen reichen, doch keine guten Präparate und hätten die beiden amerikanischen Forscher gut konservirtes Material vor sich gehabt, so würden sie an Querschnitten wohl schwerlich die kolossale Betheiligung des Nahrungsdotters an der Furchung verkannt haben, die eben für die Frage nach dem Ursprung der sogenannten freien Kerne von der größten Bedeutung ist.

Werfen wir, bevor wir den Furchungsprocess bei den Salmen weiter verfolgen, erst noch einen Blick auf die drei ersten Furchungsstadien und die Anlage der Keimblätter bei Amphioxus, Cyclostomen und Amphibien, um allein bei diesen zu bleiben. Hier bildet sich aus den vier an dem animalen Pol gelegenen kleinen Zellen der Epiblast und aus den an dem vegetativen Pol gelegenen vier großen Zellen der Hypoblast. Höchst wahrscheinlich ist dies bei den Knochenfischen ebenfalls so und bilden die vier an dem animalen Pol gelegenen Segmente die Anlage des Epiblast, und geht aus den vier Segmenten, welche mit dem Nahrungsdotter zusammenhängen, der ganze Hypoblast nebst allen seinen Derivaten hervor. Mit Bestimmtheit kann ich dies jedoch nicht sagen, außerdem treten in den späteren Entwicklungsstadien solche eigenthümliche Erscheinungen auf, die zur Vorsicht mahnen nicht zu früh zu generalisiren, dass ich, um nichts zu präjudiciren, in Anschluss an RÜCKERT (Nr. 20) die an dem animalen Pol gelegenen Zellen einfach als Holoeyten bezeichnen werde, obgleich ich dieselben am liebsten zugleich Epiblast nennen möchte.

Kehren wir jetzt zu dem Furchungsprocess des Salmeies zurück. Bei Knochenfischeiern mit wenig Nahrungsdotter scheint die zweite Parallelfurchung die nächstfolgende zu sein, bei welcher die Furchungsebenen der zweiten Haupt- oder Meridionalfurche parallel verlaufen, und durch welche der Keim äußerlich in 16 Segmente zertheilt wird, so z. B. bei *Trachinus vipera* nach BROOK (Nr. 5), bei *Gobius* nach RAUBER (Nr. 19), bei *Carassius* nach KOWALEYSKI (Nr. 14), bei *Gadus* nach RYDER

(Nr. 21), bei *Ctenolabrus* u. a. nach AGASSIZ und WHITMAN (Nr. 4). Durch alle diese Autoren wird die zweite Parallelfurchung als die vierte beschrieben, was aber nicht der Fall ist, denn sie bildet nicht die vierte, sondern die fünfte, was wohl nicht weiter erörtert zu werden braucht. Die Unregelmäßigkeiten in der Furchung, welche bei dem Salmen schon in den jüngsten Entwicklungsstadien sich einstellen, häufen sich immer mehr und mehr und die Furchungskugeln schieben sich so unregelmäßig auf und neben einander, dass, nachdem die erste äquatoriale Furchung sich vollzogen hat, kein Keim fast dem anderen gleicht. Fig. 40 stellt einen Querschnitt durch einen Keim dar, der äußerlich aus neun Segmenten bestand, welche in zwei Reihen lagen, nämlich vier in der einen und fünf in der anderen. Die Schnittebene verläuft wieder parallel mit der zweiten Haupt- oder Meridionalfurche, und der in Rede stehende Schnitt geht durch die Reihe, welche aus fünf Segmenten gebildet wird. Durch eine Furchungsebene parallel mit der ersten Meridionalfurche — und nicht mit der zweiten, wie eigentlich sein müsste — ist eine der vier Holozyten der einen Reihe aus dem achten Stadium in zwei getheilt (die Zelle *c* und *c'*); in den beiden äußeren Holozyten (*a* und *d*) befinden sich die Kerne im Spindelzustand und die Spindeln stehen senkrecht auf dem Äquator, die nächste Theilung wird also für diese eine äquatoriale sein. Die Kerne der drei mittleren Holozyten (*b*, *c* und *c'*) haben ebenfalls Spindelgestalt angenommen, diese Spindeln liegen in einer Ebene, welche parallel mit dem Äquator verläuft, und zwar liegen dieselben so, dass sie mit der ersten Haupt- oder Meridionalfurche parallel verlaufen; für diese drei Holozyten wird also die nächste Theilung die sogenannte zweite Parallelfurchung sein. Durch scharfe Trennungslinien sind die Holozyten von einander geschieden. Unter diesen fünf Holozyten liegen in dem abgebildeten Querschnitt fünf andere Segmente, jedes mit einem Kern, an ihrer Basis noch ununterbrochen mit dem Nahrungsdotter verbunden, von einander dagegen durch Trennungsgrenzen geschieden; die beiden äußeren (*a'* und *d'*) sind durch scharfe Trennungslinien, die drei mittleren (*b'*, *c<sup>a</sup>* und *c'<sup>a</sup>*) durch Trennungsgrenzen von den ihnen entsprechenden Holozyten geschieden. Die Kerne dieser noch mit dem Nahrungsdotter zusammenhängenden Segmente zeigen vollkommen dieselben Verhältnisse wie die der Holozyten. Fig. 41 ist ein Querschnitt durch einen Keim aus einem etwas späteren Stadium der Entwicklung, bei welchem die Furchungssegmente äußerlich so unregelmäßig über einander gehäuft lagen, dass ich nicht im Stande war dieselben zu zählen, und Fig. 42 stellt einen Querschnitt dar durch einen Keim, welcher noch etwas weiter entwickelt ist.

Aus beiden Schnitten geht mit vollkommener Sicherheit hervor, dass auch der Nahrungsdotter sich furcht. Wenn in den Segmenten, welche Anfangs an ihrer Basis noch mit dem Nahrungsdotter zusammenhängen, die Kernspindeln senkrecht auf dem Äquator stehen, folgt an diesen eine Äquatorialtheilung und schnürt sich die eine Hälfte eines jeden Segmentes von dem Nahrungsdotter ab, während die andere Hälfte mit diesem in Verbindung bleibt. Die so entstandenen Zellen will ich in Übereinstimmung mit RÜCKERT, den Holoeyten gegenüber, als Merocyten bezeichnen. In diesem Stadium kann man also dreierlei Bildungselemente unterscheiden: Holoeyten, Merocyten und eine Plasmaschicht, welche dem Nahrungsdotter aufliegt und eine Anzahl sogenannte freie Kerne enthält; letztere bilden mit den Merocyten höchst wahrscheinlich wohl das Homologon des Hypoblast der holoblastischen Eier, aus welchem die Chorda und der bilaterale Mesoblast nebst allen seinen Derivaten hervorgeht. Wir werden gleich sehen, wesshalb ich es noch nicht gewagt habe, die Merocyten mit dem Nahrungsdotter dem Hypoblast gleich zu stellen.

Holoeyten und Merocyten vermehren sich durch indirekte Kerntheilung und dasselbe gilt auch von den sogenannten freien Kernen des Nahrungsdotters. Durch Äquatorialtheilungen werden von dem letzteren fortwährend neue Merocyten abgeschnürt, während durch die meridionalen Kerntheilungen die freien Kerne in der Plasmaschicht des Nahrungsdotters bleiben, sich immer mehr und mehr nach der Peripherie ausbreiten und so hier bald weiter als die Furchungszellen reichen. Daraus wird es erklärlich, dass man bei Betrachtung des intakten Eies des Herings, von *Crenilabrus* und anderer kleinerer Knochenfischeier mit undurchsichtigem Nahrungsdotter, einige Stunden nach der Befruchtung an der Peripherie des Nahrungsdotters zuerst die freien Kerne erblickt, was auch zu der Meinung Anlass gegeben hat, dass dieselben hier zuerst auftreten. Die freien Kerne rücken jedoch nicht, wie auch AGASSIZ und WHITMAN mit der größten Bestimmtheit behaupten, von der Peripherie nach dem Centrum, sondern gerade das Umgekehrte findet statt.

Die oberflächliche plasmatische Schicht des Nahrungsdotters, aus welcher die Merocyten entstehen, zeigt in den jüngsten Furchungsstadien ein etwas anderes Bild als in den späteren. Wenn sich nämlich die erste Äquatoralfurchung vollzogen hat, so zeigt sie sich auch als mehr oder weniger deutlich in bestimmte Zellterritorien oder Zellsegmente getheilt, denn wir haben gesehen, dass die ersten Meridionalfurchen sich in Trennungsgrenzen fortsetzen, die bis zum Nahrungsdotter reichen. Die Zahl dieser Segmente entspricht genau der der Holoeyten.

Jedes Segment steht jedoch an seiner Basis mit dem Nahrungsdotter in ununterbrochenem Zusammenhang und ist von seinem Nachbar nur durch eine Trennungsgrenze geschieden. Sobald sich die ersten Merocyten gebildet haben, ist das Material, aus welchem sie entstanden sind, zum größten Theil verbraucht; es bleibt nur eine verhältnismäßig dünne Schicht übrig, welche durch die zahlreichen pseudopodienähnlichen Fortsätze, vermittels welcher sie in dem Nahrungsdotter wurzelt, neuen Zufuhr bekommt. Bei den weiteren Furchungen wird diese Schicht, trotz der fortwährenden Anfuhr immer dünner (siehe Fig. 42), durch die immer zahlreicher sich bildenden Merocyten und mit diesem Process wandelt sich die sich furchende oberflächliche Schicht des Nahrungsdotters schon sehr frühzeitig in ein sehr kernreiches, wahres Plasmodium um.

Von diesem Plasmodium schnüren sich immer neue Merocyten ab und dasselbe zeigt dann auch an den feinsten Schnitten niemals mehr die geringsten Spuren von Trennungsgrenzen (vgl. Fig. 43 und 44).

Ich habe mir sehr viele Mühe gegeben zu sehen, ob es möglich ist, die Holoocyten von den Merocyten zu unterscheiden. In den jüngsten Stadien finde ich gar keine Unterschiede, in den folgenden, z. B. in denen, von welchen Fig. 43 einen Schnitt vorstellt, unterscheiden sich die peripherischen Zellen in der einen Schnittserie oft sehr deutlich von den centralen, in der anderen Schnittserie dagegen, wo die Furchungskugeln eben so vortrefflich konservirt sind, lassen sich gar keine Unterschiede beobachten. In noch älteren Entwicklungsstadien finde ich in keiner Schnittserie bestimmte Unterschiede mehr. Wohl sind die peripherischen Zellen etwas anders gefärbt als die centralen, aber in dem einen Fall gilt dies allein von der ersten Reihe, in dem anderen Falle von mehreren Reihen und wieder in anderen Fällen kann ich gar keine Unterschiede konstatiren. Damit will ich durchaus nicht sagen, dass keine Unterschiede vorhanden sind, sondern nur, dass ich nicht im Stande gewesen bin, dieselben mit Bestimmtheit nachzuweisen und dies ist z. B. einer der Gründe, wesshalb ich es nicht gewagt habe, die Holoocyten kurzweg als Epiblast und die Merocyten (inclusive des Plasmodium des Nahrungsdotters) als Hypoblast zu bezeichnen, denn es ist mir zweifelhaft geblieben, ob wirklich allein die Holoocyten sich in die Zellen des oberen Keimblattes umbilden und die Merocyten in die des unteren, wenn es auch für die meisten der Fall sein mag.

Die mitotische Theilung der Holoocyten und Merocyten bleibt in allen Stadien fortbestehen, aber dies gilt nicht für die Kerne des Nahrungsdotters. In späteren Entwicklungsstadien nämlich, noch bevor die Keimhöhle sich gebildet hat, wird die Anfuhr der Merocyten eine

so stürmische, dass es mir fast den Eindruck gemacht hat, als ob die Mitose zu viel Zeit kostet und die direkte Theilung für die indirekte Platz macht. In den ersten Tagen der Entwicklung kann ich zwischen den Kernen der Furchungszellen und denen des Nahrungsdotters keine Unterschiede finden, sobald aber ein größerer Andrang von Merocyten auftritt, ändert sich der Zustand. Die freien Kerne des Nahrungsdotters ändern sich dann in die bekannten kolossal großen Gebilde um, die oft viel größer als die Furchungskugeln selbst sein können und die sonderbarste Gestalt zeigen: Ihr Inhalt besteht, wie es scheint, aus einer vollkommen klaren Flüssigkeit, der Kernsaft, in welchem ein sehr stark gewundener Faden mit überaus zahlreichen knotigen Verdickungen verläuft, die durch Pikrokarmin, Alaunkarmin etc. sehr intensiv gefärbt werden. Es ist, als ob diese Riesenkerne einfach durch Fragmentation sich fortpflanzen und jedes Theilstück, nachdem es eine bestimmte Quantität des feinkörnigen Plasma, in welchem diese Kerne gelegen sind, um sich her gesammelt hat, als neue Merocyten sich den schon vorhandenen heifügen. Die Kerne der so entstandenen Merocyten weichen dann wieder in nichts von denen der anderen Embryonalzellen ab und theilen sich wieder indirekt weiter (siehe Fig. 15, 16). Es kommt auch vor, dass zwei, drei selbst mehr solcher Kerntheilstücke in einer gemeinschaftlichen Plasmaschicht gelegen als vielkernige Zellen sich abschnüren, zwischen die anderen Merocyten eindringen und dann erst in mehrere kleinere zerfallen. Bis zu diesem Stadium bildet der Keim einen soliden Haufen Zellen, der als ein dicker Kuchen dem Nahrungsdotter aufliegt. Zwar findet man in den jüngeren Entwicklungsstadien zwischen den ziemlich großen Furchungskugeln oft größere und kleinere Hohlräume (in den Abbildungen sind dieselben schraffirt angegeben), aber in den späteren Entwicklungsstadien verschwinden dieselben vollkommen. Ob diese Hohlräume Kunstprodukte sind oder natürliche Höhlen, kann ich nicht entscheiden. Das Plasmodium, welches die freien Kerne des Nahrungsdotters trägt, bildet jetzt unter dem mittleren Theil des Keimes ein verhältnismäßig sehr dünnes Schichtchen, dagegen unter dessen peripherischem Rande eine ziemlich mächtige Schicht, so dass hier die freien Kerne besonders deutlich zu sehen sind, oft liegen sie hier in zwei oder drei Reihen über einander.

Erst wenn der Keim aus einer sehr großen Menge kleiner Furchungskugeln besteht, bildet sich die Keimhöhle. AGASSIZ und WHITMAN behaupten, dass schon nach der zweiten meridionalen Furche eine Keimhöhle auftritt, welche von Anfang bis zum Ende der Furchung nicht allein vorhanden sein soll, sondern auch während der ganzen Furchung unverändert dieselbe Lage einnimmt und den Nahrungsdotter von dem

Keim scheidet. Weder KOWALEWSKI (Nr. 44), noch BROOK (Nr. 7), noch LIST (Nr. 16), noch JANOSIK (Nr. 42), noch ich selbst (Nr. 44) haben in so frühen Entwicklungsstadien eine Keimhöhle gesehen und aus dem ganzen Verlauf des Furchungsprocesses geht, wie mir scheint, wohl mit aller Deutlichkeit hervor, dass auch in dieser Beziehung die beiden amerikanischen Forscher sich getäuscht haben. Die scharfe Kritik, mit welcher AGASSIZ und WHITMAN meine Untersuchungen beehrt haben, können sie in erster Linie auf sich selbst anwenden, denn ihre Angaben über den Ursprung der freien Kerne des Nahrungsdotters, ihre Beschreibung des Furchungsprocesses und der Bildung der Keimhöhle sind alle fehlerhaft, und dasselbe gilt von ihrer Auffassung über die Anlage des Hypoblast, wie wir gleich noch näher sehen werden.

Gerade in den Stadien, in welchen die Keimhöhle sich bildet, lässt sich mit größter Deutlichkeit die fortwährende Neubildung von Mero-cyten aus dem Nahrungsdotter nachweisen. Dieselben sind gewöhnlich größer als die schon vorhandenen Keimzellen und zeichnen sich auch dadurch aus, dass in ihrem Zellenleib oft bedeutend große Dotterschollen vorhanden sind, die sie bei ihrer Abschnürung von dem Nahrungsdotter aus diesem mitgenommen haben (siehe Fig. 46). Auch dann, wenn die in Rede stehende Höhle schon eine bedeutende Größe erreicht hat, finde ich noch keine bestimmten Unterschiede in den Zellen, welche den Keim zusammensetzen mit Ausnahme derjenigen, welche die peripherische Schicht bilden und die spätere Deckschicht (Membrane enveloppante VAN BAMBEKE) darstellen. In diesem Entwicklungsstadium bestehen dieselben aus mehr oder weniger keilförmigen, dicht an einander liegenden Zellen, welche von den übrigen Keimzellen, die eine mehr rundliche Gestalt haben und lose neben einander liegen, durch einen schmalen Zwischenraum getrennt sind (Fig. 47). Sobald aber die Keimzellen sich über den Nahrungsdotter auszubreiten anfangen, indem — wie bekannt — der Keim die Form einer Kappe annimmt, welche sich nun stetig vergrößernd, den Rand gegen den Äquator des Eies vorschiebt, ändert sich der Zustand. Man findet dann, dass die Zellen des Randwulstes durch eine immer deutlicher werdende feine Spalte in zwei Blätter getrennt werden, die am Rande durch Umschlag in einander übergehen. Ich brauche hier auf die weiteren Veränderungen, welche bei der Umgestaltung des Keimes zur Kappe, oder, wenn man will, zum Blastoderm eintreten, nicht weiter einzugehen, sondern kann auf meine früheren Untersuchungen verweisen (Nr. 44). Bei dem Salmen, und dasselbe gilt auch von der Forelle, flacht sich, wie wir wissen, der Keim resp. das Blastoderm bei seiner beginnenden Ausbreitung nicht gleichmäßig ab, sondern ist auf der einen Seite von vorn herein dicker,

und mit dieser Verdickung ist zugleich die Embryonalanlage gegeben. Wir können also diesen Theil des Blastoderms als den embryonalen bezeichnen, im Gegensatz zu dem ihm gegenüber liegenden, welchen man den »nicht embryonalen« nennen kann, gerade wie bei den Knorpelfischen (siehe BALFOUR Nr. 2). Sowohl an dem embryonalen wie an dem nicht embryonalen Theil des Blastoderms lassen sich die beiden Blätter nachweisen, und besonders gilt dies für den erstgenannten.

Fig. 48 stellt einen Querschnitt dar durch den embryonalen Theil des Blastoderms aus einem verhältnismäßig noch jungen Entwicklungsstadium, was nicht allein aus dem Umstand hervorgeht, dass das Dach der Keimhöhle, welches später nur zwei Schichten dick ist (Deckschicht und Grundschicht), hier noch aus mehreren Lagen besteht, sondern auch daraus, dass die äußere Zellenschicht, die Deckschicht, noch aus ziemlich voluminösen Zellen besteht, während dieselben in späteren Entwicklungsstadien sehr stark abgeplattet sich zeigen.

In dem in Rede stehenden Schnitt sind deutlich zwei Zellblätter zu unterscheiden, das eine oben, resp. außen gelegen, ist das obere Keimblatt, resp. der Epiblast und das untere, welches dem Nahrungsdotter aufliegt, der Hypoblast; erstgenanntes setzt sich in das Dach der Keimhöhle fort, während der Hypoblast sich centralwärts schnell verdünnt und bald darauf aufhört; am Rande biegen die beiden Keimblätter sich in einander um. Die Zellen des einen Keimblattes gleichen in diesem Entwicklungsstadium noch fast vollkommen denen des anderen.

In meiner früheren Abhandlung (siehe Nr. 41 p. 138), als ich glaubte, dass allein der Keim sich furcht und der Nahrungsdotter inclusive seine freien Kerne sich nicht direkt an der Bildung der Keimblätter und des Embryo betheilige, habe ich die Anlage der beiden primären Keimblätter beschrieben als eine Spaltung der bis jetzt einander noch vollkommen ähnlichen Zellen des Keimes (welchen ich damals »Archiblast« nannte, in Gegensatz zu dem Nahrungsdotter mit seinen freien Kernen, dem »Parablast«), die vom Randwulst ausgeht und damit die erste Sonderung des Keimes in zwei Schichten — Keimblätter —, welche beide mehrlagig sind, und auch jetzt weiß ich den Process nicht anders zu deuten. Wohl zweifele ich keinen Augenblick, dass es die Merocyten sind, welche den größten Antheil an der Bildung des Hypoblast haben, aber ich kann, wie gesagt, nicht mit Bestimmtheit angeben, dass es allein die Holoocyten sind, welche den Epiblast bilden, und dass die Merocyten sich daran auch nicht betheiligen. Der abgebildete Schnitt giebt dafür wieder ein neues Beispiel (siehe Fig. 48). Die Deckschicht ist durch einen kleinen Zwischenraum von dem übrigen Epiblast getrennt; dort, wo dieser am Randwulst in den

Hypoblast umbiegt, liegt zwischen der Deckschicht und der Umbiegungsstelle von dem Epiblast in den Hypoblast eine sehr große Merocyte mit wenigstens drei Kernen, die ich auf vier auf einander folgenden Schnitten von  $12,5 \mu$  wiederfinde, und die an ihrer Basis noch mit dem Nahrungsdotter zusammenhängt. Es ist nun schwer anzunehmen, dass die Theilstücke dieser Merocyte allein dem Hypoblast zu Gunsten kommen würden und dass der Epiblast daraus kein neues Material erhalten sollte. Eben so wie der Keim Anfangs eine Masse indifferenter Zellen zu bilden scheint, die sich erst später in die beiden primären Keimblätter spaltet, eben so bildet der Randwulst eine Masse indifferenter Zellen, aus denen sich die einmal angelegten Keimblätter weiter aufbauen, und das Material dafür kann ihm nur aus dem Nahrungsdotter durch die Merocyten zugeführt werden.

Über die Bildung der Chorda dorsalis und des bilateralen Mesoblast, sowie auf die ersten Leistungen der Keimblätter bei den Knochenfischen hoffe ich demnächst nochmals zurückzukommen. Nur Eines will ich noch erwähnen; auch in den Stadien nämlich, in welchen die Chorda dorsalis und der bilaterale Mesoblast sich schon angelegt haben, schnüren sich immer noch neue Merocyten ab, welche sich zwischen die schon vorhandenen Embryonalzellen einschieben, wie Fig. 49 zeigt. Zwischen der Chorda und dem Mesoblast der einen Seite liegt eine riesengroße Merocyte (*m*), die auf vier einander folgenden Querschnitten von  $45 \mu$  zu sehen ist und wenigstens fünf Kerne zu enthalten scheint. Diese Kerne sind groß, fast nur wenig kleiner als die umgebenden Embryonalzellen und bestehen aus einem stark geknäuelten Faden, während der Zellenleib, in welchem die Kerne abgelagert sind, eine äußerst feinkörnige Beschaffenheit zeigt.

Über die Bildung des Hypoblast sagen AGASSIZ und WHITMAN (Nr. 1) Folgendes: »We do not affirm that any sharply delimited portion of the blastodisc is actually infolded; but we have positive proof that the ring (d. h. der Randwulst) arises as a centripetal ingrowth of cells from the margin of the disc. Within an hour from the time the ring begins, the central area bounded by its inner edge is reduced to about one half its original extent, as shown by camera drawings of *Ctenolabrus*. This fact furnishes indubitable evidence of the ingrowth, which has been so often denied and treated as incompatible with the facts of vertebrate embryologie. A Comparison of optical sections of the blastodisc, taken at short intervals during the formation of the ring, tells the same story. Actual sections simply furnish a verification of observations made on the living ovum. Precisely as was first shown by GÖTTE, we find the ingrowing layer bending at the margin into the ectodermic layer.«

Indem aber AGASSIZ und WHITMAN den ganzen Furchungsprocess des Nahrungsdotters und die kolossale Betheiligung der aus dem Nahrungsdotter entstehenden Merocyten an der Bildung der Keimblätter übersehen haben, so ist auch hier auf ihre positive Erklärung wenig Gewicht zu legen. Wie die Zellen entstanden sind, welche sie in Fig. 6 schraffirt angegeben haben, wage ich natürlich nicht zu sagen, aber es macht mir den Eindruck, als ob es die unterste Zellenschicht des Hypoblast ist, welche eben als Merocyten aus dem Nahrungsdotter entstanden ist. In der in Rede stehenden Abbildung ist der Hypoblast als nur aus einer Schicht von Zellen bestehend abgebildet, bei keinem der auch früher von mir untersuchten Knochenfische habe ich dies je gefunden; immer besteht derselbe an dem Randwulst aus mehreren Schichten, und erst mehr centralwärts wird er einschichtig.

Schließlich noch ein Wort über die Bedeutung, welche die beiden amerikanischen Forscher den freien Kernen des Nahrungsdotters, ihrem Periblast, beimessen. Darüber sagen sie Folgendes: The periblast is then a true yolk hypoblast, and it is therefore, as RYDER hypothetically suggested, in all essential particulars, the homologue of the hypoblast of the yolk-sac of the chick. The chief difference between the bird and the teleost in this respect is, that in the former the periblast is continuous with the permanent entoderm, while in the latter its continuity is broken at a comparatively early date.«

Was AGASSIZ und WHITMAN damit behaupten wollen ist mir unverständlich, es steht auch im vollsten Widerspruch mit dem, was die Anlage des Urdarmes bei den Knochenfischen uns lehrt. Aus dem (primären) Hypoblast bildet sich nämlich die Chorda, der bilaterale Mesoblast und der sekundäre Hypoblast, welcher nur eine Schicht Zellen dick ist, und aus dieser legt sich, ganz ähnlich wie bei Knorpelfischen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren, der Urdarm an, der restierende Theil des Hypoblast bildet dann den Hypoblast des Dottersackes; in dieser Beziehung weichen die Knochenfische in nichts von den eben genannten Wirbelthieren ab.

In meiner früheren Arbeit (Nr. 44), in welcher mir die Furchung des Nahrungsdotters unbekannt geblieben war, glaubte ich zu dem Schlusse berechtigt zu sein, in der Plasmaschicht des Nahrungsdotters, welche die freien Kerne enthält, die Werkstätte zu sehen, welche die Bestandtheile des Nahrungsdotters assimiliert, um den Zellen des Keimes (damals Zellen des Archiblast genannt) oder dem von ihm entstandenen Embryo eine für die Ernährung geeignetere Form zu überreichen, mit anderen Worten, ich glaubte die an Kernen reiche Protoplasmaschicht des Nahrungsdotters funktionire als provisorisches Blut,

eine Ansicht, die ich jetzt natürlich fallen lassen muss, nun ich mich überzeugt habe, dass nicht allein der Nahrungsdotter sich furcht, sondern letztgenannter fortfährt auch dann, wenn die Keimblätter sich schon gebildet haben, dem sich bildenden Embryo immer noch neue Zellen zuzuführen. Die Worte »Archiblast« und »Parablast« habe ich jetzt ebenfalls fallen lassen, indem dieselben durch die verschiedenen Autoren in so verschiedenem Sinne aufgefasst werden, dass dadurch leicht Missverständnisse entstehen.

Über die Arbeit von AGASSIZ und WHITMAN habe ich nach dem Mitgetheilten nichts mehr zu sagen. Der Erste, welcher die Angaben der amerikanischen Forscher über die Bildung der freien Kerne bestätigen zu können glaubte, war WENCKEBACH (Nr. 22). »Niemals habe ich — so sagt er —, unter den zahllosen Eiern, welche ich in Neapel untersuchen konnte, auch nur ein einziges Mal freie Kerne in so frühen Stadien angetroffen, wie HOFFMANN dieselben gesehen zu haben behauptet. Auch an sehr jungen Juliseiern konnte ich dieselben nicht auffinden. Im Gegentheil war ich im Stande, die Meinung von AGASSIZ und WHITMAN, dass dieselben aus den Randzellen des Blastoderms stammen, an den prachtvollen klaren Eiern von *Belone acus* zu bestätigen.« Nach WENCKEBACH kommen jedoch noch zwei andere Quellen vor, aus welchen die freien Kerne entstehen. Die Vermehrung derselben wird nach ihm bei *Belone* noch beschleunigt durch einen zweiten Vorgang, welchen er zu wiederholten Malen an Eiern beobachtete, die sich später ganz normal weiter entwickelten, und die also ohne Zweifel auch damals normale Verhältnisse darboten. Die Wände der Randzellen werden nach ihm nämlich allmählich destruiert; sie verschmelzen sehr langsam mit der Periblastmasse. Und als dritte Quelle für die freien Kerne giebt er an, dass sie aus Zellen stammen, welche von der unteren Fläche des Blastoderms auf den Boden der Furchungshöhle fallen, um dort mit dem Periblast zu verschmelzen. Demnach meint er bewiesen zu haben, dass die freien Periblastzellen bei den Knochenfischen immer aus dem Blastoderm stammen. WENCKEBACH (Nr. 22) hat aber nichts bewiesen, denn in Beziehung zu der Frage, wie die ersten freien Kerne entstehen, hat er sich einfach auf die Untersuchungen von AGASSIZ und WHITMAN berufen, ohne die drei oder vier ersten Furchungsstadien zu untersuchen, die allein auf diese Frage die Antwort geben können, und was die andere Ursprungsquelle der freien Kerne betrifft, dass sie nämlich von Zellen herrühren, welche von der unteren Fläche des Blastoderms auf den Boden der Furchungshöhle gefallen sein sollten, so steht dies in direktem Widerspruch mit dem, was Querschnittserien

durch jüngere Entwicklungsstadien uns lehren, wo man mit aller Deutlichkeit sehen kann, dass der Nahrungsdotter nicht schon vorhandene Furchungszellen in sich aufnimmt, sondern im Gegentheil den schon vorhandenen immer neue und neue zufügt. In dieser Beziehung verhalten sich die Knochenfische den Knorpelfischen, Reptilien und Vögeln durchaus ähnlich; die Betheiligung des Nahrungsdotters an der Furchung wird auch von keinem Forscher, der sich mit der Entwicklungsgeschichte dieser Wirbelthiere beschäftigt hat, in den letzten Jahren mehr gelehnet, gleichgültig ob man die so entstandenen Zellen als Parablasten, Megasphaeren, Dotterzellen, sekundäre Furchungszellen, Nachfurchungszellen oder Merocyten bezeichnen will. Das weitere Schicksal der freien Kerne soll nach WENCKEBACH Degeneration sein, man müsse dann annehmen, dass der Nahrungsdotter fortwährend Embryonalzellen in sich aufnehme und verzehre, denn in allen Entwicklungsstadien begegnet man immer und immer wieder diesen freien Kernen in dem Nahrungsdotter. Gerade der Umstand, dass sie am zahlreichsten da angetroffen werden, wo starkes Wachsthum stattfindet, z. B. an den Schließungsrändern des Darmes, unter dem sich vorschiebenden Randwulst, unter dem hinteren Embryonalende etc., widerspricht dieser Annahme. Schließlich sagt WENCKEBACH, dass die von mir aufgestellte Theorie ihm am annehmbarsten vorkommt, dass nämlich die Kerne irgend einen Einfluss auf die Dotterelemente haben und diese in einen zur Resorption geeigneten Zustand bringen; ich begreife aber nicht gut, wie degenerirende Kerne dies thun können, denn mit ihrer Degeneration schwindet auch die Wirkung, welche sie ausüben konnten.

MIECZ. VON KOWALEWSKI (Nr. 14) hat die ersten Entwicklungsprozesse der Knochenfische an Schnittserien studirt. Man kann nach ihm an einem Eie (Eiern von *Polyacanthus viridiauratus* Lac. und *Carassius auratus*) unmittelbar vor der Furchung folgende Protoplasmaabschnitte unterscheiden: 1) Eine mächtige Lage von fast reinem Protoplasma, die sich auf dem animalen Pol hügelartig erhebt — die Keimscheibe der Autoren. 2) Das darunter liegende, einerseits den Dotter durchziehende, andererseits ihn oberflächlich in dünner Schicht umkleidende protoplasmatische Gebilde; der gerüstartige Theil ist hauptsächlich und fast ausschließlich eine Strecke weit unter der Keimscheibe entwickelt. Um seiner Auffassung der ersten Entwicklungsvorgänge entsprechende, sowie für die Beschreibung bequeme Ausdrücke zu geben, nennt er den ersten von den obengenannten Eiabschnitten das Ektoblast, den anderen das Entoblast. In dem letzteren unterscheidet er dann den inneren netzartigen Theil des Protoplasma als Entoblastgerüst, den

äußeren protoplasmatischen Übergang als Entoblastrinde. Zur Zeit der 16-Theilung hängen noch alle Furchungszellen, so sagt er, mit dem darunter liegenden Entoblast zusammen. Dasselbe hat sich jedoch schon zur Zeit der Acht-Theilung in seinem oberen Theile zu einer mächtigeren dichten Lage angesammelt, welche unterhalb der Verbindungslinie der Scheidebuchten (welche die ersten Furchungssegmente jederseits von einander trennen) liegt. Letztgenannte zeigt die Richtung, in welcher dann die Abtrennung (die erste Äquatorialfurchung also) dieser ersten 8 resp. 16 Entoblastzellen (dies ist wohl ein Druckfehler und muss Ektoblastzellen sein) an ihrer Basis erfolgt. Dies geschieht aber nicht gleichmäßig nach Zeit und Ort. Weiter ist zu bemerken, so hebt er hervor, dass dieser Abtrennung der ektoblastischen Zellenlage die Nachfurchung des Entoblastes bis zu einem gewissen Grade vorausgeht. Nachdem die Scheidewände dieser ektoblastischen Zellen in die darunter liegende und von dem immerfort aus dem Bereiche des Dotters zufließenden Protoplasma immer dicker und dichter werdende Entoblastlage noch weiter eingegriffen und sie in zellenartige Portionen zerlegt haben, erfolgt die in Rede stehende Abtrennung. Zur selben Zeit aber sieht man schon unterhalb der oberen, gesonderten, eine untere Zellenlage, die jetzt ihrerseits in ihrer Basis noch nicht getrennt erscheint, mit dem darunter liegenden Entoblastgerüst in Verbindung bleibt und eine strangartige Anordnung des Protoplasma in ihren Zellen (als Beweis dessen Zuflusses) zeigen. Mit dem Fortschreiten des Furchungsprocesses vermehrt sich die Zahl der Blastodermzellen sowohl durch Theilung der schon vorhandenen, als auch durch Abfurchung der sich nun an der Blastodermbasis bildenden Zellen.

Aus dieser Beschreibung dürfte hervorgehen, dass der Furchungsprocess der von KOWALEVSKI beschriebenen Knochenfischeier der Hauptsache nach mit dem des Salmen übereinstimmt. Die Kerne der unteren Zellenlage, die an ihrer Basis mit dem Nahrungsdotter kontinuierlich zusammenhängen, stellen uns die ersten freien Kerne des Nahrungsdotters dar, denn das ist gerade das Charakteristische dieser Kerne, dass sie in einer Plasmaschicht liegen, welche mittels zahlreicher, pseudopodienähnlicher Fortsätze mit dem Nahrungsdotter (dem Entoblastgerüst von KOWALEVSKI) zusammenhängt. Anfangs zeigt dieselbe eine noch zum Theil zellige Struktur, denn bevor die ersten Merocyten resp. Entoblasten von KOWALEVSKI entstanden sind, werden dieselben von einander durch mehr oder weniger deutliche Grenzen geschieden, während sie an ihrer Basis noch ununterbrochen mit dem Nahrungsdotter in Verbindung stehen. Sobald jedoch die ersten Merocyten durch mitotische Theilung von dem Nahrungsdotter sich abgeschnürt haben,

erhält die oberflächliche Schicht des Nahrungsdotters, aus welcher sie entstanden sind, neue Plasmazufuhr aus dem Nahrungsdotter, die so entstandene neue Schicht furcht sich wieder, nimmt dabei allmählich mehr und mehr das Bild eines Plasmodium an, so dass schließlich bei der fortwährenden Bildung neuer Merocyten durch Mitose und fortwährende Zufuhr neuen Plasmas aus dem Nahrungsdotter, eine Schicht entsteht, welche mit vollem Rechte ein kernreiches Plasmodium bildet, aus welchem stets neue Merocyten (durch Mitose) sich anlegen. So wenigstens fasse ich die Bilder auf, welche KOWALEVSKI giebt, und die vollständig mit denen des Salmen übereinstimmen. KOWALEVSKI fasst dagegen die Verhältnisse anders auf, obgleich es mir hier und dort nicht recht deutlich ist, wie er sich die Sache eigentlich vorstellt. Er sagt Folgendes: Was das zufließende Protoplasma selbst betrifft, so sammelt es sich unter der sich furchenden Keimscheibe immer fort. Anfangs bildet es hier eine kontinuierliche Lage, die in der schon beschriebenen Weise allmählich in die zweite, d. i. untere Schicht eines zweischichtigen Blastoderms zerlegt wird (vgl. seine Fig. 1 und 2). Das weiter zufließende Protoplasma sammelt sich nicht mehr zu einer kontinuierlichen Schicht, sondern nur stellenweise, Anfangs größere, dann kleinere Haufen bildend. Diese Haufen legen sich dann aber immer der Basis der einzelnen nachzufurchenden Zellen an. Bei der Abfurchung dieser Zellen wandeln sich allmählich die genannten Haufen zu zellenartigen Gebilden um, indem sie von jenen darüber liegenden, sich abtrennenden Zellen die Hälfte der sich dabei theilenden Kerne bekommen. In dieser Weise kommt es zur Bildung einer unterbrochenen Lage der Zellen, die dicht unterhalb der Blastodermbasis im Dotter eingebettet liegen, wie das z. B. auf Fig. 3 zu sehen ist. Jede dieser Zellen wird dann auch abgefurcht und in das Blastoderm aufgenommen. Bevor das aber geschieht, lagern sich diesen Zellen wieder neue Quantitäten von zugeflossenem Protoplasma, neue protoplasmatische Haufen an, welchen ihrerseits dann, bei der Abfurchung der darüber liegenden Zellen vorausgehenden Kerntheilung, eine Anzahl junger Kerne zukommt, und es entsteht wieder eine unterbrochene im Dotter liegende Zellenreihe (p. 446). Schließlich, so hebt er weiter hervor (p. 448), findet die Abfurchung der Entoblasten nicht mehr statt. Das Blastoderm erscheint an seiner Basis vollständig von dem darunter liegenden Eitheile getrennt. Das zuletzt gegen diese Basis zugeflossene Protoplasma bildet eine Reihe ganz dicht neben einander liegender Zellen, deren durch Anhäufung größerer Dotterpartikel zuvor so deutliche Grenzen jetzt nicht mehr zu unterscheiden sind. Es entsteht dadurch eine kontinuierliche protoplasmatische Schicht — ein vielkerniges Plas-

modium, das jetzt mit der ursprünglichen Entoblastrinde ein Continuum bildet. Mit dem Zusammenfließen der letzten Entoblastzellen zu einem Plasmodium gehen auch Veränderungen ihrer Kerne Hand in Hand, indem diese sich in ihrem Aussehen, besonders aber in ihrem Theilungsmodus merklich verändern. Das gesammte Plasmodium, welches keine zelligen Elemente mehr liefert, bezeichnet er als intermediäre Schicht (VAN BAMBEKE).

Wenn ich MIECZ. VON KOWALEWSKI recht verstanden habe, so leitet er die (freien) Kerne des Nahrungsdotters von den am animalen Pol gebildeten Keimzellen her. Wie dies aber mit der Furchung des Nahrungsdotters in Einklang zu bringen ist, ist mir nicht deutlich, beide Prozesse schließen, meiner Meinung nach, einander aus. Ich will noch erwähnen, dass das Plasmodium, welches nach KOWALEWSKI erst am Ende der Furchung entstehen soll, durch ihn schon mit aller Deutlichkeit bei Keimen abgebildet ist, die nur vier Zellen hoch sind (siehe seine Fig. 3). Der Mesoblast entsteht nach ihm durch Umfaltung (Einstülpung) des Keimblattrandes aus dem Epiblast und den Hypoblast leitet er von einigen Zellen ab, welche außerhalb des Umschlagsrandes, den das Blastoderm bei der Bildung des Mesoblast macht, am hinteren Blastodermrand liegen bleiben. Nach seinen Abbildungen zu urtheilen (siehe seine Figuren 15, 16, 19) hat sich der Mesoblast schon über eine sehr bedeutende Strecke entwickelt, wenn der Hypoblast sich erst anzulegen anfängt, was mit unserer heutigen Auffassung des mittleren Keimblattes schwer in Einklang zu bringen ist. Wenn ich mich also in mancher Beziehung den Resultaten von KOWALEWSKI nicht anschließen kann, so erkenne ich doch gern die großen Verdienste seiner Arbeit, aus welcher deutlich hervorgeht, dass der Nahrungsdotter der Knochenfische sich schon in sehr jungen Entwicklungsstadien furcht.

CUNNINGHAM (Nr. 8) hat lebende Eier einer Anzahl von Seefischen untersucht und glaubt ebenfalls die freien Kerne des Nahrungsdotters von den Randzellen des Blastoderms herleiten zu dürfen, eine Bestätigung also von der Periblastentheorie von AGASSIZ und WHITMAN. Später bildet der Periblast nach ihm, nach Herstellung des Darmrohres, einen Theil des splanchnopleuren Mesoblasten. Beide Ansichten sind meiner Meinung nach unvereinbar. Nicht dass ich die Möglichkeit bestreite, dass das die freien Kerne enthaltende Plasmodium des Nahrungsdotters Zellen liefert, welche sich unmittelbar an der Schließung des Urdarmes theiligen, wie BALFOUR (Nr. 2) dies auch von den Knorpelfischen angiebt, denn diese Angabe kann ich weder verneinen, noch bestätigen und es ist dies auch ungemein schwierig bei den Knochenfischen auszumachen, nur kann ich angeben, dass gerade unterhalb der Schließungsränder

des Urdarmes, zahlreiche freie Kerne in dem Nahrungsdotter angetroffen werden. Was ich aber bestreite, ist die Möglichkeit, dass die Kerne dieser Zellen auf die von AGASSIZ und WHITMAN beschriebene Weise entstehen und später einen so kräftigen Antheil an der Bildung des Embryo nehmen können, wie CUNNINGHAM dies beschreibt. Mit einer solchen Kraftverschwendung handelt die Natur doch nicht, dass sie abgefurchte Zellen erst mit einander verschmelzen und aus einem so entstandenen Plasmodium später wieder neue Zellgenerationen entstehen lässt.

Die Arbeit von KINGSLEY und CONN stand mir leider nicht zur Verfügung.

Was die drei Arbeiten von BROOK (Nr. 5, 6, 7) betrifft, so brauche ich auf seine beiden ersten (Nr. 5, 6) in Beziehung zu der Frage nach dem Ursprung der sogenannten freien Kerne des Nahrungsdotters hier nicht weiter einzugehen, indem er selbst in seiner dritten Arbeit seine frühere Bestätigung der Periblastentheorie von AGASSIZ und WHITMAN zurücknimmt. In dieser Arbeit (Nr. 7) giebt BROOK eine genaue Beschreibung des Furchungsprocesses des Heringseies und weist nach, dass die beiden ersten Furchungen meridional, die dritte äquatorial verläuft. »Having concluded,« so sagt er, »that the third furrow takes an equatorial direction in the herring ovum, it will be well to reflect on the significance of this fact. The main portion of the germinal protoplasm, which constitutes the archiblast, forms the animal pole of the egg, while the yolk, together with the residual protoplasm, is to be regarded as the vegetative pole. The animal pole at this stage consists of four segments or cells, while the whole of the vegetative pole has the value of one cell. The whole of the vegetative area may be compared to a gigantic fatcell in which the fat is replaced by food yolk. The function of the cortical protoplasm is to digest and absorb the food material as fresh nourishment is required by the growing organism. Having once grasped the significance of this point, the interpretation of future developmental phases does not present much difficulty.« Die vier am animalen Pol gelegenen Zellen nennt BROOK nun Archiblast, während er als Parablast die mehr oder weniger dicke Plasmaschicht des Nahrungsdotters bezeichnet, welche unter seinem Archiblast gelegen ist. About twenty-six hours after fertilisation — so theilt er weiter mit — the parablast appears beneath the archiblast (nachdem dieser schon aus einer großen Zahl Furchungskugeln besteht) as a thick layer of protoplasm which is undergoing division into cells. Da er nicht im Stande war, die Verhältnisse der Kerne bei den drei ersten Furchungen zu bestimmen, spricht er sich auch über den Ursprung seiner Parablastzellen nicht weiter aus. In einer Beziehung tritt nun in der Furchung des Heringseies ein bedeutender Unterschied auf mit der des

Salmen und des Goldfisches nach KOWALEWSKI. Bei den beiden letztgenannten furcht sich der Nahrungsdotter (d. h. die mehr oder weniger dicke Plasmaschicht, welche dem eigentlichen Nahrungsdotter aufliegt und vermittels zahlreicher Fortsätze mit diesem unmittelbar zusammenhängt) schon sehr frühzeitig, beim Hering nach Brook erst nach nahezu 26 Stunden. Aus der Beschreibung, welche der genannte Forscher über die Furchung des Nahrungsdotters (seines Parablast) jedoch giebt, scheint die Frage erlaubt, ob er vielleicht nicht die früheren Furchungen des Nahrungsdotters übersehen hat. So far as I can make out — so sagt er — there is no karyokinetic figure during this process of cell formation in the parablast, and each nucleus arises independently of its neighbour. Die Bildung der Merocyten ohne Mitose kommt beim Salmen, wie wir gesehen haben, erst in den späteren Entwicklungsstadien vor, während dieselben in den ersten Furchungsstadien unter indirekter Kerntheilung sich bilden. Die Abschnürung von Zellen aus dem Nahrungsdotter beim Hering ohne Mitose spricht für den Umstand, dass dies die später sich entwickelnden sind, während vielleicht die erst entstandenen, wie beim Salmen unter Mitose entstehen. Es möge dies nun sein, wie es wolle, so viel geht mit Bestimmtheit aus den Mittheilungen von Brook (Nr. 7) hervor, dass auch beim Hering der Nahrungsdotter sich furcht.

Und was die Anlage der Keimblätter betrifft, so theilt er darüber Folgendes mit: »The Archiblast in the herring, together with the cells derived from the parablast, prior to the formation of the segmentation-cavity, give rise to the epiblast. The vegetative pole then gives rise to the primitive hypoblast, which is in turn differentiated into the mesoblast and permanent hypoblast.«

Nach List (Nr. 16), dem wir Untersuchungen über die Entwicklung der Labriden verdanken, verläuft bei *Crenilabrus tinca* die erste Furche meridional, fast gleichzeitig mit dieser Hauptfurche konnte er das Auftreten der zweiten Furche beobachten, die äquatorial lag und zwar senkrecht zur ersten, während die dritte Furchungsebene wieder senkrecht auf die erste zu stehen kommt, demnach wieder eine meridionale ist. Wie nun bei diesen drei ersten Furchungen die Kerne der einzelnen Segmente sich verhalten, darüber theilt uns List gar nichts mit, denn trotz der Mühe, welche er sich gab, konnte er das Auftreten der Kernspindeln in der Keimsubstanz bei *Crenilabrus tinca* eben so wenig wie bei *Crenilabrus pavo* am lebenden Objekte beobachten. Das ist aber gerade der Angelpunkt, um welchen sich die ganze Frage über den Ursprung der (freien) Kerne des Nahrungsdotters dreht. Angenommen, dass nach List die zweite Furche eine äquatoriale ist (was aber nicht wahr-

scheinlich), dann müssen, bevor die dritte (eine zweite meridionale nach LIST) sich vollzieht, die zwei bei der ersten Meridionalfurche entstandenen Kerne sich äquatorial getheilt haben, sonst träte hier eine Zelltheilung ohne Kerntheilung auf. Mit der oben gedachten Theilung wäre dann auch zugleich der Ursprung der ersten (freien) Kerne des Nahrungsdotters gegeben. LIST scheint dies gar nicht gefühlt zu haben, sonst müsste es ihm doch selbst aufgefallen sein, dass die Erklärung, welche er von dem Ursprung der Kerne des Nahrungsdotters giebt, auf große Schwierigkeiten stößt. Ungefähr 7 Stunden nach der Befruchtung, so sagt er, kann man um den Blastodiskrand einen zwei bis drei Furchungszellen breiten Saum ungefurchter Keimsubstanz (intermediäre Schicht von KOWALEWSKI) beobachten. In dieser kann man nun helle, bläschenförmige Kerne auftreten sehen, die, wie eine genauere Beobachtung lehrt, von den Kernen der Randzellen des Blastodisks stammen.

Kernfiguren konnte er nicht auftreten sehen, wohl aber konnte er die Abschnürung der in die intermediäre Schicht rückenden Kerne von denjenigen der Randzellen des Blastodisks mit vollster Deutlichkeit beobachten. Die abgeschnürten Kerne liegen nach ihm Anfangs in einer Reihe in der Nähe des Blastodiskrandes von einander durch annähernd gleiche Zwischenräume, die etwa das Drei- bis Vierfache des Kerndurchmessers betragen, entfernt. Die Kerne vergrößern sich rasch und übertreffen dann an Größe diejenigen der Furchungszellen. So kann eine zweite, eine dritte und vierte Reihe beobachtet werden etc. Und die so entstandene Schicht, die LIST ebenfalls »Periblast« nennt, geht nun nach ihm zweifelsohne auch, wenn vielleicht auch nur zum Theil, in den Furchungsprocess ein; es findet, wie er sagt, also eine Art Nachfurchung statt. Leider, dass er nicht angiebt, was aus solchen sonderbar entstandenen Nachfurchungszellen wird. Schließlich stellt LIST das Vorkommen von Porenkanälchen in der Eihaut (Dotterhaut) bei den Knochenfischen in Abrede.

Der letzte Autor, den ich zu erwähnen habe, ist ZIEGLER (Nr. 23), der einfach die Resultate von AGASSIZ und WHITMAN annimmt, so dass ich von seiner Arbeit weiter nichts zu sagen habe.

Kurz nach dem Erscheinen meiner früheren Arbeit bestreitet RAUBER (Nr. 49) in seiner schon genannten Abhandlung die von mir damals vertretene Ansicht, das Plasmodium des Nahrungsdotters als Nichtkeim dem Keim gegenüber zu stellen. Dass ich nach einer Serie neuer Untersuchungen diese Ansicht fallen lasse und mich RAUBER in dieser Beziehung anschließe, brauche ich wohl nicht weiter aus einander zu setzen.

Schon in meiner vorigen Abhandlung habe ich die Arbeiten früherer

Autoren erwähnt; ich brauche dieselben hier also nicht wieder zu besprechen, aber hervorheben will ich doch, dass schon nach KUPFFER (Nr. 15), VAN BENEDEN (Nr. 4) und VAN BAMBEKE (Nr. 3) die die freien Kerne führende Schicht des Nahrungsdotters unmittelbar an der Bildung der Keimblätter sich theiligt.

---

Die oben mitgetheilten Untersuchungen stimmen der Hauptsache nach vollständig überein mit denen, zu welchen RÜCKERT (Nr. 20) bei den Knorpelfischen gekommen ist. Die sogenannten »Parablast«-Körper oder freien Kerne im Dotter der meroblastischen Eier, in casu quo der Selachier, sind nach ihm Furchungsprodukte, welche unter dem Einfluss des Nahrungsdotters eine sekundäre Modifikation erlitten haben. Sie entsprechen nämlich morphologisch nur einem Theil und zwar dem wesentlichen, protoplasmatischen Antheil der übrigen Furchungszellen und können daher unter der Bezeichnung Merocyten den letzteren (Holocysten) gegenübergestellt werden. Aus den Befunden in früheren Furchungsstadien von Torpedo darf man nach ihm schließen, dass sie durch die erste Äquatorialtheilung des sich furchenden Eies entstanden sind. Zunächst furcht sich die Keimscheibe, welche den animalen Furchungskugeln entspricht. Die Merocyten vermehren sich während dessen nur unbedeutend. Erst im Morulastadium der Keimscheibe nehmen sie erheblich an Zahl und Größe zu; ursprünglich am Rande der Keimscheibe gelegen, umwachsen sie dieselbe auch jetzt von unten. Zu dieser Zeit tritt zwischen der Morula des Keimes und dem unterliegenden, mit Merocyten erfüllten Dotter, also zwischen den animalen und den vegetativen Furchungsprodukten eine Blastulahöhle auf. Ihr Dach differenzirt sich zum Ektoblasten, ihr Boden liefert den Entoblasten. Die von den Merocyten gebildeten Embryonalzellen nämlich dringen aus dem Dotter in das Innere der Blastulahöhle ein und verdrängen deren Lumen. Die vorgedrungenen Zellen ordnen sich zu einem unteren Keimblatt, welches am Rande des Blastoderms durch Umschlag in das obere übergeht. Die den Merocyten entsprossenen Embryonalzellen können sich nach RÜCKERT am Aufbau sämtlicher Keimblätter theiligen. Bei den Selachiern nehmen sie einen nur untergeordneten Antheil an der Herstellung des Ektoblasten und müssen den vegetativen Furchungskugeln der holoblastischen Eier homolog erachtet werden.

---

Erweisen sich die beschriebenen Untersuchungen als richtig, so dürfte daraus hervorgehen, dass die Unterschiede in der Furchung des

holoblastischen und des meroblastischen Eies viel geringer sind als man bis jetzt geneigt ist anzunehmen, und dass bei beiden die Furchung nach demselben Typus sich vollzieht.

Leiden, Februar 1888.

### Verzeichnis der benutzten Litteratur.

- 1) A. AGASSIZ and C. O. WHITMAN, On the Development of some Pelagic Fish Eggs. Proc. of the American Academy of arts and sciences. Vol. XX. Boston 1885.
- 2) F. M. BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch fishes. London 1878.
- 3) CH. VAN BAMBEKE, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. in: Mém. cour. et des sav. étrangers p. p. l'Academie Royale de Belgique. T. XL. 1876.
- 4) E. VAN BENEDEN, Contribution à l'histoire du développement embryonnaire des Téléostéens. in: Bull. de l'Acad. Royale de Belgique. 2 Serie. T. XLIV. 1877.
- 5) G. BROOK, Prelim. Account of the Devel. of *Trachinus vipera*. in: Journal Linn. Society (Zoology). Vol. XVIII. 1884.
- 6) — On the Origin of the Hypoblast in Pelagic Teleostean Ova. in: Quart. Journal Microsc. Sc. 1885.
- 7) — The Formation of the Germinal layers in Teleostei. in: Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1886.
- 8) J. T. CUNNINGHAM, On the relations of the Yolk to the Gastrula in Teleosteans and in other Vertebrates Types. in: Quart. Journ. of Microsc. Sc. 1885.
- 9) W. FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882.
- 10) N. GORONOWITSCH, Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. X. 1885.
- 11) C. K. HOFFMANN, Zur Ontogenie der Knochenfische. in: Verh. der Konink. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. T. XXI. 1884.
- 12) J. JANOSIK, Partielle Furchung bei den Knochenfischen. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXIV. 1884.
- 13) KINGSLEY and CONN, Some observations on the Embryology of Teleosts. in: Mem. Boston Society Nat. Hist. Vol. III. 1883.
- 14) MIECZ. VON KOWALEWSKI, Über die ersten Entwicklungsprocesse der Knochenfische. in: Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886.
- 15) C. KUPFFER, Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. in: Arch. für mikr. Anatomie. Bd. IV. 1868.
- 16) J. H. LIST, Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. in: Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
- 17) E. PFLÜGER, Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. in: PFLÜGER'S Archiv für Physiologie. Bd. XXXII. 1883.

548 C. K. Hoffmann, Urspr. u. Bed. d. sog. »freien« Kerne im Nahrungs- d. bei d. Knochenfischen.

- 18) W. ROUX, Über die Zeit der Bestimmung der Haupttrichtungen des Froschem-  
bryo. Leipzig 1883.  
19) A. RAUBER, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. in: Morphol. Jahrbuch.  
Bd. VIII. 1883.  
20) J. RÜCKERT, Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.  
21) J. A. RYDER, A Contribution to the embryography of osseous fishes with special  
reference to the development of the Cod (*Gadus morrhua*). in: Annual  
Report of the Commissioner of Fish and Fisheries for 1882.  
22) K. F. WENCKEBACH, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. in:  
Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXVIII. 1886.  
23) E. ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. in: Archiv  
für mikr. Anatomie. Bd. XXX. 1887.

### Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<i>ch</i> , Chorda;	<i>hyp'</i> , Hypoblast (sekundärer);
<i>d</i> , Deckschicht;	<i>mes</i> , Mesoblast;
<i>ds</i> , Dotterschollen;	<i>m</i> , Merocyte;
<i>e</i> , Epiblast;	<i>n</i> , Nahrungsdotter;
<i>f</i> , Furchungshöhle (noch sehr wenig ent- wickelt);	1, erste Meridionalfurche;
<i>hyp</i> , Hypoblast (primärer);	2, zweite Meridionalfurche;
	3, erste Parallelfurche.

#### Tafel XXXV.

Fig. 1. Theil eines Horizontalschnittes durch den Keim eines Salmeies, acht Stunden nach der Befruchtung. Vergr. 160/1.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Keim mit zwei Furchungskugeln. Vergr. 50/1.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Keim mit vier Furchungskugeln. Vergr. 50/1.

Fig. 4. Achttheilung des Keimes. Vergr. 50/1.

Fig. 5. Querschnitt durch diesen Keim. Vergr. 50/1.

Fig. 6. Querschnitt durch einen anderen Keim aus demselben Entwicklungs-  
stadium. Vergr. 50/1.

Fig. 7. Sechstheilung des Keimes. Vergr. 50/1.

Fig. 8. Querschnitt durch diesen Keim. Vergr. 50/1.

Fig. 9. Querschnitt durch einen anderen Keim aus demselben Entwicklungs-  
stadium. Vergr. 50/1.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Keim mit neun äußerlich sichtbaren Fur-  
chungskugeln. *a, b, c, c', d, a', b', ca, c'a, d'*, siehe die Beschreibung.

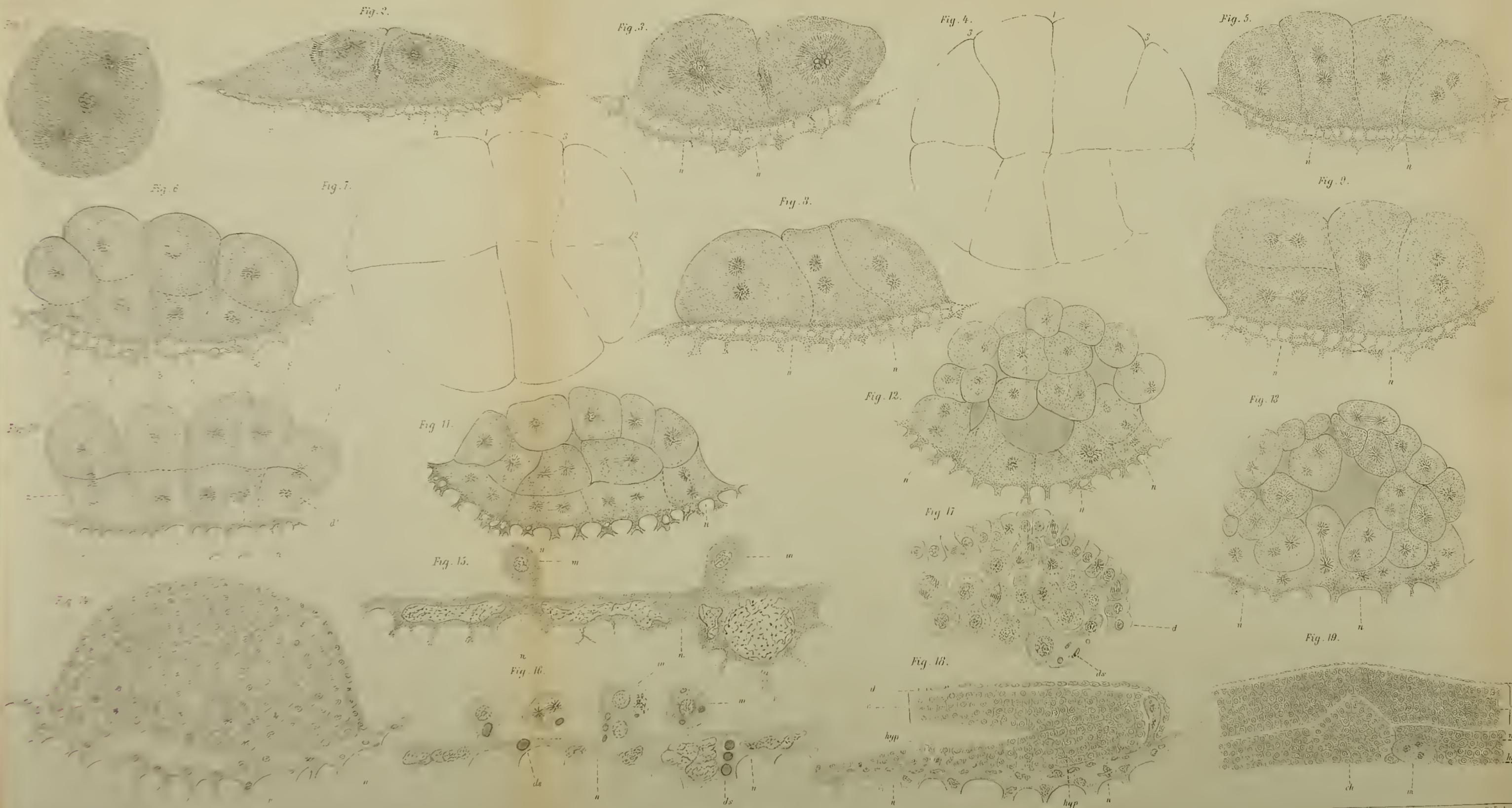
Fig. 11, 12, 13, 14. Querschnitte durch ältere Keime. Vergr. 50/1.

Fig. 15, 16. Theile von Querschnitten durch das Plasmodium des Nahrungs-  
dotters. Stark vergrößert.

Fig. 17. Querschnitt durch einen älteren Keim. Stark vergrößert.

Fig. 18. Querschnitt durch den (embryonalen) Randwulst. Vergr. 160/1.

Fig. 19. Querschnitt durch einen sehr jungen Embryo. Vergr. 160/1.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [46](#)

Autor(en)/Author(s): Hoffmann C. K.

Artikel/Article: [Über den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten "freien" Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen 517-548](#)