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

# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische,

von

**Dr. Hermann Aubert** in Breslau.

Mit Tafel XVIII.

## II.

## Die Entwicklung des Herzens und des Blutes im Hechteie.

Die Entwicklung des Herzens und des Blutes hat die Aufmerksamkeit der Embryologen immer in hohem Grade beschäftigt, indess gelang es erst *Vogt* (Embryologie des Salmones), die mit Postulaten und Beobachtungen vermengten Beschreibungen auf das zu reduciren, was die nüchterne Beobachtung lehrt. Da *Vogt* nur die Palee untersucht hat, so glaubte ich, dass eine Verfolgung dieser interessanten Vorgänge am Hecht und Barsch nicht ohne Nutzen sein würde, um so mehr, da nach *Vogt* Niemand die Entwicklungsgeschichte der Fische studirt hat. Ich habe daher schon vor zwei Jahren einen Theil meiner Beobachtungen in einer Gelegenheitschrift (Dissertatio ad impetrandam docendi veniam. Vratislaviae 1853) veröffentlicht, bin aber durch allerhand störende Verhältnisse verhindert worden, sie in deutscher Sprache und unter Beilegung von Abbildungen zu veröffentlichen. Ich halte letztere für unumgänglich nöthig bei Darstellungen aus der Entwicklungsgeschichte, und glaube, dass der Mangel derselben der Arbeit von *Lereboullet* über die Entwicklung des Hechtes (Annales des sciences, IV^me^ Série, Tom. I), die leider nur in so kurzen Aphorismen wiedergegeben ist, viel von ihrem Werthe raubt.

Die Durchsichtigkeit, Kleinheit und Beweglichkeit des Hechteies gestattet, wie dies schon aus *Vogt's* vortrefflichem Werke hervorgeht eine viel genauere und weiter zum Ursprunge zurückgehende Beobachtung der Herz- und Blutentwicklung, als es bei anderen Embryonen,

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


z. B. vom Hühnchen und Säugethieren möglich ist. Ein Blick auf die mühevollen Untersuchungen eines *Bischoff* und *Remak* beweist dies zur Genüge. Ein Hechtei lässt sich ohne Präparation, ohne Unterbrechung seiner Entwicklung von allen Seiten beobachten, und wenn man es, was natürlich für viele Verhältnisse nöthig ist, präparirt, so kann man sich vorher über seinen Entwicklungszustand hinlänglich unterrichten.

Das erste, was sich von dem Blutgefässsysteme bildet, ist nicht das Herz, sondern der Raum, in dem sich das Herz bilden soll, der spätere Herzbeutel.

Man sieht nämlich zuerst am dritten bis fünften Tage, zu der Zeit, wo der Embryo etwa zwei Drittheile des Dotters umwachsen hat, wo die Einstülpung der oberflächlichsten Zellenschicht des Embryo in die Ausstülpung des Gehirns, aus der später die Augen werden, begonnen hat, Fig. 1 (s. die Erklärung der Abbildungen); zur Zeit, wo das Ohr durch eine ovale Blase repräsentirt wird, wo sich etwa 20 Wirbelabtheilungen gebildet haben, die Schwanzfortsätze sich sehr zurückgebildet und die Schwanzspitze noch nicht frei ist, sondern an dem Dotter anliegt: zu dieser Zeit bemerkt man ein dunkle Stelle zwischen dem Embryo und dem Dotter, als ob sich der Embryo von dem Dotter abheben wollte, in der Mitte zwischen Auge und Ohr (Fig. 1 *h*). Der Dotter ist an dieser Stelle nicht eingedrückt, er ist noch ganz rund, und nur der Embryo hat sich erhoben. — Betrachtet man den Embryo von oben, so sieht man entsprechend zwei jetzt noch sehr unbedeutende Erhebungen sich gegen die Seite hin abflachen und findet diese Stelle etwas durchsichtiger.

In den nächsten 24 Stunden geschieht nun weiter nichts, als dass dieser Raum zwischen Dotter und Embryo sich allmählich vergrössert, theils durch eine stärkere Erhebung des Embryo, theils durch ein Zurückweichen des Dotters. Dieser Raum bekommt etwa die Gestalt zweier, mit ihren concaven Seiten zusammengelegter Uhrgläser, deren vorderer Rand die Anlage des Auges, deren hinterer die des Ohres begränzt. Da, wo die Schatten des Dotters und des Embryos nicht mehr stören, sieht man diesen jetzt hellen Raum mit Zellen erfüllt, die sehr durchsichtig sind, und nicht blos die Wände zu bekleiden, sondern den ganzen Raum auszufüllen scheinen. Von oben gesehen, erstrecken sich diese Zellen in einem seitlich etwas abgeplatteten Kreise, dessen Durchmesser die Entfernung zwischen Auge und Ohr ist, von dem Embryo her auf den Dotter und markiren sich sehr gut durch ihre Durchsichtigkeit und ihre trotzdem scharfen Contouren (s. Fig. 3 *p p*). Sie sind rund, nicht polygonal gegen einander abgeplattet, und daraus muss man schliessen, dass sich eine Intercellularsubstanz zwischen ihnen befindet. Diese Zellen sind grösser und durchsichtiger als die übrigen Zellen des Embryo, sie machen eine besondere Art von Zellen

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


aus. Da sie zuerst in der Mitte zwischen Embryo und Dotter entstehen, nicht von der Seite her wuchern, und also auch nicht als eine Einstülpung, als Umschlag der Hautschicht angesehen werden können, so spricht diese Bildung ganz für das von *v. Baer* statuirte und von fast allen späteren Beobachtern beibehaltene Gefässblatt, als der passendsten Bezeichnung eines durch Differentiation der Zellen entstehenden Systems im Embryo. — Die erwähnten Zellen sind mit Kernen versehen, die glatt sind, aber nur durch Essigsäure sichtbar gemacht werden können.

Schon gegen Ende dieser Zeit, also 20 Stunden nach dem ersten Auftreten des Gefässblattes bemerkt man in dem Winkel dieses Raumes am Ohre einen dunklen dreieckigen Körper, dessen freie, nach vorn gerichtete Seite von jenen Zellen begränzt oder überzogen wird. Er ist feinkörnig, ich habe ihn aber nicht isoliren können. Es ist das Herz, welches hier entsteht und sich in den nächsten Stunden schon so weit entwickelt, dass es aus seiner Lage als solches erkannt wird. (Wenige Stunden später beginnt es schon zu schlagen.) Der Raum erweitert sich sehr schnell, indem die Intercellularsubstanz besonders schnell zuzunehmen scheint. Ob sie jetzt schon flüssig ist, habe ich nicht erforschen können; ihre schnelle Zunahme jetzt und in den nächsten Stunden dürfte wohl dafür sprechen, da sich ja flüssige Zellenausscheidungen im Embryo wie im Erwachsenen viel schneller zu bilden pflegen, als festere. Es ist sonach vielleicht schon jetzt der Liquor pericardii vorhanden als Secret der Zellenauskleidung des Herzbeutels.

Die hellen Zellen liegen gedrängter an den Wandungen, als in der Mitte; der hintere Winkel erweitert sich nach hinten und wird weniger spitz, so dass jetzt auch die hintere Wand des Herzens sichtbar wird, die gleichfalls mit Zellen bekleidet ist. Das Herz erscheint jetzt als ein solider Cylinder, der hinten gegen das Ohr, vorn schräg gegen die Einsenkung des Dotters gerichtet ist. Durch das stärkere Zurückweichen des Dotters und die Abhebung und Krümmung des Embryo wird es bald darauf gerade gestreckt, so dass es die Richtung eines Dotterradius hat. Es ist gegen die Dotteroberfläche nicht scharf abgesetzt, sondern schmiegt sich demselben schon jetzt etwas an, wie Fig. 2 *h* zeigt. Die Zellen, welche es überkleiden, setzen sich auf den zurückweichenden Theil des Dotters fort. In der Zeichnung lässt sich das körperhafte dieser Bildung nicht so gut wiedergeben, als es sich in der Natur bei der Betrachtung von verschiedenen Seiten darstellt, denn dieser Uebergang der Herzbasis auf die Vertiefung des Dotters tritt auf allen Seiten deutlich hervor.

Das Herz wächst nun stärker in seiner Längenausdehnung, als sich Dotter und Embryo von einander entfernen, oder stärker, als sich der Herzbeutel ausdehnt. Daraus resultirt eine Krümmung desselben.

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


wie sie Fig. 4 zeigt. Zugleich ist seine Form nicht mehr die eines einfachen Cylinders: es hat etwa in der Mitte eine Einschnürung, von der ein dickerer becherförmiger Theil gegen den Dotter (Fig. 4 *h*), ein dünnerer cylinderförmiger Theil unter einem Winkel nach hinten, gegen die Ohrgegend gerichtet ist (Fig. 4 *h'*). Im Ganzen hat es also die Gestalt eines Pokals, dessen geschweifter Rand auf dem Dotter ruht, dessen Fuss nach hinten geknickt ist. Der erste grössere dieser Theile wird zum Ventrikel, der zweite zur Aortenzwiebel. Bald entsteht auch der Vorläufer des dritten Theiles, nämlich des Vorhofes, der in der Anlage schon vorhanden ist: es ist die Zellenschicht, welche von dem nach aussen umgebogenen Rande des Ventrikels sich auf den Dotter, wo er zurückgewichen ist, fortsetzt (Fig. 4 *h''*). Bevor er sich aber deutlich als eine besondere Membran, die von dem Dotter abgehoben ist, darstellt, macht sich im Ventrikel eine sehr wesentliche, wenn auch scheinbar nur kleine Erscheinung bemerkbar: man sieht einen Streifen in der Mitte desselben, eine Sonderung der Zellen des Herzens zur Bildung der Höhle in ihm. Diese Trennung der embryonalen Zellen des Herzens wird immer deutlicher, so dass man bald die Embryonalzellen, welche die Wandung dieses Spaltes bilden, erkennt.

Die Höhlenbildung erfolgt also in der Entwicklung des Herzbeutels, wie des Herzens in analoger Weise durch Bildung einer Intercellularsubstanz zwischen Zellen, die ursprünglich dicht an einander gränzen, aber durch jene immer mehr von einander entfernt werden, bis sie als Wandungen eines Hohlraumes, der keine Zellen enthält, angesprochen werden müssen.

Das Herz bewegt sich noch nicht; das ist indess nicht so leicht zu bestimmen, denn wenn man lange Zeit hindurch dieses Organ betrachtet, so ermüdet das Auge und spiegelt sich leicht eine Bewegung vor, wo auch keine da ist, und andererseits wird es zu abgespannt, um eine kleine Bewegung nicht zu übersehen; ich kann also nur sagen, dass es mir nicht möglich gewesen ist, zu der Zeit, wo sich eben ein Spalt im Herzen zeigt, eine Bewegung desselben zu sehen.

Meine Beobachtungen stehen in dieser Beziehung im Widerspruch mit denen von *Vogt* und von *Lereboullet*. Die aphoristische Beschreibung des Letztern lautet: Das Herz bewegt sich gleich, wenn es gebildet ist (dès qu'il est formé), sogar bevor es hohl geworden ist (Annales des sciences naturelles, 1854, Tom. I, pag. 268). Beide Ausdrücke sind zu unbestimmt. *Vogt* dagegen (l. c. pag. 185) drückt sich sehr klar und bestimmt aus, er hat 15 Contractionen in der Minute bemerkt zu einer Zeit, wo keine Höhle im Herzen war, sondern die Zellen überall gleichmässig angesammelt (partout accumulées de la même manière). Dergleichen kleine Verschiedenheiten mögen wohl von äusseren Dingen, wie Licht und Temperatur, die ja einen so

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



grossen Einfluss auf die Herzbewegung ausüben, abhängen. Ausserdem hat *Vogt* allerdings weniger Bewegungen in der Minute zuerst gesehen, als ich, und die wesentliche Erscheinung kann ich sicher bestätigen, dass Bewegungen des Herzens stattfinden, bevor das Herz eine eigentliche Höhle hat, also bevor an eine Circulation zu denken ist.

Ich habe nämlich sehr bald nachher, wo die inneren Herzwände noch sehr dicht an einander lagen, und zwar an einem kalten Morgen bei Sonnenaufgang, also nach einer für Bewegungen ungünstigen Zeit und Temperatur, die ersten Herzbewegungen wahrgenommen, und zwar 20 in der Minute. Sie hatten ganz den Charakter einer unbestimmten, zähen Bewegung, deren Direction nicht recht klar ist, und ich finde den Vergleich *Vogt's*, der diese Bewegung den Bewegungen der Muskelprimitivbündel an einem ausgerissenen Insectenfusse ähnlich findet, sehr glücklich gewählt. Bei aufmerksamer Beobachtung bemerkt man sehr bald nachher eine Richtung der Zusammenziehungen, und zwar vom Dottertheile des Ventrikels gegen den Embryo hin. Allmählich werden die Bewegungen unter zunehmender Erweiterung der Herzhöhle ergiebiger und häufiger. Schon eine Stunde später zählte ich 34, zwei Stunden später 55 Contractionen des Herzens in der Minute.

*Vogt* hat sich besondere Mühe gegeben, zu erfahren, in welcher Beziehung die Zellen des Herzens zu den Contractionen desselben stehen. Es muss dieses Factum, dass ein Organ, welches nur aus Zellen besteht, sich rythmisch zusammenzieht, Jedem auffallen, und *Wagner*, der es beim Hühnchen gleichfalls beobachtet hat, nennt es mit Recht ein «kolossales» Factum. Indess ist es auch mir nicht gelungen, zu sehen, was sich eigentlich zusammenzieht, trotzdem, dass ich es unter sehr günstigen Umständen untersucht habe. Es gelang mir nämlich, ein Herz herauszupräpariren und einige Stunden, während welcher seine Zusammenziehungen immer schwächer wurden, zu beobachten; dennoch kann ich nur so viel mit Gewissheit sagen, dass sich die äusserlichen Zellen nicht zusammenziehen; wie sich die Embryonalzellen der Herzwandungen verhalten weiss ich nicht, zweifle aber auch, dass die Contraction einer einzelnen Zelle, wenn sie sich zusammenzieht, noch gross genug ist, um bemerkt zu werden. *Lereboullet* hat sich daher ganz der Erscheinung entsprechend, aber vom rationellen Standpunkt allerdings etwas zu diplomatisch ausgedrückt, wenn er pag. 262, No. 45 sagt: La masse entière est contractile, mais les cellules qui la composent ne se contractent pas!

Inzwischen hat sich der Herzbeutel bedeutend vergrössert, und enthält jetzt, wo das Herz schlägt, jedenfalls eine leicht verschiebbare Masse, das heisst eine Flüssigkeit. Er ist sehr durchsichtig und gestattet daher sehr gut die Beobachtung des Herzens; es wird diese

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



auch dadurch beim Hechte erleichtert, dass sich bei ihm keine Hervorragungen des Dotters in der Herzgegend befinden.

Die weiteren Veränderungen des Herzens bis zur Circulation der Blutkörperchen sind in Betreff des Ventrikels nur graduell; die Höhle wird allmählich deutlicher und grösser, die Krümmung wird stärker, die Contractionen ergiebiger und häufiger. Es bildet sich ferner der Vorhof aus, indem die Membran, welche von dem becherförmigen Rande des Ventrikels ausgeht, sich immer mehr von dem Dotter entfernt, und dadurch ein neuer Raum zwischen ihr und der Dottereinsenkung gebildet wird, der Vorhofsraum, oder der dem Herzen zunächst liegende Theil der Sinus Cuverii. Denn eine Gränze zwischen der Stelle, in welcher später die Venen einmünden, und dem Vorhofe bildet sich erst lange nach dieser Zeit.

Wir müssen indess jetzt den zweiten Theil der Circulation betrachten, den passiven, nämlich die Entstehung des Blutes, und zwar zunächst die Entwicklung der Blutkörperchen. Der am meisten geeignete Ort für eine deutliche Beobachtung der Entstehung der Blutkörperchen ist die Oberfläche des Dotters, und zwar die unter dem Mikroskop scheinbar linke, also factisch rechte Oberfläche desselben. Der ganze Dotter ist bedeckt von den von *Vogt* beschriebenen Epithelialzellen, unter denen sich eine vor der Entstehung des Herzens schwer zu bemerkende Schicht findet, in der zur Zeit der Herzbildung kleine unregelmässig geformte Körper, von der Grösse eines Embryonalzellenkernes, auftreten (Fig. 4 *l*). Ich glaubte hier den Anfang der Blutkörperchenbildung zu sehen und *Lereboullet* mag auch wohl diese Körperchen gemeint haben, wenn er pag. 270, No. 3 sagt: Les premiers corpuscules sanguins sont petits, peu nombreux et de forme irrégulière. Aus diesen Körperchen werden aber, wie ich mich überzeugt habe, nicht Blutkörperchen, sondern es werden daraus die sternförmig verästelten Pigmentzellen, welche zu Anfang der Bluthewegung zwischen der Oberhaut und dem Bluthofe liegen. Die Membran aber, in der sie liegen, stellt die Bauchplatten oder Bauchdecken dar. Unter diesen, zwischen ihr und dem Dotter, bilden sich die Blutkörperchen (Fig. 4 *s*), und hier sieht man dieselben auch nachher, wo die Verhältnisse deutlicher sind, circuliren.

Hier bemerkte ich zuerst sehr kleine runde Körperchen, von den eben erwähnten verschieden, die schnell fast die Grösse der Embryonalzellen erreichten. Sie waren glatt, durchsichtig, ohne Kern; auch mit Essigsäure, die ich sehr verdünnt auf ein Ei in toto einwirken liess, konnte ich Kerne nicht sichtbar machen, während doch die Einwirkung der Essigsäure durch Trübung des ganzen Embryo sehr bald bemerkbar wurde. Diese Zellen lagen unbewegt über der ganzen rechten Dotterhälfte, bis zum Herzen hin, theils zu der Zeit, wo es Sförmig

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



gekrümmt war, ohne sich zu bewegen, theils während es sich schon kräftig contrahirte. Es vergingen sieben Stunden (an einem warmen Tage) zwischen dem Stadium, wo das Herz 20 Mal in der Minute schlug, und der Zeit, wo die ersten Blutkörperchen in das Herz eintraten.

Ich habe eben bemerkt, dass das Herz, als es anfing zu schlagen, einen Spalt in der Mitte zeigte; dieser hat sich während der Bildung der Blutkörperchen zu einer Höhle erweitert, die sich bei jedem Schlage des Herzens so bedeutend verengert und erweitert, dass es nicht nur deutlich, sondern auffallend ist. Ich hatte das Glück, meinem hochverehrten Lehrer und Freunde, Herrn Professor *v. Siebold*, diese merkwürdige Erscheinung zeigen zu können. An einer Circulation der Blutflüssigkeit ohne Blutkörperchenbewegung konnte nicht gezweifelt werden, indess machte mich Herr *v. Siebold* aufmerksam darauf, und suchte selbst nach, ob nicht vielleicht irgend welche kleine Partikelchen zu bemerken wären, die sich mit der Blutflüssigkeit bewegten, und so die Circulation des Serums auch sichtbar machten. Es gelang ihm indess nicht, dergleichen zu entdecken, und auch ich habe mich nachher vergeblich bemüht, etwas derartiges zu bemerken. Eine solche Beobachtung würde natürlich eine Strömung der Flüssigkeit des Blutes über allen Zweifel erheben. Da sie noch nicht gemacht ist, so kann ich nur meine Gründe für die Annahme derselben anführen. Zunächst muss vor der Bewegung der Blutkörperchen eine Flüssigkeit vorhanden sein, die mit der Zeit eine solche Intensität erlangt, dass sie Blutkörperchen fortschwemmen kann, denn ohne Flüssigkeit ist ja ihre Bewegung überhaupt nicht denkbar, und namentlich damit sie in Bewegung gesetzt werden, muss man eine vorher circulirende Flüssigkeit annehmen. Zweitens: wenn sich eine Höhle erweitert, was hier am Herzen augenscheinlich ist, so muss dieselbe von irgend etwas ausgefüllt werden, was leicht verschiebbar ist; es muss also der grösser werdende Raum des Ventrikels durch eine Flüssigkeit erfüllt werden, und diese ist eben die Blutflüssigkeit.

Eine solche Bewegung des Blutserums ohne Blutkügelchen ist von vorn herein nicht geradezu unwahrscheinlich; sie ist aber hier physikalisch zur Erklärung der Erscheinung gesondert, desshalb glaube ich, dass sie existirt.

Meine ganze Aufmerksamkeit war nun darauf gerichtet, die erste Bewegung der Blutkörperchen zu sehen; ich musste mehrere Stunden erwartungsvoll ungeduldig Achtung geben, und wählte zur Beobachtung die Blutkörperchen, die möglichst dicht an dem Herzen, vor dem Vorhofe lagen und trotz des Schattens der schiefen Ebene des Dotters noch deutlich waren.

Ich konnte erwarten, dass diese durch die Bewegungen des Herzens

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



zuerst würden losgerissen werden. Meine Geduld ist denn auch belohnt worden: ich habe mehrmals die ersten Blutkörperchen sich loslösen und in das Herz einpassiren sehen. Der Vorgang erfolgt in der Weise: die Contractionen des Herzens, die schon ganz lebhaft und ergiebig sind und 64—70 Mal in der Minute erfolgen, erweitern die Herzhöhle ansehnlich. Ein Blutkörperchen bewegt sich mit einem Male kaum in der Länge seines eigenen Durchmessers gegen das Herz hin; bei der Contraction des Ventrikels geht es aber wieder zurück; aufs Neue wird es gegen das Herz geschoben oder gezogen, geht aber nochmals zurück; dies wiederholt sich 4—6 Male; es nähert sich unterdessen immer mehr dem Herzen, und beschreibt, indem es nicht immer nach derselben Richtung hin, in der es gegen das Herz gegangen war, zurückgestossen wird, eine zickzackförmige Bahn. Endlich ist es dicht an dem Ventrikel; mit Rapidität geht es in denselben hinein, passirt ihn bei der nächsten Contraction und ist nun der Beobachtung entzogen, indem es in den Embryo, in die schon angelegte Aorta geht. Hier ist die Lage der Embryonalzellen, der Schatten des Dotters zu stark, als dass man das Blutkörperchen noch verfolgen könnte. Diesen ganzen Vorgang habe ich vor zwei Jahren drei Mal, in diesem Jahre zwei Mal beobachtet.

In den nächsten Stunden nimmt die Menge der bewegten Blutkörperchen nicht sehr zu, ja unter gewissen Umständen, die schon *Vogt* angegeben hat, bleibt Tage lang eine bedeutende Anämie. Die Bewegung derselben ist sehr langsam und ganz eigenthümlich. Noch immer machen die Blutkörperchen in dem *Cuvier*'schen Sinus eine während der Diastole gegen das Herz vorschreitende, während der Systole rückgängige Bewegung, so dass hier ein förmlicher Venenpuls existirt. Auf dem Dotter ist die Bewegung ziemlich gleichmässig, in der hintersten Gegend desselben aber auch mit der Systole pulsirend. Auch in der Aorta, noch mehr in den kleinen Kopfarterien, ist die Art der Blutbewegung bemerkenswerth. Wie an einem zur Stase neigenden Froschfusse erfolgt die Bewegung nicht continuirlich, mit jedesmaliger systolischer Beschleunigung, sondern in wirklichen Stössen; das Blut fliesst nicht, sondern wird gestossen, geschoben. Alle diese Erscheinungen sind leicht zu erklären. Die hin- und hergehende Bewegung in den Sinus Cuverii und im Vorhofe scheint daher zu rühren, dass bei jeder Systole des Ventrikels die an seinem untern Rande befestigten Membranen, welche den Vorhof repräsentiren, nach der Mitte zusammengezogen, und dadurch angespannt werden; dadurch wird also eine Compression des in ihnen befindlichen Blutes hervorgebracht, welches ausweichen muss, und dadurch eine rückgängige Bewegung erzeugt. Die stossweise Bewegung in der Aorta und den Kopfarterien ist eine Folge der geringen Elasticität der Gefässwandungen,

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


wenn solche überhaupt existiren, was nicht so leicht nachzuweisen sein dürfte. Es ist so gut, als ob das Blut in starren Röhren circulirte, eine Behauptung, die nach den *Volkmann*'schen und *Weber*'schen Erörterungen wohl nicht weiter zu beweisen ist. Indem die Blutkörperchen sehr langsam über den Dotter hinziehen, der grösste Theil derselben aber noch ruht, so bietet dies eine sehr gute Gelegenheit, sich von der Gleichheit der bewegten und unbewegten Blutkörperchen zu überzeugen, zwischen denen ich keine Verschiedenheit in Form, Grösse, Durchsichtigkeit habe finden können. Sie scheinen öfter anzustossen, indem ihr Lauf auf dem Dotter plötzlich angehalten wird, und dann langsam wieder beginnt, wobei man keine oder eine sehr geringe Abplattung bemerkt; sie nähern sich sehr der Kugelform, die später in die kreisformige Scheibe, und erst sehr spät in die elliptische Scheibe übergeht. Eine Färbung der Blutkörperchen ist noch nicht wahrzunehmen.

Die strömenden Blutkörperchen bekommen bald die Majorität über die ruhenden, die nach 48 Stunden nur noch in geringer Menge zu bemerken sind, ausser in einer ganz andern Form, die ich als pathologisch auffassen muss. Man sieht nun deutlich den Strom durch die Aorta gehen bis zum Ende des Dotters, bald darauf schon bis zum After, hier umkehren, ohne alle Verzweigung und über den Dotter zum Herzen zurückkehren.

Kurz zusammengefasst ist also die Blutbildung die: es bilden sich Zellen, in denen anfangs kein Kern nachzuweisen ist, welche durch die Herzbewegungen und die Blutflüssigkeit losgespült werden, sich vermehren, ohne dass ein bestimmter Heerd der Blutbildung anzugeben ist, deutliche Kerne bekommen, sich abplatten und so einen vollständigen lebhaften Kreislauf bilden.

Es fragt sich nun: wo bilden sich die Blutkörperchen? wo und wie vermehren sie sich?

Auf die erste Frage antworte ich mit *Vogt:* überall, wo sich Gefässe bilden sollen, machen sich hie und da Zellen los, und werden von dem Strome mitgeführt (pag. 201). Es bilden sich nicht blos auf dem Dotter die Zellen des Blutes, sondern auch in dem Herzen, in der Aorta, in den Venen, in den Kiemenarterien u. s. w. Alles diess hat auch *Vogt* gesehen, aber trotz seines allgemeinen Satzes anders gedeutet, indem er die Anhäufungen der Blutkörperchen als Blutbildungsheerde ansieht, und so eine doppelte Art von Blutbildung statuirt, was, wie ich glaube, die Erscheinungen nicht fordern.

Erstens erwähnt *Vogt* Zellen in dem Herzen, die hin und her geschoben werden, ohne von der Stelle zu kommen (pag. 188), und betrachtet sie (pag. 201) als Zellen, welche von der innern Wand des Herzens losgerissen sind und durch die Contractionen des Herzens hin

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



und her bewegt werden, bevor eine Circulation stattfindet. Diese Zellen habe auch ich gesehen (Fig. 4 bei *h*), glaube aber nicht, dass sie frei flottiren, noch dass sie die ersten sind, die den Blutlauf beginnen; dass sie vielmehr an der Wand des Herzens festsitzen und nur durch eine optische Täuschung frei zu liegen scheinen, denn man bemerkt sie noch, nachdem die ersten Blutkörperchen von der Dotteroberfläche das Herz passirt haben. Die Täuschung entsteht dadurch, dass das Herz sich (bei seitlicher Lage des Embryo) nicht blos von vorn nach hinten, sondern auch von oben nach unten zusammenzieht; dadurch kommt die untere mit Zellen bekleidete Innenwand des Ventrikels bald in den Focus, bald (bei der Dilatation) liegt sie unter demselben, so dass die Zellen undeutlich werden: so hat es den Anschein, als ob freie Zellen hin und her bewegt würden. Später aber erscheinen die Herzwände nicht mehr höckerig (tuberculenses *Vogt*), sondern glatt; es müssen also wohl durch den Blutlauf diese Zellen entfernt werden.

Ferner muss etwas Aehnliches in der Aorta-Anlage vorgehen. Man erkennt diese schon zu der Zeit, wo das Herz noch nicht schlägt, angedeutet; nämlich erstens an einem Ringe, der sich an der Gränze des Bulbus aortae und des Embryos markirt (Fig. 4 *h'*), zweitens als einen durchsichtigen Streifen dicht unter der Chorda dorsalis; es mag dieser dadurch entstehen, dass sich hier, wie in dem Herzen, eine mit Intercellularsubstanz gefüllte Höhle bildet, welcher durchsichtiger ist als das umgränzende Zellenparenchym des Embryos.

Desgleichen sieht man da, wo die Aorta in die Dottervene, noch besser da, wo sie in die Schwanzvene umbiegt, die Begränzungen des Blutstromes sehr unregelmässig, wie zernagt, und sehr oft hinter dieser Umbiegungsstelle einen dreieckigen, mit der Spitze nach dem Schwanzende gekehrten Raum, in dem Zellen hin und her, auf und ab getrieben werden (Fig. 5 *h'*), bis einzelne dieser Zellen in den Blutstrom gelangen und in dieser Weise eine immer weiter nach hinten gehende Minirung des Parenchyms hervorgebracht wird; auf diese Art verlängert sich zugleich die Aorta nach hinten.

Endlich hat *Vogt* gesehen (pag. 209), und ganz dasselbe habe ich gesehen, dass an einem Kiemenbogen (bei *Vogt* war es der fünfte, bei mir der zweite) eine Reihe von Blutzellen lag, die sich nicht bewegten; da in dem ersten Kiemengefässe das Blut schon circulirte, so konnte ich erwarten, dass es auch hier bald geschehen würde, und bald bemerkte ich auch ein Hin- und Herschwanken der Zellen, wie in einem Froschfusse, wo sich die Circulation wieder herzustellen anfängt, bis eine fortschreitende Bewegung mit intercurrirenden Rückbewegungen anfing und, nach kaum einer Stunde seit den ersten Schwankungen, der Blutstrom durchging. Die Beobachtung wird leider öfter

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



durch die Bewegungen des Embryo, die mit den Bewegungen des Herzens gleichzeitig aufzutreten pflegen, gestört, so dass grosse Geduld dazu erforderlich ist. Die Embryonen lagen übrigens länger ruhig, wenn sie reichlich mit Wasser umgeben waren, als wenn sich nur wenig Flüssigkeit in dem Schälchen befand.

Alle diese Beobachtungen können wohl kaum einen bessern Ausdruck finden, als den oben angeführten von *Vogt*, dass überall, wo sich Gefässe bilden sollen, auch Zellen entstehen, die losgerissen werden.

Sind diese Zellen Embryonalzellen oder wirkliche Blutzellen?

Dass es wirkliche differenzirte Blutzellen sind, dafür spricht theils ihre Form, theils die theoretische Betrachtung. Die Blutzellen des Dotters, der Aortagränze, der Kiemenarterie sind anders, als die Embryonalzellen. Sie sind glatt, scheinbar ohne Kern, ohne irgend einen körnigen Inhalt, und brechen das Licht etwas stärker, was wohl auf eine dickere Membran, als die der Embryonalzellen ist, hinweist; ferner sind sie in den Kiemenarterien gewiss als differenzirt anzusehen, weil zu dieser Zeit auch die übrigen Gewebe schon differenzirt, also eigentliche Embryonalzellen, wenigstens in dieser Gegend gar nicht vorhanden sind. Theoretischerseits ist zu berücksichtigen, dass überall, wo Blutzellen entstehen, auch Blutflüssigkeit entsteht; wenn sich nun nicht nachweisen lässt, dass die Blutflüssigkeit das Secret der Blutkörperchen ist, so muss man doch jedenfalls eine eigenthümliche Thätigkeit gewisser Zellen voraussetzen, die an bestimmten Stellen Blutserum secerniren, und wenn man dies annehmen muss, so wird es der einfachste und natürlichste Schluss sein, dass mit der Bildung der Blutflüssigkeit die Bildung der eigentlichen Blutzellen Hand in Hand geht. Endlich spricht dafür die bald folgende Abplattung der Blutzellen, eine Differentiationserscheinung, welche auf schon vorher bestehende, Zellenunterschiede hinweist.

Die Frage wo und wie sich die Blutkörperchen vermehren, ist von *Vogt* dahin beantwortet worden, dass sich auf dem Dotter ein specieller Heerd für die Blutentwicklung bildete, wesshalb er eine couche hématogène auf dem Dotter statuirt. Er bringt damit die Erscheinung in Verbindung, dass sich mitunter auf dem Dotter, namentlich in der Nähe des *Cuvier*'schen Sinus, Massen von Blutkörperchen anhäuften, von den Haufen losgerissen und in die Circulation gebracht wurden. Diese Anhäufungen von Blutmassen glaube ich indess nur für ein pathologisches Phänomen halten zu können. Erstens sind diese Blutanhäufungen durchaus nicht Regel. Bei den meisten Embryonen findet sich nichts davon; für diese müsste also jedenfalls eine andere Vermehrungsmethode statuirt werden. Zweitens sind alle Embryonen, bei denen solche Anhäufungen von Blutkörperchen stattfanden, durch Verstopfung des Herzens, durch Embolie zu Grunde gegangen. Diese

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



Embolie hat theils ein pathologisches Interesse, theils ist sie in mancher Beziehung für unsere Embryonen wichtig, wesshalb ich das, was ich davon gesehen habe, ausführlich erörtern muss.

Bei einem sehr blutreichen Embryo, den ich als Beispiel wähle, hatte sich schon am zweiten Tage der Blutcirculation eine eingesunkene Stelle an der äussern Dotterseite gebildet, die durch ihre rothe Färbung dem unbewaffneten Auge bemerkbar war. Dies ist also ein Beweis, dass das Blut schon sehr früh roth ist, was nur wegen der Vertheilung desselben in normalen Verhältnissen der Beobachtung entgeht. Einen Theil davon fand ich am nächsten Tage in dem obern Sinus Cuverii, der indess davon nur so weit verstopft wurde, dass das Blut noch immer in Menge circuliren konnte. Er nahm schnell an Umfang zu und der Sinus dehnte sich beträchtlich aus. Die Bewegungen des Herzens dauerten indess ungestört fort, ich zählte deren 100—120 in der Minute. Plötzlich gerieth ein Stück davon in den Ventrikel, der davon aber nicht total verstopft wurde, so dass immer noch 4—5 Blutkörperchen bei jeder Diastole in das Herz gelangten. Dies dauerte aber nur einen Tag; da war das Herz ganz undurchgänglich, der Bulbus aortae war ganz leer, die Aorta gleichfalls. Alles Blut hatte sich in den Sinus Cuverii angehäuft, die stark ausgedehnt waren und auch auf dem Dotter war nur wenig Blut. Die Blutmassen in den Sinus Cuverii wurden hin- und herbewegt, ohne von der Stelle zu kommen, und jegliche Circulation hatte aufgehört. Trotzdem schlug das Herz mit seinem Pfropf ungestört fort, und zwar noch 10 Tage lang, eine Erweiterung und Verengerung war aber an ihm nicht zu bemerken; es ging nur auf und ab gegen den Dotter und nach unten; acht Tage vergangen, ohne dass sich in der Entwicklung Störungen gezeigt hätten; kein Organ blieb zurück. In den beiden letzten Tagen aber, wo die gesunden Embryonen lebhaft umherschwammen, lag dieses Individuum still und war nur noch durch Berührung zu kleinen Bewegungen zu veranlassen. Die Herzschläge waren seltener, hörten am letzten Tage ganz auf, und Bewegungen zeigten sich nur als kurze Zuckungen, die endlich auch nicht mehr durch Berührung hervorzurufen waren. Da der Herzschlag aufgehört hatte, so glaubte ich ihn für todt ansehen zu können, und secirte ihn am Morgen des elften Tages; hierbei machte der junge Fisch aber starke Bewegungen, die sich bei verschiedenen Schnitten wiederholten. Schwerlich hätte sich dieses Thier wohl wieder erholt; indess verwahrte ich doch einige andere Embryonen, die an Embolie litten, noch einige Tage nach Aufhören des Herzschlages, an denen sich denn auch bald der berüchtigte Schimmel als Todeszeichen in Masse einfand.

Ich glaube demnach, dass die Anhäufung von Blutzellen nicht als ein normaler Zustand zu betrachten ist, dass er also auch mit der

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


Blutbildung überhaupt nicht in Verbindung gebracht werden darf. Es sind also auch diese Blutanhäufungen nichts weniger als Heerde für die Entwicklung der Blutzellen. Fällt damit aber überhaupt die Ansicht, dass die Dotteroberfläche Bildungsstätte der Blutkörperchen ist? Gewiss nicht. Der Beweis für dieselbe würde sein, wenn man immer noch ruhende Blutkörperchen auf dem Dotter fände, die später mitgerissen in die Circulation gelangten. In der That sieht man auch bei voller, lebhafter Blutbewegung immer einzelne ruhende Zellen auf dem Dotter; indess habe ich nicht gesehen, dass sie fortgerissen worden wären. Es würde eine definitive Entscheidung mehrere Tage angestrengter Aufmerksamkeit auf diesen einen Punkt erfordern, wozu mir bei dem vielen übrigen, was mein Interesse in Anspruch nahm, nicht Zeit geblieben ist.

Untersuchen wir, wie sich sonst die Blutkörperchen vermehren können, so kann es eine Theilung derselben sein, wie sie von *Remak* (Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, p. 22, Fig. 35, Taf. III) beim Hühnchen, und von *Kölliker* bei Säugethierembryonen beobachtet worden ist. Leider ist es mir nicht geglückt, bei den Fischen sich theilende Blutkörperchen zu beobachten. Ich will damit durchaus nicht die Beobachtungen *Remak's* und *Kölliker's* in Frage stellen, da ja beim Hühnchen die Blutvermehrung viel schneller und auch in anderer Weise erfolgt als bei den Fischen. Wenn daher auch bei den Fischen eine Theilung der Blutkörperchen erfolgt, so werden es immer nur wenige sein, und es werden daher lange Untersuchungen oder besonderes Glück dazu gehören, um sie zu constatiren.

Eine Vermehrung der Blutzellen muss aber durch das weitere Fortschreiten der Blutraumbildung herbeigeführt werden. So gut, wie sich Blutzellen auf dem Dotter, in dem Herzen, an der Aortenmündung, in den Kiemenarterien bilden, und zuerst ruhen, später aber in die Blutströmung aufgenommen werden, so werden sich ohne Zweifel auch in den Aesten der Aorta, den Wirbelarterien und ihren Venen u. s. w. Blutkörperchen zuerst ruhend vorfinden, die nachher in die bewegte Blutmasse mit eintreten. Dadurch wird jedenfalls eine absolute Vermehrung des Blutes stattfinden müssen, die Quantität des Blutes wird aber proportional zu dem Blutraume bleiben. Denken wir uns den einfachsten Fall: die Geschwindigkeit des Blutes wäre in allen Theilen des Blutraumes gleich. Es wird alsdann das Blut aus der Aorta über den Dotter strömen müssen; ebenso wird das Blut aus den Verzweigungen der Aorta über den Dotter zu dem Sinus Cuverii und dem Herzen zurückkehren müssen. Nehmen wir an, dass in einer Minute 100 Blutkörperchen über den Dotter strömen, welche aus der Aorta kommen, und dass 100 Blutkörperchen in derselben Zeit aus den Verzweigungen derselben kommen, so müssen in einer Minute 200 Blut-

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



körperchen über den Dotter strömen. Es wird also die Menge des Blutes auf dem Dotter vermehrt erscheinen um das Doppelte. Unser Fall ist aber complicirter. Die Bewegung des Blutes ist nicht überall gleich. Es strömt viel schneller in den Arterien, als in den Venen, oder als auf dem Dotter. Setzen wir die Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien noch einmal so gross als die in der Dottervene, so werden ungefähr 30 zu derselben Zeit in der Aorta sein, wo 70 auf der Dotteroberfläche und in den venösen Sinus sind; ebenso werden etwa 30 in den Zweigen der Aorta und die übrigen 70 auch auf dem Dotter sein. Die Vermehrung des Blutes auf dem Dotter wird also nicht in einfacher Proportion zu der Vermehrung des Blutes zunehmen, sondern die grösste Menge des hinzukommenden Blutes wird auf dem Dotter sein, also in steigendem Verhältnisse zuzunehmen scheinen, wenn man nur den Dotter berücksichtigt.

Diese Betrachtung wirft ein ganz anderes Licht auf die Vermehrung der Blutkörperchen im Embryo, und ich glaube, dass sie die Zunahme des Blutes theilweise erklärt. Rechnet man dazu noch die Blutkörperchen, die wahrscheinlich auf dem Dotter neu gebildet werden, während das Blut circulirt, so wird eine Vermehrung durch Theilung der Blutkörperchen kaum ein Postulat sein, und wenigstens erklären, dass es schwer sein wird, sich theilende Zellen zu finden. Man vergleiche damit das, was *Remak* (a. a. O. pag. 157) darüber sagt.

Ich muss noch einmal auf die Anhäufungen der Blutkörperchen zurückkommen. Es muss im Blute eine Substanz sein, wodurch eine Zusammenballung der Blutkörperchen in der oben beschriebenen Art hervorgebracht wird, und es musste wahrscheinlich sein, dass dies Faserstoff sei. Bei einem Embryo, wo seit zwei Tagen Blut circulirte, welches ich durch Abschneiden des Schwanzes ohne Verletzung des Dotters herauslaufen liess, sah ich auch mehrere Blutklumpen, d. h. zusammenhängende Blutkörperchenhaufen, welche eine faserige Masse zwischen sich hatten; es ist also schon in dieser frühen Zeit Faserstoff im Blute vorhanden. Jod liess denselben noch deutlicher hervortreten.

*Lereboullet* hat den Satz aufgestellt, dass das Blutnetz des Dotters der erste specielle Apparat sei, vorher aber die Athmung allgemein sei. Während ich mit dem letzten Satze ganz einverstanden bin, glaube ich den ersten beschränken zu müssen. Allerdings hat es den Anschein, als müsste eine an der Oberfläche verlaufende Circulation sehr geeignet sein, als Respirationswerkzeug zu dienen; ausserdem entwickeln sich die Kiemenarterien zu der Zeit, wo die Circulation auf dem Dotter beschränkt wird, indess fehlen doch zur Annahme einer wirklichen Respiration mehrere wichtige Anhaltspunkte. Erstens ist keine Veränderung der Blutkörperchen in ihrer Färbung zu bemerken,

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



was doch eintreten müsste bei einer Respiration; zweitens entwickelt sich der Blutumlauf durch die Kiemenstrahlen erst zu einer Zeit, wo nur noch wenig Blut über den Dotter strömt, es müsste also dazwischen eine Zeit sehr mangelhafter Respiration stattfinden, in der Zeit, wo das Gefässnetz des Dotters beschränkt ist und noch keine Kiemencirculation stattfindet. Drittens haben wir gesehen, dass die Fische mit Embolie sich auch ohne Blutumlauf ganz normal bis zu einer gewissen Zeit entwickeln, in der eben die Respiration durch die Kiemen würde angefangen haben; die Dotterrespiration kann also nicht sehr wesentlich sein, allerwenigstens würde man ein Fortbestehen der allgemeinen Hautrespiration auch noch zu der Zeit als den wesentlichen Theil der Athmung betrachten müssen, wo sich schon ein Blutstrom auf dem Dotter gebildet hat. Endlich spricht gegen *Lereboullet's* Hypothese der Umstand, dass zur Zeit des Dotterblutlaufes noch keine Capillargefässe gebildet sind, und die Circulation im Embryo überhaupt sehr mangelhaft ist. Ist es die Bedeutung der Respiration, den Organen Sauerstoff zuzuführen, und die in ihnen gebildete Kohlensäure zu entfernen, so würde bei der geringen Gefässverbreitung im Embryo dieser Zweck nur sehr unvollkommen erreicht werden, während die Hautoberfläche viel mehr geeignet sein würde, diesen Vorgang zu vermitteln.

Zunächst muss ich aber beschreiben, wie das Blut über den Dotter strömt. Die Abbildung eines eben ausgeschlüpften Fisches (Fig. 5) möge die Beschreibung der jetzigen Conformation der Theile ergänzen. Die Form des Herzens ist die von *Vogt* beschriebene eines doppelt gekrümmten S, welches, von der rechten Seite gesehen, als ein auf dem Dotter ruhendes S, von vorn als ein mit seinem obern Bogen nach links gerichtetes, also nicht verkehrtes S erscheint, von hinten oder oben als ein gerader, nach rechts gerichteter Körper wahrgenommen wird. Die Höhle des Ventrikels ist bedeutend, die Abschnürung zwischen Ventrikel und Aorta viel stärker geworden, und auch die Abschnürung des Ventrikels gegen den Vorhof ist angedeutet. Der Ventrikel hat nicht mehr die Richtung eines Dotterradius, sondern er ist vielmehr nach hinten gerichtet. Von dem Rande des Ventrikels beginnt der Vorhof, d. h. eine Membran, welche von der Brustflosse oder dem hintern Ende des Herzbeutels bis in die vordere Gränze desselben (*d*) bis zur Gegend des Auges reicht. Dieser Vorhofsraum wird auf der andern Seite durch den Dotter begränzt (Fig. 5 bei *f*); er geht ohne weiteres in die Sinus Cuverii über, von denen der eine bei *d*, der andere bei *e* liegt; zwischen beiden ist aber noch keine Scheidung auf der Dotterkante *f*, vielmehr strömt das Blut in der ganzen Breite des Herzbeutels von *d* bis *e* dem Herzen zu.

Dieselbe Breite des Blutstromes findet sich auf dem ganzen Dotter,

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



und zwar auf seiner rechten Hälfte von dem freien Rande desselben (*b*) bis zu der Gränze zwischen Dotter und Embryo; der Dotter wirft hier einen so starken Schatten, dass die Gränze nicht näher zu bestimmen ist, und eine besondere Gränzmembran ist weder hier, noch auf der freien Seite des Dotters zu demonstriren. Den übrigen Blutumlauf zeigt die Figur zur Genüge. Eine Frage, die mich nun sehr beschäftigt hat, ist die, ob das Blut über den Dotter in Gefässen strömt, oder ob nur die Gränzwandungen an dem freien und dem embryonalen Dotterrande die Gefässwandungen dieses breiten Flussbettes darstellen. *Lereboullet* pag. 20) sagt: la circulation et d'abord diffuse, womit er ohne Zweifel den Mangel von Gefässwänden bezeichnen will. *Vogt* dagegen beschreibt eine wirkliche Area vasculosa pag. 205 und bildet sie Fig. 142 ab. Die Erscheinung ist folgende: Man sieht in der ersten Zeit, wo nur wenige Blutkörperchen strömen, dieselben in allen Richtungen über den Dotter treiben, zwischen den ruhenden hindurch, die dann gelegentlich auch mit losgerissen werden. Sie gehen aber selten in gleichmässiger Bewegung über den Dotter, sondern werden oft mit einem Male angehalten, und gehen dann langsam weiter. Ich glaubte dieses Anhalten so deuten zu müssen, dass sie an nicht sichtbaren Zwischenwänden anstiessen, und dann mit veränderter Direction weiter strömten. Indess sah ich oft da, wo ich eine Wand vermuthete, ein anderes Blutkörperchen ohne Anstoss passiren, musste also die Annahme einer Wand wieder aufgeben. — Später wird der Strom viel lebhafter, es geht eine grosse Menge von Blutkörperchen über den Dotter, und nun kann man sehen, wie dieselben allenthalben in gleichmässigem Strome über den Dotter hingleiten. Nirgends ist ein Hinderniss in ihrem Laufe, während sie doch nicht in einer einzigen Richtung gehen, sondern von verschiedenen höher und tiefer gelegenen Abschnitten des Embryo zusammenströmen. Ich glaube demnach behaupten zu müssen, dass keine Zwischenwände in der Blutbahn auf der rechten Dotteroberfläche existiren, sondern dass das Blut in diesem Raume wie in einem grossen, weiten Flussbette strömt. Ich hatte die Ehre, auch diese Erscheinung Herrn Prof. *v. Siebold* zeigen zu können (Fig. 5 *a*).

Da indess diese Erscheinung sehr auffallend ist und *Remak* angibt, dass beim Hühnchen die Zwischenwände des Bluthofes (a. a. O. pag. 13) sehr fein seien, auch *Vogt* ein förmliches Gefässnetz bei der Palee beschreibt, so glaubte ich zwei so ausgezeichneten Beobachtern gegenüber mir alle Mühe geben zu müssen, Wandungen, wenn sie da wären, nachzuweisen, indess bin ich nicht so glücklich gewesen, dergleichen zu erkennen. Chemische Mittel, die den Embryo tödten, darf man nicht anwenden, denn eine dadurch erfolgende Gerinnung des Blutes bringt Faserstofflamellen hervor, die den Schein von Gefässwänden

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



erborgen können. Es blieben also nur physikalische Mittel: starke Vergrösserungen, die nichts erkennen liessen, und matte Beleuchtung, die auch nichts erkennen liess, endlich schiefe Beleuchtung, die desgleichen nichts erkennen liess.

Später, am dritten bis fünften Tage nach Beginn der ersten Circulation, fangen sich unregelmässige Zwischenräume auf diesem Bluthofe zu bilden an, die zwar gegen das strömende Blut scharf abgegränzt sind, aber keine Membran erkennen lassen; auch ihre histologische Beschaffenheit habe ich nicht ermitteln können. Man sieht nur, dass an einer zuerst sehr beschränkten Stelle, die meist in der Gegend liegt, wo der Blutstrom sich auf dem Dotter stark verbreitert (Fig. 6 *a'*), keine Blutkörperchen strömen, und dieser Fleck erscheint heller. Diese Stelle vergrössert sich allmählich, es bilden sich anderswo neue, und endlich ist eine Circulationverästelung da, wie sie Fig. 6 (*a a*) zeigt. Ob diese Inseln durch einen Niederschlag des Blutes oder durch Bildung von Zellen, die sich durch den Blutstrom nicht lösen (und dann freilich sehr durchsichtig sein müssten), hervorgebracht wird, oder ob die Menge des Blutes nicht mehr ausreicht, um den ganzen Raum zu überfluthen, und dadurch ein Aneinanderkleben der obern und untern Wand ermöglicht wird, kann ich nicht entscheiden. Dass eine geringere Intensität des Blutstromes zu dieser Zeit eintritt, lässt sich aber aus der jetzt erfolgenden Bildung des Darm-, Leber- und Kiemenkreislaufes, die eine verhältnissmässig grosse Menge Blut dem Dotterhofe entziehen, wahrscheinlich machen, und das würde natürlich eine theilweise Obliteration des Strombettes begünstigen, ebenso wie die Abzweigung eines Stromarmes, die Bildung von Sandbänken in dem alten Strome herbeiführt.

Eine andere Frage, die sich mir aufgedrängt hat, ist die, ob das Herz saugt? Um diese Frage zu entscheiden, werden wir den Blutlauf mit Rücksicht auf seine Geschwindigkeit in den verschiedenen Abschnitten zu prüfen haben, um daraus die Druckverhältnisse in denselben erschliessen zu können.

Am schnellsten strömen die Blutkörperchen in dem Ventrikel, in den sie mit grosser Geschwindigkeit einpassiren; sehr schnell strömen sie ferner in der Aorta, ihren Nebenzweigen und in den zurückführenden Venen bis zum Dotter; hier auf dem Dotter, gegen die Mitte hin, wird die Strömung viel langsamer, und sie nimmt an Langsamkeit zu, je näher sie dem Herzen ist. Dicht vor der Einmündung in den Vorhof und in den Sinus Cuvieri wird sie so langsam und es findet zugleich eine so massenhafte Bluthäufung statt, dass kaum eine Bewegung der einzelnen Blutkörperchen zu bemerken ist. Von hier aus aber, an der Gränze des Vorhofs gegen den Ventrikel, schiessen sie mit einer solchen Schnelligkeit in den Ventrikel bei seiner Diastole,

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


dass auch die den hineinschlüpfenden benachbarten Blutkörperchen eine Bewegung gegen den Ventrikel hin machen, der sie aber im nächsten Momente bei der Systole wieder zurücktreibt.

Diese plötzliche schnelle Bewegung in den Ventrikel bei seiner Erweiterung nach einer fast völligen Ruhe ist aber ganz das Bild eines Saugens des Ventrikels, und so verführerisch, dass gewiss Jeder, der es sieht, überzeugt ist, dass das Herz saugt. Man darf sich indess durch einen solchen Anblick nicht blenden lassen, und muss jedenfalls erst prüfen, wie sich die Druckverhältnisse in der ganzen Blutbahn nach den zu beobachtenden Strömungsgeschwindigkeiten verhalten müssen.

Wenn eine Flüssigkeit in einer in sich zurücklaufenden Röhre von ungleichem Lumen circulirt, so wird, wenn an einer Stelle eine Druckdifferenz fortwährend erzeugt wird, eine solche Circulation stattfinden, dass an der engsten Stelle der Röhre die Flüssigkeit am schnellsten, in der weitesten am langsamsten strömen muss. In dem Fische sind nun die engsten Stellen des Blutgefässsystems der Ventrikel, die Aorta mit ihrer Zwiebel und ihren Zweigen, und die aus denselben zum Dotter gehenden Venen; in diesen Theilen fliesst das Blut am schnellsten. Auf dem Dotter dagegen wird, je mehr nach der Mitte zu, die Ebene, in der das Blut fliesst, immer breiter, und nimmt auch in der Dicke gegen das Herz hin immer mehr zu, bis endlich der Raum für das Blut in den breiten und dicken Sinus Cuverii und dem Vorhofe seinen grössten Querschnitt erreicht; dem entsprechend wird nun die Strömung des Blutes immer langsamer und endlich in den Sinus Cuverii fast unmerklich. Wie muss sich der Druck des Blutes in diesen Bahnen verhalten? Vergleichen wir die Messungen der Seitendruckwerthe einer in starren Röhren strömenden Flüssigkeit, deren Lumen weiter wird (*Volkmann*, Haemodynamik, pag. 46 u. 47), so wird der Seitendruck am stärksten in den engsten Röhren, wo die Flüssigkeit am schnellsten strömt, am geringsten in den weitesten Abschnitten des Gefässsystems sein. Jedenfalls wird aber überall Druck sein; wenn also der Gegendruck der Wandung an irgend einer Stelle aufgehoben wird, so wird dorthin ein so schnelles Strömen stattfinden müssen, als die Druckdifferenz fordert. Wenn dieser Fall eintritt, indem der Ventrikel in der Diastole erschlaffend keinen Gegendruck ausübt, so muss das Blut mit einer Schnelligkeit, die von dem Druck, unter dem es steht, abhängig ist, in den Ventrikel strömen. Dann wird aber das Blut nicht in das Herz gesogen, sondern in das Herz gedrückt.

Es kann sich also schliesslich nur um die Frage handeln: entspricht die Schnelligkeit, mit der das Blut in den Ventrikel einströmt, dem Druck, unter dem es steht, oder muss ein negativer Druck seitens

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


des Ventrikels hinzukommen, um eine so grosse Geschwindigkeit des Blutstromes zu ermöglichen? Diese Frage suchte ich durch ein etwas rohes, aber sehr einfaches Experiment zu entscheiden. Wenn ich nämlich einen Einstich in den Sinus Cuverii machte, musste hier zwischen dem Blute in ihm und dem den Embryo umgebenden Wasser eine Druckdifferenz entstehen, wo nur der positive Druck wirkte, und das Blut mit einer grössern oder geringern Schnelligkeit ausfliessen, als die ist, mit der es in den Ventrikel geht. Es gelang dies mit einer sehr fein gespitzten Nähnadel: die Schnelligkeit des Ausströmens des Blutes war mir überraschend gross, und ich muss aus dem längere Zeit anhaltenden Ausströmen des Blutes, was durch die bald folgenden Contractionen des Embryos wohl begünstigt wurde, schliessen, dass der Druck in den Sinus Cuverii sehr bedeutend ist. Darnach glaube ich nun, dass es nicht nöthig ist, ein Saugen des Herzens anzunehmen, und dass die Erscheinungen des embryonalen Blutlaufs beim Hechte nicht zu der Annahme einer Saugkraft des Herzens nöthigen.

Noch habe ich die Veränderung der Blutkörperchen in Bezug auf ihre Form zu erwähnen. Sie werden, wie wir gesehen haben, sehr platt, bleiben aber vollständig runde Scheiben. In der ersten Zeit ist ein Kern nicht erkennbar; am zweiten Tage der Circulation hat jede Blutzelle einen Kern, der schon mit Wasser deutlich zu machen ist, noch stärker aber durch Essigsäure hervortritt; er ist dann wie mit einem feingefalteten Rande umgeben und feinkörnig. Die Blutkörperchen massen frisch 0,0004—0,0005″, ihr Kern 0,00024—26″. Erst viel später, zu der Zeit, wo die Kiemenarterien schon gebildet sind, werden die Blutkörperchen elliptisch.

Auf eine specielle Darstellung der Circulationsverhältnisse in den einzelnen Gefässen einzugehen, würde theils viele Zeichnungen erfordern, theils ein genaueres Eingehen auf die Entwicklung der übrigen Organe nothwendig machen; ich muss es daher auf eine ausführlichere Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Fische verschieben.

Die Entwicklung der Capillargefässe, zu deren Studium sich Fischembryonen, wenn auch nicht gerade Hechtembryonen, sehr gut eignen, erfolgt ganz in der Art, wie *Schwann, Kölliker* und *Meyer* diesen Process beschreiben, und ist, worin ich *Kölliker* in Betreff der Fische vollkommen beipflichten muss, durchaus verschieden von der Entwicklung der grösseren Blutgefässe. Besonders schön konnte ich die Capillargefässbildung an Fischembryonen untersuchen, die ich in den Kiemen von Flussmuscheln in grosser Menge fand [1]); diese hatten fast

[1]) Diese Erscheinung ist schon von *Cavolini* beobachtet worden, siehe *Cavolini*, Erzeugung der Fische und Krebse. Deutsch von *Zimmermann*, 1792,

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



gar kein Pigment, so dass eine Verwechselung von beiderlei Zellen, die allerdings anfangs einander ganz ähnlich sind, nicht möglich war. Ich habe dabei sehr deutlich wahrnehmen können, wie zuerst durch die sehr engen Capillarräume nur ab und zu, etwa in der Minute sechs Mal ein Blutkörperchen hindurchging. Es muss also auch hier, wie zuerst in dem Herzen nur eine Circulation des Serums ohne Blutkörperchen stattfinden.

Breslau, den 27. Mai 1855.

---

## Erklärung der Abbildungen.

Taf. XVIII.

Fig. 1. Ein Hechtei vom vierten Tage, von der Eischalenhaut befreit. Der Embryo liegt um den Dotter herum, auf dem man mehrere Fetttropfenansammlungen sieht. *a* Auge; *b* Ohrbläschen; *c* Chorda dorsalis (fein quergestreift); *d—e* Wirbelabtheilungen (20); *g* disponible Masse für die hinteren Wirbelabtheilungen; *f* Schwanzfortsätze (s. den ersten Aufsatz über die Entwicklung des Hechtes, Bd. V dieser Zeitschrift); *h* Raum für die Herzanlage.

Fig. 2. Kopf und Herzgegend eines Embryos vom fünften Tage. *a* Auge; *b* Ohr; *c* Chorda dorsalis, *h* das Herz; *p p* Herzbeutel, oben gegen den Embryo, unten gegen den Dotter begränzt.

Fig. 3. Derselbe Embryo von oben. *a* Auge; *b* Ohr; *d* oberste Zellenschicht, die sich über den Dotter erstreckt; *p* Herzbeutel mit seinen Zellen.

Fig. 4. Embryo vom sechsten Tage. Das Herz hat zwei deutliche Abtheilungen. *h* Ventrikel; *h'* Aortenzwiebel; *h''* Membran, welche den Vorhof repräsentirt; *s* Blutzellen; *t* Anlage zu den sich verästelnden Pigmentzellen über dem Dotter.

Fig. 5. Ein eben ausgeschlüpfter Embryo vom achten Tage, mit 54 Wirbelabtheilungen. *a* Der Dotter mit Fetttropfen und verästelten Pigmentzellen. Ueber die ganze linke, wirklich rechte Dotterhälfte strömt Blut; *d—e* Sinus Cuverii; *f* Vorhof; *g* Ventrikel; *h* Aortenzwiebel; *i* Aorta (quer schraffirt); *k* Schwanzvene, die sich am Dotter über denselben verbreitet; *k'* Stelle an der Gränze von Arteria und Vena, wo die Blutkörperchen auf- und abschwanken; diese Stelle liegt in der colorirten Figur da, wo sich die drei Kreuze befinden; *c* Chorda dorsalis; *e* Brustflosse; *m* After; *n* Darm.

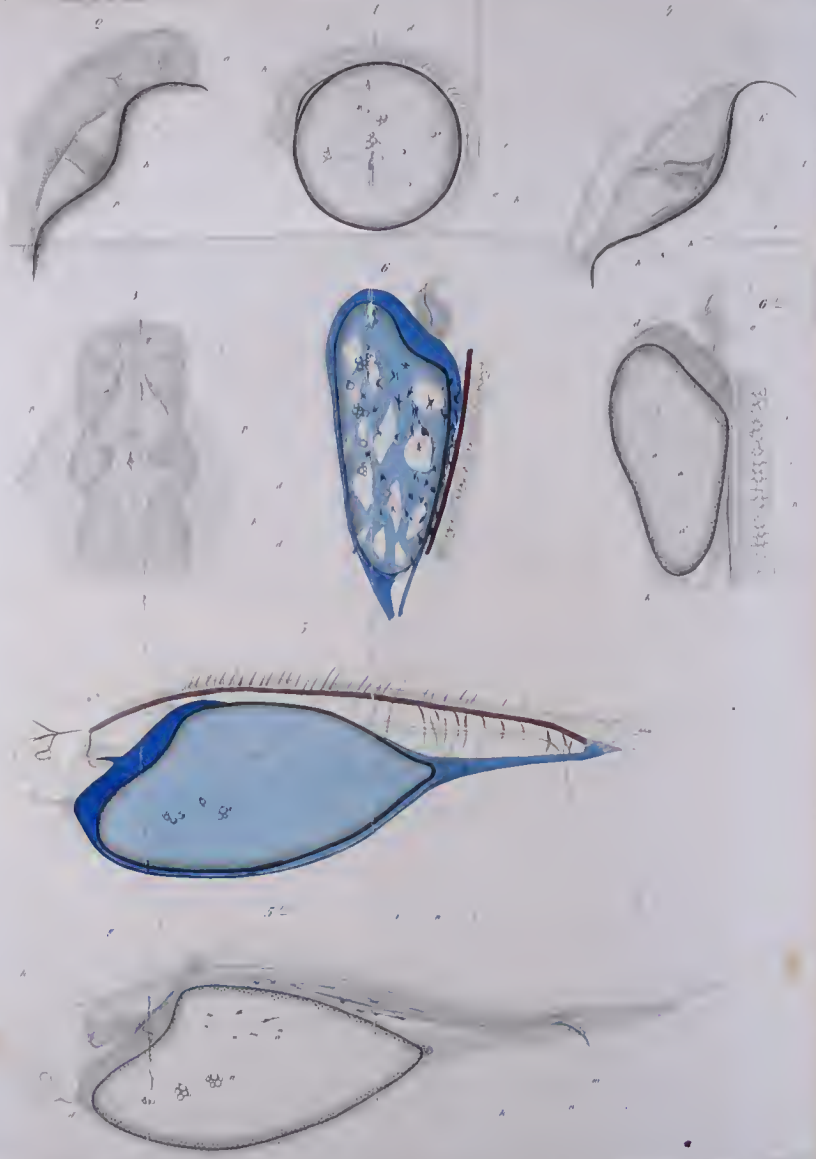
Fig. 6. Blutlauf über den Dotter eines schneller entwickelten Embryo vom achten Tage. *d—e* Vorhof und Sinus Cuverii; *g* Ventrikel; *i* Aorta; *k* Schwanzvene; *a a* Stellen auf dem Dotter, wo kein Blut strömt; *a'* erste Stelle, wo kein Blut strömte; *c* Chorda dorsalis; *n* Darm.

---

pag. 41, 42 und 78. Hier findet man auch schon die künstliche Befruchtung der Fische erwähnt, von der *Duhamel* berichtet habe. Die Fische entwickelten sich bei mir nicht so weit, dass die Art bestimmt werden konnte.

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





# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1855

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Aubert Hermann

Artikel/Article: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische 345-364