



*Przyczynki do historyi rozwoju układu krwionośnego
u ryb kostnoskieletowych. — Beiträge zur Entwicklungs-
geschichte des Gefäßsystems bei den Knochenfischen.*

Mémoire

de M. **JEAN GROCHMALICKI**,

présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 4 Juillet 1910.

Meine Untersuchungen wurden an einigen Arten von Seefischen: *Gobius capito*, *Blennius ocellata*, *Nerophis maculata*, *Cristiceps argentatus*, *Belone acus*, und an den Süßwasserfischen: *Cyprinus carpio*, *Rhodeus amarus* ausgeführt.

Was die Differenzierung des Mesodermderivates betrifft, für welches ich den von Marcus gebildeten, wenn auch nicht ganz zutreffenden Namen „Blutmesoderm“ beibehalte, müssen wir im Embryo zwei Abschnitte unterscheiden, nämlich einen vorderen, der die ganze Rumpfggend bis zum späteren After einnimmt, und einen hinteren, welcher erst nach der Sonderung des im Schwanzknopf zusammengelegten Materials erscheint, also bis zum Schwanzende des künftigen Embryos reicht.

Der vordere Abschnitt beginnt beim Karpfen in der Gegend des 4. — 5. Ursegments. Nachdem hier die Zahl der Mesodermsegmente bis auf 10 gestiegen ist, unterliegen diese von vorne an einer Zweiteilung in eigentliche Urwirbel und in primäre Seitenplatten. Zur Zeit, wo diese Differenzierung bis zirka 25 Ursegmente eingenommen hat, kommen im vorderen Abschnitte neue Prozesse zum Vorschein. Die primären Seitenplatten zerfallen in drei Abschnitte, einen lateralen, der die sekundären, eigentlichen Seitenplatten bildet, einen mittleren, d. i. die Urnierenganlage, und einen ventralen Teil, der das Blutmesoderm repräsentiert. Zuerst verlaufen die beiderseitigen Blutmesodermabschnitte als unsegmentierte Zellenstränge zwischen den unteren Flächen der Segmente und dem künftigen Urnierengang, bald aber werden sie gegen die Median-

ebene verschoben. In dieser Verschiebung lassen sich zwei Abänderungen bemerken; im vorderen Rumpfteile erscheinen diese Blutmesodermabschnitte fast immer als kompakte Massen, im hinteren Rumpfteile dagegen verlieren die Zellen oft vom Anfang an ihren Verband und rücken einzeln unter die Chorda dorsalis. Ohne Rücksicht darauf, wie diese Verschiebung zustande kommt, entsteht in späteren Stadien durch Verschmelzung der beiderseitigen Komplexe eine oberhalb des Entoderms, zwischen den Urwirbelrändern und der Chorda gelegene einheitliche Zellmasse, welche dort eine Zeitlang bleibt und wächst, indem sich ihre Zellen mitotisch vermehren.

Nachdem die beiderseitigen Blutmesodermanlagen in der ganzen Rumpfgegend verschmolzen sind, unterliegt das Blutmesoderm einer neuen Veränderung; einzelne an der Peripherie gelegene Zellen verlängern sich merklich und vereinigen sich zu kleinen Streifen von 2 bis 3 Zellen, welche endlich eine einheitliche Wand bilden. Dagegen nehmen die in der Mitte gelegenen Zellen mehr rundliche Gestalt an und verwandeln sich in Blutkörperchen. So entsteht ein ansehnliches Gefäß, und zwar die Aorta.

Die erste Anlage des Aortalumens bildet sich zuweilen auf diese Weise, daß am oberen Rande der Gesamtmasse 2 bis 3 kleinere Spalten entstehen und daß sich erst aus der Vereinigung derselben schließlich eine einheitliche Lichtung gestaltet. Die Zellen, welche diese einzelnen Spalten voneinander trennen, gelangen dann in das Innere des definitiven Lumens und werden zu ersten Blutkörperchen. Eine dritte Modifikation der Entstehung der Aorta, welche ich manchmal im hinteren Rumpfteile konstatieren konnte, bestand darin, daß die an der Peripherie der Masse gelegenen Zellen sich vereinigten und wie ein Ring die übrigen in der Mitte gelegenen Zellen umschlossen. Durch die spätere Vereinigung dieser Ringe der Länge nach kommt es zur Bildung eines einheitlichen Rohres. Da die beiderseitigen Mesodermstränge vor ihrer Verschmelzung unsegmentiert sind, dringen sie mit ihren oberen Flächen zwischen die benachbarten Segmente ein. Dieser Umstand bewirkt in dem Auftreten der Aortawandungen eine scheinbare Segmentation. Felix hat schon diese Tatsache längst bemerkt, gab ihr jedoch eine andere Erklärung, er war nämlich geneigt, dieselbe mit der Segmentation der einzelnen Sklerotome in Zusammenhang zu bringen.

Die ganze übriggebliebene, untere Hälfte, oder vielmehr der

größere Teil des Blutmesoderms hat sich inzwischen bedeutend vergrößert und manche Zellen desselben beginnen jetzt die Wände eines neuen, parallel unter der Aorta verlaufenden Gefäßes zu gestalten. Dieses stellt uns die Vena vor. Ihre Wände entstehen im großen und ganzen in ähnlicher Weise, wie die der Aorta, man kann hier jedoch auch zwei Modifikationen unterscheiden. Entweder entsteht die Wand dieses Gefäßes durch Differenzierung der peripheren Zellen, oder hier und da erscheinen sogar in der Mitte der Gesamtmasse spindelförmige Zellen, ähnlich wie bei der Entstehung der Aortawandung, und erst diese gelangen später an die Peripherie der Masse und schließen sich dort zu einem Verbinde zusammen. Im letztgenannten Falle entstehen zuweilen symmetrische paarige Lichtungen, welche sich erst später vereinigen. Die im Innern des Gefäßes gebliebenen Zellen werden zu Blutkörperchen und weil ein größerer Teil des Blutmesoderms zur Ausbildung der Vena verbraucht wird, ist auch ihr endgültiges Lumen viel größer als das der Aorta, und die ersten Blutkörperchen treten in der Vena in größerer Anzahl auf.

Die Tatsache, daß die ersten Anlagen der Wände der beiden Gefäße oft als Ringe entstehen, ermöglicht den übriggebliebenen Zellen dieses Mesoderms das Eindringen in deren Inneres. Sehr oft sah ich auf meinen Präparaten solche in die Lichtung der beiden Gefäße eintretende Zellen besonders dort, wo auf Querschnitten zwischen der unteren Wand der Aorta und der darunter gebildeten oberen Wand der Vena eine Anzahl Zellen verblieb.

Das Blutmesoderm in der Rumpfgegend war fast bei allen anderen untersuchten Arten zu sehen.

Bei *Belone acus* entsteht das Blutmesoderm auch aus paarigen Anlagen, in ähnlicher Weise wie beim Karpfen. Ein Unterschied im Vergleich mit dem Karpfen besteht nur darin, daß die Mesodermstränge sich von den unteren Flächen der Urwirbel erst nach stattgefundener Abtrennung derselben von den Seitenplatten abspalten. Die beiderseitigen Abschnitte werden gegen die Medianebene verschoben und verschmelzen dort zu einer einheitlichen kompakten Zellenmasse. W e n c k e b a c h, der wahrscheinlich nur dieses letztgenannte Stadium bei *Belone* beobachtete, behauptete irrtümlich, daß hier das Blutmesoderm unpaarig angelegt wird. Ein weiterer Unterschied in der Ausbildung dieses Mesoderms liegt bei *Belone* darin, daß sein Bereich viel weiter nach vorne reicht als

beim Karpfen, da es in der Gegend der Ohrbläschen beginnt und im mittleren Rumpfteile in der größten Ausbildung hervortritt.

Bei *Gobius capito* und *Blennius ocellata* stellen sich die Verhältnisse etwas anders dar. Bei Embryonen dieser Fische schließt sich das Entoderm frühzeitig zu einem Rohr mit einem gleich vom Anfang an geräumigen Lumen. Das im jungen Entwicklungsstadium schon ausgebildete Entoderm schließt sich seitlich dicht an die Mesodermsomiten an, was die Verschiebung der von den Seitenplatten sich differenzierenden Zellen der Blutmesodermstränge gegen die Medianebene verhindert. Deshalb finden wir sowohl bei *Gobius* wie auch bei *Blennius* zu keiner Zeit eine Verschiebung des Blutmesoderms unter die *Chorda dorsalis* oder die Verschmelzung der beiderseitigen Abschnitte. Von den inneren Rändern der Seitenplatten, welche bei *Blennius* mehr, bei *Gobius* weniger unter die Urwirbel eingekleilt sind, schnüren sich einzelne Zellen ab, die dem Blutmesoderm entsprechen und beiderseits der Darmwand anliegen.

In späteren Entwicklungsstadien beginnen diese Zellen sich nach oben zu verschieben und dringen unter die *Chorda dorsalis* ein. Aus ihnen bilden sich ganz ähnlich wie beim Karpfen die Wänden der Gefäße, von denen die Vena bei *Blennius* immer paarig angelegt wird und eine Anzahl von Blutkörperchen enthält.

In ganz ähnlicher Weise, wie bei letztgenannten Arten entsteht wahrscheinlich das Blutmesoderm bei *Cristiceps argentatus* und *Rhodeus amarus*, welche jedoch aus technischen Gründen kein günstiges Objekt zur mikroskopischen Untersuchung darstellen.

Nur bei *Nerophis maculata* war eine dem Karpfen ähnliche Entwicklung des Blutmesoderms in der Rumpfpartei nirgends zu bemerken. Trotzdem aber sieht man dort vom Stadium der ersten Zweiteilung des Mesoderms an auf Querschnitten hier und da einzelne Zellen sich von den Seitenplatten abschnüren und sich längs der Wände des früh geschlossenen Entoderms unter die *Chorda* hineinschieben.

Alle Autoren, welche die Entwicklung und spätere Umdifferenzierung des Blutmesoderms zu erforschen suchten, nahmen fast einstimmig an, daß sich dessen Bereich bis zur Gegend erstreckt, wo später der After zu liegen kommt. Erst Marcus wies nach, daß eine Verlängerung dieses Mesoderms auch in der Endknospe des Embryos zu beobachten ist. Ganz analog haben meine Unter-

suchungen erwiesen, daß dieses Mesoderm vor dem After nicht endet, sondern sich im Gegenteil auch während der Abschnürung des Schwanzendes von der Dotterkugel in der Schwanzknospe immer mehr nach rückwärts verfolgen läßt.

Die ganze Gegend hinter dem After, wo dieses Mesoderm auftritt, habe ich als die hintere Gegend seines Erscheinens bezeichnet.

Beim Karpfen erscheint mit der steigenden Differenzierung des Schwanzknopfes und der Abschnürung des Embryos von der Dotterkugel, zuerst von beiden Seiten des Schwanzentoderms und in späteren Stadien unter dem atrophierenden Schwanzdarme eine Zellenmasse, welche zur Zeit auf der Dotterkugel ruht. Wenn das Schwanzende des Embryos mit der fortschreitenden Differenzierung walzenförmig wird, rückt diese Zellenmasse unter das Schwanzentoderm und läßt sich mit der Verlängerung des Schwanzes immer weiter nach rückwärts verfolgen. Diese Zellenmasse bildet eine Verlängerung des im Rumpfe vorhandenen Blutmesoderms. Als Beweis hiefür dient der unmittelbare Übergang des ersteren in das letztgenannte, wie auch die allmähliche Sonderung des Blutmesoderms, was lebhaft an seine Differenzierung im Rumpfe erinnert.

Auch die späteren Vorgänge, welche sich in dieser Gegend abspielen, bestätigen diese Befunde, denn an der Stelle des Mesoderms treffen wir später auch Gefäße, die Aorta und die Vena mit darin enthaltenen Blutkörperchen.

Was die Wandung der Aorta anbelangt, entsteht diese ganz analog wie in der Rumpfpattie und weist vom Anfang an ein schmales Lumen auf. Die Lichtung der Vena teilt sich schon in der Gegend des Afters in zwei kleinere Gefäße, welche weiter rückwärts in ein System von reich mit Blutkörperchen gefüllten Lakunen übergehen. Erst durch die Vereinigung derselben in späteren Entwicklungsstadien erscheint die *Vena caudalis* als ein einheitliches Rohr.

Ganz ähnlich entfaltet sich das Blutmesoderm in der Schwanzknospe von *Gobius capito*, und zu den Beobachtungen von Marcus kann man für diese Art im Vergleich mit dem Karpfen nur kleinere Einzelheiten hinzufügen. Einen bedeutenden Einfluß auf die Bildung der Schwanzknospe und die Differenzierung des Blutmesoderms in derselben übt hier der mächtig entwickelte Schwanzdarm und dessen tief in den Dotter dringende Ausbuchtung — die Kupffer'sche Blase. Die Verlängerung der Kupffer'schen Blase

vom Dotter in das Innere des Embryos und die nachfolgende Abschnürung der Schwanzknospe von der Dotteroberfläche verursacht die Verschiebung der anfänglich zu beiden Seiten vom Schwanzentoderm gelegenen Blutmesodermabschnitte unter den Schwanzdarm. Auch hier gestaltet sich das Blutmesoderm in späteren Stadien zu Schwanzgefäßen, deren Inneres mit Blutkörperchen gefüllt ist; besonders die Lichtung der Vena erscheint hier als eine breite Lakune mit zahlreichen Blutkörperchen. Im Vergleich mit den im Rumpfteil und in der Aftergegend auftretenden Prozessen könnte man erwarten, daß auch hier die Wände der beiden Gefäße ausschließlich sich aus Blutmesoderm aufbauen, da aber in diesen Stadien eine reiche Mesenchymzellenbildung stattfindet, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß auch die Mesenchymzellen an der Anlage der Gefäßwandungen einen Anteil haben. Auch was die Blutkörperchen anbelangt, steht es fest, daß eine Anzahl von ihnen in dieser Gegend aus den Zellen des schwindenden, von der Wandung der Vena umschlossenen Schwanzdarmes gebildet wird.

Bei *Blemnius ocellata* stellen sich die Verhältnisse im allgemeinen so wie bei *Gobius*. Auch hier verursacht die zuerst in den Dotter eindringende und später in den Embryo verlagerte Kupffer'sche Blase die Verschiebung des Blutmesoderms unter das Schwanzentoderm. Die Differenzierung des Blutmesoderms schreitet ganz analog in der sich differenzierenden Schwanzknospe fort. Die stärkste Entwicklung zeigt das Blutmesoderm vor dem After. Es bildet auch in dieser Gegend die Wandungen der Gefäße samt den Blutkörperchen. Einzelne Zellen schnüren sich zur Zeit seiner Differenzierung von der Gesamtmasse ab, und wie in der Rumpfgegend dringen sie teils zwischen einzelne embryonale Anlagen, teils gelangen sie auf die Oberfläche des Dotters. Solche gesonderte, freie Zellen gibt auch der Schwanzdarm während seines Schwindens ab.

Die Wände der Vena werden vor dem After und eine Strecke dahinter als ein Netz von Gefäßen angelegt, weiter nach hinten erscheinen sie auf den Querschnitten als paarige Lichtungen.

Für *Belone acus* wäre vor allem eine ganz eigenartige Bildung der Schwanzknospe zu erwähnen, und zwar bildet sich diese hier so, wie dies längst Schwarz für den Hecht und neuerdings Karoline Reis für *Amiurus nebulosus* bewiesen hat; beim Blastoporuschluß werden nämlich die vom Randwall stammenden Zel-

len hinter dem Randknopf zusammengedrängt, also zum Aufbau des letzten Schwanzendes verbraucht. Die Schwanzknospe gestaltet sich hier also nicht auf die von Kopsch für die Forelle experimentell nachgewiesene Weise, und im Zusammenhang damit stellt auch die Abschnürung des Embryoschwanzes vom Dotter und die damit verbundene Sonderung des Blutmesoderms gewisse Abänderungen dar.

Auch hier bilden sich wahrscheinlich die Gefäße und eine besonders mächtige Anzahl von Blutkörperchen in der Aftergegend. Es entsteht hier nämlich, wie dies Wenckebach nachgewiesen hat, eine Lakune des durch die Mitte der Dotterkugel in der Richtung zum Herzen verlaufenden Gefäßes.

Was *Nerophis maculata* anbelangt, entbehren die Embryonen dieser Gattung des Blutmesoderms in der Rumpfgegend; wenn wir aber Serienschnitte solcher Stadien verfolgen, in denen der Blastoporus eben geschlossen ist und das Schwanzende sich auszubilden angefangen hat, bemerken wir eine starke Entwicklung des Blutmesoderms unmittelbar vor dem After und dessen fortschreitende Sonderung in der sich differenzierenden Schwanzknospe unter dem Schwanzentoderm.

Sehr interessant ist es, daß hier das Blutmesoderm sehr lange den Charakter paariger Zellenanhäufungen bewahrt, welche in späteren Entwicklungsstadien paarige, erst später miteinander verschmelzende Venawandungen aufbauen.

Die schließlich bei *Rhodeus amarus* in dieser Gegend vorkommenden Befunde lassen sich mit denen bei *Cyprinus carpio* vergleichen. Auch hier aber wird die Aorta unpaarig, die Vena als zwei, zuweilen in größerer Entfernung gelegene Gefäße angelegt.

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich, daß das Blutmesoderm in der Rumpfgegend fast bei allen untersuchten Fischgattungen vorkommt. Es beginnt bei *Belone* schon in der Gegend der Ohrbläschen und bildet sich in der ganzen Rumpflänge aus paarigen Anlagen. Beim Karpfen erscheint das Blutmesoderm erst in der Gegend des 4.—5. Ursegments; dieselbe Grenze läßt sich für *Gobius* und *Blennius* feststellen; es tritt auch bei *Rhodeus* und *Cristiceps* im Rumpfe auf und fehlt nur bei *Nerophis* im Rumpfe gänzlich.

In der Schwanzgegend wurde dieses Mesoderm erst von Marcus bemerkt; wir finden es da auch bei den sieben von uns un-

tersuchten Arten; bei *Nerophis* beschränkt sich sein Bereich auf die kaudale und die unmittelbar vor dem After gelegene Gegend. Die Vermutung von Marcus, daß das Blutmesoderm in der letztgenannten Gegend auch bei denjenigen Gattungen aufzufinden sein wird, bei denen ihr Mangel im Rumpfe konstatiert wurde (*Labrax* nach Ziegler, *Engraulis* nach Wenckebach, *Lophius* nach Derjugin und *Serranus* nach Wilson), ist ganz begründet.

Wenn wir auf Grund der dargestellten Verhältnisse eine Erklärung der morphologischen Bedeutung des Blutmesoderms bei den Knochenfischen zu geben versuchen, so können wir uns den Anschauungen Ziegler's und Sobotta's nicht anschließen, sondern müssen vielmehr die von Marcus und Mollier gegebene Erklärung annehmen. Das Blutmesoderm der Knochenfische entspricht völlig dem peripheren Mesoderm der Selachier; es gelangt frühzeitig — im Zusammenhang mit der auf anderem Wege verlaufenden Gastrulation der Teleostier — in das Innere des Rumpfes des Embryos und entfaltet sich in der Schwanzgegend mit der Sonderung der Schwanzknospe.

Es ist längst begründet, daß beim Blastoporuschluß eine Einziehung des auf der Oberfläche des Dotters sich befindenden Zellmaterials geschieht; hier liegt der Grund, weshalb man immer dieses außerhalb des Embryos liegende Material mit dem Namen peripheres Mesoderm belegte. Wie diese Einziehung in das Innere des Embryos vor sich geht, ob auf dem von Kopsch angenommenen Wege, oder aber so, wie dies Schwarz für den Hecht, Reis für *Amiurus* und ich für *Belone* angegeben haben, ist für uns von geringerer Bedeutung.

Mit der Verlängerung und Differenzierung des Schwanzknopfes der Knochenfische entfaltet sich unter dem Schwanzentoderm eine Zellenmasse, welche die auch dem peripheren Mesoderm der Selachier eigene Fähigkeit besitzt, Blut und Gefäße zu bilden.

Von größerer Bedeutung ist die Tatsache, daß der Bereich des Blutmesoderms bei einzelnen Fischarten sehr verschieden ist. Am weitesten nach vorne reicht es bei *Belone*, weniger beim Karpfen und anderen, die Gegend des 8. Ursegments bezeichnet Felix als den Anfang des Blutmesoderms bei der Forelle, bei manchen Arten tritt es erst in der Aftergegend auf. Wenn wir also dieses Mesoderm dem peripheren Mesoderm der Selachier gleichstellen, welches mit Ablauf der Gastrulation ins Innere gelangt, so ergeben

die letzterwähnten Befunde folgendes: bei verschiedenen Teleostiern wird dieses Mesoderm verschieden weit in den Körper des Embryos einbezogen; dies erlaubt andererseits eine ganze Reihenfolge von Übergangsstadien aufzustellen. Diejenigen Fälle, in denen es am weitesten nach vorne verlagert wurde, stellen einen von den Selachiern entfernteren Typus dar. Jene dagegen, bei denen es nur in der Schwanzgegend aufzufinden ist, sind den Selachiern am nächsten verwandt (*Nerophis*).

Demnach könnte man nach dem Auftreten des Blutmesoderms die Knochenfische in zwei Gruppen einteilen, und zwar in solche, bei denen der Bereich des Blutmesoderms auch den Rumpf des Embryos einnimmt, und in solche, bei denen er nur in der Aftergegend und dahinter auftritt.

Für den Umstand, daß die bei *Nerophis* zu beobachtenden Verhältnisse primär sind und den Selachiern näher stehen, spricht auch die Tatsache, daß bei keiner anderen Fischart das Blutmesoderm so lange seinen paarigen Charakter behält. Diese Paarigkeit geht so weit, daß die Wände der *Vena caudalis* ebenfalls paarweise angeordnet sind, was lebhaft an die Bildung der Randgefäße in dem peripheren Mesoderm der Selachier erinnert.

Es darf zwar das Blutmesoderm der Teleostier keineswegs als ein ausschließlicher Mutterboden der intraembryonalen Gefäße und der Blutkörperchen angesehen werden; jedenfalls stellt es aber die wichtigste und bedeutendste Quelle derselben dar. An dem Aufbau der Gefäße beteiligt sich ja ohne Zweifel auch teilweise das Mesenchym, und die Blutkörperchen finden auch, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, ihre Ursprungsstätte in dem Entoderm (*Gobius*, *Blennius*), ja sogar in der Deckschicht der Dotterkugel.

Aus dem Zoolog. Institut. der Lemberger Universität, unter der Leitung des Prof. J. Nusbaum.

