

## Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

**Anton Dohrn.**

---

Mit Tafel 24—30.

---

### 22. Weitere Beiträge zur Beurtheilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier.

In einem kürzlich erschienenen Aufsatz: »Über die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion« (Arch. Anat. Phys. 1901 Anat. Abth. pag. 371) entwickelt A. FRORIEP eine von allen bisher geltenden Anschauungen verschiedene Auffassung der Ganglienleiste. Wie schon aus dem Titel seiner Arbeit hervorgeht, vertritt er darin die These, dass Kopf und Rumpf der Selachier getrennte Ganglienleisten besäßen, welche sich in der Occipitalregion nicht nur kreuzen, sondern über einander schieben sollen. Es heißt auf pag. 372: »Es sind zwei Ganglienleisten zu unterscheiden, die des Kopfes und die des Rumpfes. Dieselben gehen nicht »einfach in einander über«, sondern laufen streckenweise neben einander her und eine jede endigt für sich; die des Rumpfes reicht rostralwärts bis in die Querebene des caudalen Randes der Gehörgrube, die des Kopfes lässt sich in das Rumpfgelände hinein verfolgen, wie weit, kann ich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit angeben.« Aus den weiteren Angaben FRORIEP's geht hervor, dass er der Meinung ist, die Rumpfganglienleiste liege dorsal von der Kopfganglienleiste, letztere durchbräche sie, um mit dem Ectoderm in Contact treten zu können und, an diesem ventral weiter wachsend, die Kiemenbogen zu erreichen. »Der Weg dahin ist ihnen durch Rumpfganglienleiste und Somitenreihe verlegt, beide müssen von der Kopfganglienleiste durchbrochen, zur Seite geschoben oder erdrückt werden, wenn diese ihr Ziel erreichen und ihren Beruf erfüllen soll.« FRORIEP schildert dann in der drastischsten Weise diesen »Kampf« der beiden Ganglienleisten (vergl. pag. 372, 373 und

391) und benutzt diese seine Darstellung des thatsächlichen Befundes als Beweis der These, »dass typische Visceralbogensnerven und typische Spinalnerven niemals in den gleichen Metameren des Wirbelthierkörpers functionsfähig vereinigt gewesen sein können: beide Kategorien von Nerven schließen sich aus.« Weiterhin aber erblickt FRORIEP in seinem Befund eine neue Stütze für seine Theorie des Kopfes, der zufolge der Kopf der cranioten Wirbelthiere aus zwei differenten, secundär verschmelzenden Bestandtheilen abzuleiten sei, dem kiemenbogentragenden »cerebralen« und dem aus Urwirbeln bestehenden »spinalen« Abschnitt.

Es ruht somit ein ansehnliches Gewicht auf dem von FRORIEP angeführten Befunde, rechtfertigt also schon an sich eine Nachprüfung desselben. Dieselbe muss zunächst eine rein thatsächliche sein, um festzustellen, ob diese, von allen bisherigen Untersuchungen über die Ganglienleiste der Selachier abweichenden Resultate FRORIEP's in der That einen Fortschritt der Erkenntnis bilden, zweitens aber, ob die auf dieselbe gegründete Argumentation, selbst für den Fall der Anerkennung ihrer thatsächlichen Richtigkeit, eine wirklich zwingende sei. Dieser doppelten Aufgabe mich zu unterziehen habe ich um so mehr Ursache, als nicht nur meine Gesamtanschauungen über die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers eine grundsätzliche Scheidung des Kopfbezirkes in einen cerebralen und einen spinalen Abschnitt im Sinne FRORIEP's nicht zulassen, sondern auch meine letzte Publication ausgesprochenermaßen darauf ausging, den Beweis dafür zu liefern, dass typische Visceralbogensnerven und typische Spinalnerven nicht nur in denselben Metameren des Wirbelthierkörpers functionsfähig vorkommen können, sondern bei den Vorfahren der Selachier vorgekommen sein müssen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Auf pag. 390 bemerkt FRORIEP mit vollstem Recht, dass die intellectuelle Urheberchaft der Scheidung des Kopfbezirks in einen »cerebralen«, kiemenbogentragenden und einen »spinalen«, aus Urwirbeln zusammengesetzten de facto ihm zukomme, dass ich also außer GEGENBAUR und FÜRBRINGER auch seinen Namen als Vertreter dieser Theorie hätte anführen müssen. Ich kann dem gegenüber nur mein Bedauern aussprechen, diese Unterlassungssünde begangen zu haben, bei der mir nichts ferner lag, als berechtigten Ansprüchen gegenüber indifferent zu sein. Mir ist der Aufsatz FRORIEP's »Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletes« (Anat. Anzeiger 2. Jahrg. 1887 pag. 815 ff.) sehr wohl bekannt; ich habe ihn immer als gerechtfertigt und wohlbegründet angesehen. Wenn ich dies nicht ausdrücklich anerkannt habe, so möge FRORIEP diese Unterlassungssünde verzeihen: dass ich die Bedeutung seiner Arbeiten auf diesem viel umstrittenen Gebiete ihrem vollen Werthe

FRORIEP's hauptsächlichliches Argument zur Annahme zweier getrennter Ganglienleisten, einer Kopf- und einer Rumpfganglienleiste, die sich in der Occipitalgegend über einander schieben sollen, liegt, so weit ich in seinen Gedankengang einzudringen vermocht habe, in dem von ihm hervorgehobenen Umstande, dass die Rumpfganglienleiste nahe an der dorsalen Mittellinie in das Medullardach eindringe, die des Kopfes dagegen mit letzterem in einer lateralwärts sich anschließenden, breiteren Zone zusammenhänge und zwar an variablen Punkten, welche im Ganzen genommen mit zunehmendem Alter der Embryonen weiter lateralwärts zu rücken scheinen. Prüft man die Abbildungen der Querschnitte, welche die Anschauungen FRORIEP's verdeutlichen und begründen sollen, so sieht man überall die sog. Rumpfganglienleiste nahe der Mitte des Medullardaches als ein- oder mehrzelligen Strang, während die darunter liegende Kopfganglienleiste aus den oberen Seitentheilen des Medullarrohres hervorgeht, resp. durch einen ähnlichen, wenn auch kürzeren Strang als mit ihm in Verbindung stehend dargestellt wird. Ja, es wird ausdrücklich (pag. 376) beschrieben, dass auf der Strecke, wo die Kopfganglienleiste der Medullarwand anliege, letztere eine eigenthümliche Anordnung ihrer Zellkerne zeige; dieselben ständen nicht einfach radiär zum Lumen des Medullarrohres, wie in den ventralen zwei Dritteln, sondern seien mit ihren distalen Enden ventralwärts gebogen und zugespitzt, je weiter nach der äußeren Oberfläche, um so mehr. Das Protoplasma einzelner dieser Zellen rage sogar an manchen Schnitten schuppenförmig aus der Oberfläche hervor und stehe mit dem Protoplasma der anliegenden Kopfganglienleiste in unmittelbarer Berührung. Es sei dies die Stelle, die später bei der Ausbildung des N. vagus zur Ein- und Austrittsstelle der sensiblen und motorischen Fasern dieser Nerven werde. Dann aber heißt es weiter (pag. 377): »Abgesehen von dieser bevorzugten Contactstelle finden sich Punkte der Berührung bzw. des Zusammenhanges auf der ganzen Strecke der Anlagerung der Kopfganglienleiste an das Medullarrohr, und man erhält durchaus den Eindruck,

---

nach zu schätzen verstehe, weiß FRORIEP seit langer Zeit; ich kann heute nur meine Freude darüber zu erkennen geben, dass er nach vieljähriger Unterbrechung wieder in der Arena der Streitenden aufgetreten ist, wenn auch auf Seiten der Gegner meiner eignen Auffassungen; seine weitere Betheiligung an der Discussion kann nur dazu beitragen, die schwierigen und überaus complicirten Fragen der Entscheidung näher zu führen, wozu das ihm erforderliche Untersuchungsmaterial auch weiterhin zu liefern der Zoolog. Station stets die angenehmste Pflicht sein wird.

dass auf diesem ganzen Wege dorso-lateral am Medullarrohr herab die Ganglienleiste nicht nur directe Fühlung mit den Zellen des Medullarrohres behält, sondern auch Zuwachs an Medullarzellen aufzunehmen in der Lage ist.«

Ähnliche Beziehungen schienen, nach FRORIEP's Auffassung, zwischen Medullarrohr und Rumpfganglienleiste nicht zu bestehen, vielmehr beschränken sich dieselben offenbar auf den ursprünglichen Zusammenhang nahe an der dorsalen Mittellinie des Medullardaches. Von dem Eindringen der sog. Wurzelfasern der Spinalganglien in die oberen Seitentheile des Rückenmarkrohres wird in FRORIEP's Aufsatz nicht gesprochen: bekanntlich bilden sich diese Wurzelfasern erst nachträglich aus und scheinen nicht durch irgendwelchen Zellaustausch, sei es Ein- oder Auswanderung in oder aus dem Medullarrohr, vorgezeichnet zu werden, wie es nach FRORIEP's Angaben bei der Kopfganglienleiste anzunehmen ist.

Der Unterschied zwischen Kopf- und Rumpfganglienleiste wäre also ein doppelter: einmal ein topographischer, indem die Rumpfganglienleiste nahe der Mittellinie des Medullardaches aus dem Medullarrohr, die Kopfganglienleiste aber weiter lateralwärts entspringen soll, zweitens ein functioneller, in so fern die Kopfganglienleiste durch unmittelbare Anlagerung an das Medullarrohr sich in die Lage bringt, Zellaustausch mit letzterem zu unterhalten, was bei der Rumpfganglienleiste nicht geschieht.

Es wird Niemand leugnen, dass diese beiden Unterschiede allerdings beträchtlich genug wären, um zwischen einer Kopf- und einer Rumpfganglienleiste zu unterscheiden. Ob sie so wesentlich sind, um darauf einen fundamentalen Unterschied der morphologischen Constitution und Herkunft der beiden Körperabschnitte Kopf und Rumpf zu begründen, ist eine andere Frage. FRORIEP behauptet aber, nicht nur ein deutliches Ineinanderschieben beider Körperabschnitte auf Grund dieser Verschiedenheit der Ganglienleisten als ein phylogenetisches Geschehen nachweisen zu können, sondern auch, dass niemals functionsfähige Spinalnerven und Visceralbogeennerven in denselben Metameren hätten vorkommen können. Das Überinanderschieben beweise, dass bei den Vorfahren der Selachier die fundamental verschiedenen cerebralen und spinalen Körperabschnitte Reductionen erlitten hätten, die im Verlauf der Ontogenese verfolgbar seien und dazu zwängen, eine genetische Differenz beider anzunehmen, weil sie nur als Einschmelzung der Grenzzonen solcher differenter Körperbestandtheile einigermaßen verständlich würden.

FRORIEP sucht seine These zu erweisen durch Bezugnahme auf Embryonen von 4,65—5,8 mm Länge. Bei Embryonen dieser Größe ist die Ganglienleiste von Kopf und Rumpf bereits angelegt und wesentlich differenziert; auch ist die Übereinanderschichtung, nach FRORIEP'schen Gesichtspunkten, bereits eine vollzogene Thatsache, es wird sich deshalb empfehlen, will man diese Gesichtspunkte kritisch würdigen, auf noch jüngere Stadien zurückzugreifen und zu untersuchen, ob dabei bestätigende Elemente für dieselben zu Tage treten.

Schon Embryonen von 4 mm Größe reichen hin, um das eine der FRORIEP'schen Argumente wesentlich zu entkräften — das topographische. Verfolgt man nämlich die Bildung der Ganglienleiste des ganzen Kopfes, den Vorderkopf eingeschlossen, so wird man von einem Unterschiede der Entstehung der Kopf- und Rumpfganglienleiste aus, oder des Zusammenhanges mit dem Medullarrohr nichts gewahr. Beide entstehen durch Wucherung der dorsalsten in und neben der Mittellinie des Medullardaches liegenden Zellen (Taf. 24 Fig. 1—16; Taf. 25 Fig. 1—13; Taf. 30 Fig. 5—8). Und zwar handelt es sich da nicht um abgegrenzte schmale oder von einander mehr oder weniger getrennte Localitäten, sondern das ganze Dach des Medullarrohres, des Vorderkopfes sowohl wie des Hinterkopfes und des Rumpfes, nimmt Theil an der Production von Zellen, welche mehrschichtig zwischen Ectoderm und Medullarrohr auftreten und nach beiden Seiten sozusagen abfließen. Nicht näher oder ferner der Mittellinie geschieht diese Zellenwucherung: das ganze Dach des Medullarrohres und die obersten Abschnitte der Wülste selber betheiligen sich auf der ganzen Länge des Rohres an dieser Wucherung. Wollte man also nur die Zellen, welche weiter seitlich aus diesem allgemeinen Productionsherde hervorgehen, für Elemente der Kopfganglienleiste ansprechen, diejenigen aber, welche unmittelbar aus dem Dach des Medullarrohres selber, also recht eigentlich aus der Mittellinie hervorgehen — an Mitosen ist dort kein Mangel — für die Rumpfganglienleiste beanspruchen, so würde letztere eben nicht, wie FRORIEP als entscheidend für seine Einschiebungs- resp. Einschmelzungstheorie festhält, nur bis zur caudalen Grenze der Ohrblase, sondern über den ganzen Vorderkopf sich ausdehnend, die Kopfganglienleiste aber weit in das Rumpf-, ja sogar das Schwanzgebiet reichend angenommen werden müssen — und damit würde die Scheidung einer specifischen Kopf- und Rumpfganglienleiste eben von selbst hinfällig werden.

Fasst man aber die kritische Localität, also die vor, neben und hinter der Ohrblase liegende, besonders ins Auge, so ergibt sich bei diesem 4 mm messenden Embryo das Folgende. Die Ohrblase ist erst als einfache Verdickung und Vertiefung des Ectoderms vorhanden (Taf. 24 Fig. 5 *O.Bl*), welche aber an ihrem tiefsten Punkte bereits die Seiten des Medullarrohres berührt und durch diese Berührung die Ursache des Auseinanderweichens der hier bereits bestanden habenden Ganglienleiste wird; dieselbe steht davor als Facialismasse (Taf. 24 Fig. 4 und 5 *Fac.Pl*), dahinter als Glosso-pharyngeusmasse in directem Zusammenhange mit ihrem Quellgebiete, dem Medullardache, neben der Ohrblase aber zeigt sie sich als eine nur dorsal bestehende, mehr oder weniger dreieckige Masse von Zellen, welche zwischen dem oberen Theile der Ohrblase als äußerer, dem oberen Theile der Medullarwülste als innerer, und dem Rückentheile des Ectoderms als dorsaler Grenze liegt (Taf. 24 Fig. 5, Taf. 28 Fig. 5 u. 6) und, mit dem Medullardache in genetischem Zusammenhange stehend, quer von einer Seite zur anderen sich erstreckt. Es ist dies die Partie der Ganglienleiste, deren häufiges Fehlen bei *Pristiurus* und anderen Selachiern RABL zu dem Fehlschlusse verführte, die protischen Kopfnerven entstünden einzeln für sich ohne Vermittelung und Zusammenhange mit der Ganglienleiste; ich habe schon früher auf diesen Irrthum aufmerksam gemacht und freue mich, dass FRORIEP (pag. 372) jetzt meine Angaben bestätigt.

Von der Stelle nun, wo hinter der Verdickung und Vertiefung der Ohrblase die Ganglienleiste wieder vom Dache des Medullarrohres ungetheilt abwärts wächst, bis in den hinter dem zweiten Kiemensaek liegenden Visceralbogen hinein, also außen an den Somiten vorbei, soll nach den FRORIEP'schen Anschauungen die doppelte Ganglienleiste beginnen: außen und dorsal die Rumpfganglienleiste, von der Mittellinie des Medullardaches ausgehend, innen und medial die Kopfleiste, von den oberen Seitentheilen der Medullarwülste entspringend. Wie verhält sich dem gegenüber der Befund am 4 mm langen Embryo? Ist von einer solchen Scheidung in zwei distincte Abschnitte der Ganglienleiste irgend etwas zu erkennen? Oder zeigt sich dieselbe genau so, wie an dem Vorderkopfe und an dem vordersten Theile des Rumpfes? Darauf wollen wir nun antworten.

Ich greife einen Querschnitt heraus aus der Reihe derjenigen, die hinter der Ohrblase folgen: Embryo XXXVIII 205 III 19. Auf beiden Seiten sieht man die Zellen der Ganglienleiste bis auf die

Höhe der Chordamitte zwischen Somitwand und Ectoderm herabziehen. Die Zellen dieser Partie der Ganglienleiste liegen durchaus unregelmäßig über und an einander, hier und da zu kleineren Klümpchen vereinigt oder in Intervallen von einander abstehend, je weiter dorsal um so mehr, die Zellen zu Lamellen geordnet und mit den Kernen in dorso-ventraler Richtung. Wo die Ganglienleiste von der lateralen in die dorsale Gegend umbiegt, also in der Nähe des Medullardaches, sieht man diese lamellenartige Lagerung am deutlichsten und kann verfolgen, wie die Zellen der Leiste in die dorsalst liegenden Partien der Medullarwülste umbiegen und mit den Zellen derselben zusammenhängen. Der ganze, das Dach des Medullarrohres an dieser Stelle bildende Zellvorrath biegt nach beiden Seiten in die Zellen der Ganglienleiste um, so dass man nur sagen kann, das auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Medullardach, welches sich wie ein breiter Keil von oben zwischen die dorsal höchstgelegenen Abschnitte der Medullarwülste hineindrängt, bildet das Quellgebiet der Zellen der Ganglienleisten; und von einer besonderen dorsaleren Schicht — also einer Rumpfleistenschicht — oder von einer aus den mehr seitlich liegenden Theilen der Medullarwülste selbst hervorquellenden Kopfleistenschicht ist um diese Entwicklungsperiode keine Rede. Man darf sich aber nicht an das Bild klammern, welches ein einzelner Schnitt liefert: gerade weil es sich um eine offenbar stark proliferirende Partie handelt, ändern sich die Bilder, welche die verschiedenen, auf einander folgenden Schnitte liefern. Denn während der eben erwähnte Schnitt einen scharfen abgerundeten Contour zwischen dem linken Medullarwulst und der Zellmasse des mit der Ganglienleiste verbundenen Medullardaches aufweist — eine Grenze, welche auf der rechten Seite nur schwach angedeutet ist — lässt der nächste Schnitt diese Grenze auch links verwischt erscheinen; der nächstfolgende aber weist sie auf beiden Seiten wieder scharf nach und zeigt das Medullardach links durch drei Zellreihen mit der Ganglienleiste in Zusammenhang, während rechts anscheinend nur zwei zu sehen sind. Auf dem nächsten, also dem 22. Schnitt der 3. Reihe, ist die Wucherung der Ganglienleiste noch beträchtlicher; aber auch hier betheilt sich offenbar nur die mittlere Partie, d. h. das Medullardach selber daran — von den Seiten der Medullarwülste erfolgt nicht die geringste Theilnahme an der Zellvermehrungsarbeit der Ganglienleisten. Auf dem folgenden, dem 23. Schnitt, kann man mit der größten Klarheit übersehen, dass die innere, dem Me-

dullarrohr seitlich dicht anliegende Schicht der Ganglienleistenzellen bis an die dorsale Grenze des Medullarrohrlumens reicht, also über den dorsalsten Rand der eigentlichen Medullarwülste hinwegzieht und ausschließlich aus Zellen des Medullardaches hervowächst. Es kann also auch hier nicht daran gedacht werden, die Kopfganglienleiste von anderer Stelle ableiten zu wollen, als von den dorsalsten, der Mittellinie nächst gelegenen Zellen des Medullardaches. Auf all den folgenden Schnitten wiederholt sich fortgesetzt dasselbe Bild mit wenigen und unwesentlichen Veränderungen, die darauf zurückzuführen sind, dass die Zellen, welche das Medullardach bilden, mal in größerer, mal in kleinerer Zahl und Schichtenfolge in die Ganglienleisten sich direct fortsetzen oder sich als Dach etwas stärker ansammeln. Immer zeigt sich die innerste Schicht der Ganglienleistenzellen eben so wie die äußerste aus dem Medullardach hervorgehend.

Betrachtet man nun die Zellen der nach abwärts wachsenden Ganglienleiste selber, wie sie auf beiden Seiten zwischen Medullarrohr und Ectoderm liegen, so kann man natürlich innere und äußere Schichten unterscheiden, in so fern eben die außen gelegenen Zellen die äußere, die innen neben dem Medullarrohr liegenden die innere bilden: von einer bestimmten, mehr oder weniger regelmäßig wiederkehrenden Anordnung der Zellen dieser in der drei- bis fünffachen Zelldicke vor uns liegenden Zellmassen ist nichts wahrzunehmen. Offenbar stauen sich die Zellen über den dorsalen Kuppen der Urwirbel und anderen Abkömmlingen des Mesoderms, gleiten aber in dünnerer Schicht an ihrer Außenseite hinab bis in die Gegend der späteren Seitenlinie, ja gelegentlich wohl noch ventraler.

Je weiter caudalwärts die Schnitte fallen, um so mehr vermindert sich die Masse der Ganglienleistenzellen, so dass sie nur noch dicht über den Urwirbeln 4—5fache Zellenreihen neben einander aufweist, auf den dorsaler sowohl wie auf den ventraler gelegenen Abschnitten aber oft nur als Lamellen von 2—3 Zellenbreite erscheint. Entsprechend vermindert sich auch die Zahl der Medullardachzellen; man kann desshalb mit noch größerer Klarheit erkennen, dass die innere Schicht der Ganglienleisten eben so wie die äußere aus den zelligen Elementen des Medullardaches entspringt. Freilich auch hier variirt die Anzahl der aus dem Medullardach hervowuchernden Zellen, ja oft genug erscheint es, als ob die Enden der beiden Medullarwülste sich in die Höhe richten und, statt sich zum Dach zusammenzuschließen, vielmehr proliferirend nach den Seiten die Zellen der Ganglienleiste aus sich hervorgehen lassen, wie das

ja bei anderen Formen oft genug constatirt worden ist. An diesen Schnitten zumeist lässt sich erkennen, dass kein Unterschied in der Dignität der einzelnen Zellen besteht, die an dieser Stelle des Medullarrohres producirt werden, dass sie sich vielmehr aufs Gerathewohl an einander legen, ohne mit einander anders als nur durch zufälligen Contact zusammenzugehören. Von einem Gegensatz, wie FRORIEP ihn in späteren Stadien wahrgenommen zu haben glaubt, ist auch hier, so weit ich sehen kann, keine Andeutung vorhanden.

Verfolgen wir nun die Schnitte weiter in die Region hinein, in welcher jede Spur der Beteiligung einer besonderen Kopfganglienleiste ausgeschlossen sein muss, und sehen wir uns die Beschaffenheit des Ursprungs der hier nur allein vorhandenen Rumpfganglienleiste an (Taf. 24 Fig. 10—13)! Man sollte meinen, zwischen diesem Ursprunge und dem Ursprunge der reinen Kopfganglienleiste am Vorderkopf, wo nach FRORIEP doch keine Spur einer Rumpfganglienleiste vorhanden sein kann, resp. zwischen dem Occipitaltheil der Ganglienleiste, wo Kopf- und Rumpfleiste sich über einander schieben sollen, müsste ein wahrnehmbarer Unterschied bestehen. Aber jede Spur eines solchen fehlt: genau wie bei dem Ursprung der Occipitalganglienleiste sieht man die terminalen Partien der beiden Medullarwülste etwas dorsalwärts vorragen, proliferiren und nach jeder Seite in dreifacher Lamelle Zellen für die Ganglienleiste produciren, während gleichzeitig 2—3 Schichten so entstandener Zellen dorsal als Dach darüber liegen. Der einzige Unterschied, der sich allerdings grell bemerkbar macht, besteht in der geringeren Dicke der Seitentheile der Ganglienleiste und in der geringeren Längenausdehnung, den sie in diesem Stadium erreicht, da sie an der Spitze der bis auf halbe Höhe des Medullarrohres vorgedrungenen Urwirbel Halt macht. In der That erscheint die Ganglienleiste hier wie ein von dem Dach des Medullarrohres nach beiden Seiten ausgestülpter Sack, dessen Wände als einzellige Lamellen fast ohne Zwischenraum an einander liegen, so dass die äußere Lamelle von dem Sack der einen Seite in den des anderen übergeht, während die inneren Lamellen durch die Wucherung der terminalen Zellen der beiden Medullarwülste hervorgerufen werden.

Stellte man sich vor, dass an dieser Stelle (XXXVIII 205. V. 14) die Medullarwülste selbst allmählich eben so nach den Seiten aus einander wichen, wie am Hinterkopf, wo die Glossopharyngeus- und Vaguskerne sich später befinden, so würde man genau die gleichen Bilder erhalten, welche FRORIEP als gesonderte Ursprünge einer

Kopf- und Rumpfganglienleiste auf Taf. 17 abbildet: die innere Lamelle würde an den aus einander weichenden Medullarwülsten haften, während die äußere mit dem Medullardach in Zusammenhang bliebe. Die Rumpfganglienleiste hätte also genau wie die Ganglienleiste des Hinter- und Vorderkopfes einen doppelten Ursprung und bestünde wie jene aus zwei Lamellen, die aus einer Gesamtwucherung des Medullardaches und der terminalen Zellbezirke der beiden Medullarwülste hervorgehen.

Sucht man an noch weiter caudalwärts gelegenen Schnitten die Art und Weise zu ergründen, wie an den mittleren und hinteren Rumpfabschnitten die Ganglienleiste entsteht, so überzeugt man sich leicht, dass sie auch nur aus Zellwucherungen des Medullardaches hervorgeht (Taf. 24 Fig. 14—16), die anfänglich auf dem Dache selbst liegen und allmählich nach beiden Seiten abfließen. Ist einmal eine Art von Kappe auf dem Medullarrohr entstanden, und setzen sich dann eben die Wucherungen weiter fort, so müssen die neu entstehenden Zellen die bereits vorhandenen vor sich herschieben oder sich zwischen sie drängen und mit ihnen um das Medullarrohr herum dahin wachsen, wo sie Platz finden.

Vergleicht man mit diesen Verhältnissen der Ganglienleiste am Rumpf dieselben am Vorderkopf etwa auf der Höhe der Trigemini- oder Facialisplatte, so erkennt man sofort, dass auch hier die Entstehung der Ganglienleiste genau dieselbe ist, wie am Hinterkopf und am Rumpf — mit dem einzigen Unterschiede gegenüber dem letzteren, dass die Wucherung viel größere Dimensionen annimmt, die Dicke der seitlichen Massen der Ganglienleiste 8—10 Zellbreiten beträgt, und auch auf dem Medullardach eine viel compactere Masse von Zellen sich ansammelt als hinten am Rumpfe. Nirgends aber entsteht diesen Zellen der Ganglienleiste des Vorderkopfes in diesem Stadium irgend ein Zuwachs aus anderen Quellen als aus den terminalen Zellen der Medullarwülste resp. aus den terminalen Zellen des Medullardaches selbst — wobei es selbstverständlich bleibt, dass Vermehrung der Ganglienleistenzellen durch Mitosenbildung an den verschiedensten Stellen ihres Verlaufs zu constatiren ist<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> In gewissem Sinne interessant, wenn auch nicht von directem Anwendungswerth für die hier behandelte Controverse ist es, dass an der Stelle, wo die nach innen vordringende Ohreinstülpung die Bildung eines regelrechten, ventralwärts sich ausdehnenden Stückes der Ganglienleiste hemmt resp. unmöglich macht, auch die Bildung des Medullardaches sich etwas verändert. An dieser Stelle des gehemmten Abflusses der wuchernden terminalen Zellbezirke der

Geht man in den Entwicklungsstadien der Ganglienleiste zurück bis zu Embryonen von 3 mm Länge (XXXVIII 208), so gewahrt man am Vorderkopf, speciell an der Stelle der späteren Trigemiusplatte, auf Querschnitten oft genug Bilder, in denen der terminale Bezirk der Medullarwülste, aus dessen Wucherung die Elemente der Ganglienleiste hervorgehen, größer erscheint, als er von dem vorigen Embryo beschrieben ward. Es ist aber schwer zu entscheiden, bis wie weit abwärts die terminalen Bezirke der Medullarwülste an der eigentlichen Zellwucherung Antheil nehmen: das Drängen der wuchernden von oben herabsteigenden Elemente ist so groß, dass sie oft genug in den Contour der Medullarwülste eingequetscht erscheinen und es schwer machen, zu entscheiden, ob sie vielleicht von Zellen des Medullarrohrs, die an dieser Stelle liegen, abstammen oder nur eingepresst sind. Aber selbst wenn das Erstere der Fall wäre, immer bliebe das Gesamtbild der entstehenden Ganglienleiste am Vorderkopfe genau dasselbe, wie am Rumpfe oder am Hinterkopfe — nur die Massenhaftigkeit der Wucherungsproducte bildet einen Unterschied; denn überall ist das Medullardach in erster Linie an diesen Wucherungen betheiligt.

Bei dem Embryo von 3 mm Länge erstreckt sich die bereits wahrnehmbare Ganglienleistenanlage kaum bis an die Querebene, worin der Dotterstiel liegt; daselbst sind noch einzelne Zellen außerhalb des eigentlichen Verbandes des Medullarrohres dem Dach desselben aufgelagert; hinter diesem Bezirk sieht man nur, wie das Dreieck des Medullardaches sich eben zur Wucherung anschickt, indem die einzelnen Zellen über den Contour des Daches hinauswachsen, Mitosen auf der in den Centraleanal hineinragenden Spitze dieses Dreiecks aber die Vermehrung andeuten. Man kann an diesen Schnitten

---

Medullarwülste drängen sich die innersten Zellen der bereits bestehenden Ganglienleistenbezirke (diejenigen, welche bei *Pristiurus* nicht gebildet werden oder aber frühzeitig nach vorwärts oder rückwärts dem Faecialis oder dem Glossopharyngeus sich anschließen) sogar in die oberen Bezirke der Medullarwülste hinein, wo man sie leicht an der diametral entgegengesetzten Richtung ihrer Kerne erkennen kann. Auch dringen sie vom Medullardach gegen das Lumen des Medullarrohres vor, drängen die Medullarwülste etwas aus einander und wandern mitunter ein Stück weit in den Medullareanal hinein (Taf. 25 Fig. 10 u. 11). Man darf aber diese Zellen nicht als ein Product anderer Localität ansehen, als gerade der terminalen Kuppen der Medullarwülste: ihre veränderte Lage resultirt nur aus der Compression dieser Theile durch die Einstülpung der Ohrblasen; denn an den Stellen, wo letztere nicht weiter nach innen vordringen, treten auch wieder normale Verhältnisse der Bildung des Medullardaches auf.

ungefähr abzählen, wie viel Zellen auf der wuchernden Oberfläche des Medullardaches neben einander an dieser Wucherung sich theiligen: etwa 1 Dutzend. Die Längsdurchmesser dieser wuchernden Zellen sind noch alle radiär auf die Spitze des Dreiecks resp. auf die dorsalste Partie des Centralcanals gerichtet, die Zellen ragen aber alle etwas über den Rand des Medullarrohres hervor und bezeichnen dadurch die terminalen Partien der Medullarwülste, welche, im Gegensatz zu den anderen Theilen derselben, an der Production der Ganglienleistenzellen Theil nehmen, mithin das eigentliche Medullardach bilden.

Geht man noch weiter zurück zu Stadien, in denen der Medullarcanal eben erst angefangen hat, sich zu schließen (XXXVIII 211), so kommt man durch die dort zu beobachtenden Bilder leicht zu der Vermuthung, dass die Zellen des Medullardaches von Hause aus überhaupt nicht zu den Medullarwülsten *sensu strictiori* zu zählen seien, sondern dem Stück Ectoderm zugehören, welches bei Abschluss der Rohrbildung mit in den Verband des Rohres einbezogen wird, von dem sich dann erst die Zellen der eigentlichen Epidermis abtrennen. Der Verschluss des Medullarrohres erfolgt bei *Torpedo ocellata* überhaupt nicht gleichmäßig, vielmehr bleibt an verschiedenen Stellen auch des Rumpfes das Rohr noch offen, während es an anderen schon geschlossen erscheint. Diese zeitliche Unregelmäßigkeit erlaubt genaue Beobachtung des materiellen Geschehens (V. 898 IV. 1. ff.) und es ergibt sich, dass die Verschlussplatte, also gerade das, was man das Medullardach nennt, bei *T. ocellata* aus der Verschmelzung der eingeklemmten Partie des Ectoderms hervorgeht, das sich unmittelbar an die terminalen Bezirke der Medullarwülste anschließt. Wo das Rohr noch nicht ganz geschlossen ist, vielmehr noch ein schmaler Durchgang zwischen dem Außenraum und dem Medullarcanal besteht, ist die Wandung dieses Durchgangs bis hinein an die nach innen concav umbiegende Wandung der Medullarwülste ausschließlich einschichtige Epidermis und besteht jederseits aus 2 oder 3 einander gegenüberliegenden Zellen; alle Contouren sind hier stark abgerundet, so dass bei der Vereinigung zunächst eine Berührung der innersten, dem Centralcanal und den terminalen Theilen der Medullarwülste anliegenden Zellen erfolgt, dann aber auch die folgenden zwei Zellen sich an einander schließen und mit einander und den innersten Zellen zusammen den Anfang des Medullardaches bilden, indem sie sich von den außen liegenden, bisherigen Kameraden trennen und in den Verband des nun zu einem Ringe

geschlossenen Medullarrohres aufgenommen werden, wobei sie sehr häufig dreieckig gegen einander abgeplattet erscheinen, mit der Spitze dem Centralcanal zu gerichtet. Diese Zellen beginnen nun zu wuchern: sie wachsen zunächst über den Contour des Medullarrohres dorsal hinaus, Mitosenbildung erfolgt, der enge Raum zwischen Medullarrohr und Ectoderm nöthigt die zunehmenden Zellen nach den Seiten abzufließen, und so beginnen die Ganglienleisten des Rumpfes. Ob sich später oder auch schon beim ersten Beginn Zellen der eigentlichen Medullarwülste an der Bildung der Ganglienleisten betheiligen, ist, wie schon gesagt, sehr wohl möglich, aber schwer festzustellen — oft genug glaubt man wahrzunehmen, dass auch Zellen der terminalen Abschnitte der Medullarwülste austreten und sich dem ventralwärts abfließenden Strom der Ganglienleisten anschließen, aber sicher ist, dass die aus der embryonalen Epidermis stammenden, den Medullarwülsten ursprünglich nur benachbarten Ectodermzellen, als Medullardach von der Epidermis abgelöst, den Haupttheil der Zellmassen produciren, aus denen die Rumpfganglienleiste bei *Torpedo* hervorzüchset.

Es ist nun wichtig, zu constatiren, dass im Wesentlichen durchaus ähnlich die Kopfganglienleiste an solchen Stellen sich bildet, wo auch beim besten Willen keine Rede davon sein könnte, dass sich ein Theil der Rumpfganglienleiste darüber geschoben hätte — vor Allem also am Mittelhirn, also noch beträchtlich vor dem späteren Trigemini, etwa in der Gegend der späteren Insertion des N. trochlearis. Man muss hier freilich nicht nur Querschnitte sondern auch Horizontal- oder, wie FRORIEP es lieber nennt, Frontalschnitte zur Prüfung des Thatbestandes zu Rathe ziehen — ja am besten thut man, wenn man Keilschnitte macht, welche sich nach der hier vor sich gehenden Achsenkrümmung des Kopfes richten (Taf. 30 Fig. 5—8). Man kann dabei constatiren, dass die Zellen der Ganglienleiste, freilich in beträchtlich größerer Zahl als am Rumpf, aus Gründen, die weiter unten erörtert werden sollen, gleichfalls aus dem Medullardach hervorquellen, sich zwischen demselben und dem darüber ziehenden Ectoderm ausbreiten und nach beiden Seiten abfließen. Dabei erkennt man, dass an dieser Stelle des Hirnrohres, eben so wie zwischen den beiden Ohrblasen, bei der Massenhaftigkeit der Production der Zellen aus dem Hirndach und bei dem verhältnismäßig geringen Zwischenraum zwischen Medullarrohr und Ectoderm die innerste Schicht der Ganglienleistenzellen da, wo sie aus der horizontalen Richtung am Rücken in die

verticale an den Seiten des Medullarrohres übergeht, sich zum Theil in die Außenschicht der Medullarwülste eindringt, und dass es oft genug so aussieht, als sprossste sie aus dieser mehr seitlichen Localität hervor; bei Vergleich der vor oder hinter solchem Bilde gelegenen Schnitte erkennt man aber fast immer, dass es sich nur um das mechanische Hineindrücken dieser Ganglienleistenzellen handelt, wodurch sogar mitunter der ganze Contour des daneben liegenden Stückes des Medullarrohrs platt gedrückt wird; die Längsachse dieser Zellen steht meist rechtwinklig zu der der Zellen des Medullarrohrs selbst; wo sie es nicht ist, kann man allerdings nicht unterscheiden, ob es sich um Ganglienleisten- oder Medullarzellen handelt. Unter keinen Umständen aber kann man bezweifeln, dass die Hauptmasse der Ganglienzellen des Kopfes genau so wie die des Rumpfes aus dem Medullardach entspringt, also eben so wie diese aus der Mittellinie her stammt, wenn auch eben so oder noch stärker als bei dem Rumpftheil der Ganglienleiste hier Zellen der terminalen Theile der Medullarwülste sich an der Wucherung betheiligen: ein Gegensatz des Ursprungs beider Theile der Ganglienleiste lässt sich in keiner Weise erweisen oder auch nur wahrscheinlich machen.

Es kann nicht die Aufgabe dieser Studie sein, alle Erscheinungen des Entstehens und der weiteren Entwicklung der Ganglienleiste, zumal bei den verschiedenen Arten der Selachier, zu erörtern: es handelt sich nur darum, festzustellen, ob Unterschiede und Gegensätze zwischen Kopf- und Rumpfganglienleiste bestehen, und wenn das der Fall, ob sie sich nur auf die von FRORIEP angenommene Weise erklären lassen, und ob besonders der Satz begründet ist, dass functionsfähige Visceral- und Spinalnerven in demselben Metamer niemals hätten zusammen existiren können. In der Entstehung der Ganglienleiste des Kopfes sowohl wie des Rumpfes konnten wir keinen wesentlichen qualitativen Unterschied nachweisen, nur einen quantitativen — sehen wir nun zu, ob die weitere Entwicklung etwa Unterschiede ergiebt, die sich nur begreifen ließen, wenn die FRORIEP'sche Auffassung adoptirt würde. Zu dem Behufe möchte ich mir erlauben, aus der Darstellung FRORIEP's das Folgende wörtlich anzuführen:

»— In dem Gebiet, wo die beiden Ganglienleisten neben einander liegen und scheinbar eine einzige Leiste bilden, ist ihre medullare Abschnürungslinie oder, vorsichtiger ausgedrückt, die Linie, in der die sie zusammensetzenden Zellen zeitweise mit der dorsalen Wand des Medullarrohrs continuirlich verbunden sind, nicht identisch für

beide, sondern die Leiste des Rumpfes greift beiderseits nahe an der dorsalen Mittellinie in das Medullardach ein, die des Kopfes dagegen hängt mit letzterem in einer lateralwärts sich anschließenden, breiteren Zone zusammen und zwar an variablen Punkten, welche im Ganzen genommen mit zunehmendem Alter der Embryonen weiter lateralwärts zu rücken scheinen.«

Ich habe zunächst diesen Aussprüchen gegenüber zu betonen, dass sie keine ganz sichere Interpretation gestatten. Was ist unter der »lateralwärts sich anschließenden, breiteren Zone des Medullardaches« zu verstehen, mit der an »variablen Punkten, die im Ganzen genommen mit zunehmendem Alter der Embryonen weiter lateralwärts zu rücken scheinen«, die Kopfganglienleiste zusammenhängen soll? Dass die Medullarwülste des Kopfes allmählich mit ihren terminalen Enden sich von einander entfernen, ist ja bekannt, eben so dass das Medullardach sich im Bereich des gesammten Hirns sehr ausdehnt; in Folge dessen rücken auch die Ausgangs- resp. Ansatzpunkte der Ganglienleiste zugleich mit den Medullarwülsten lateralwärts. Bleibt doch auch an mehr als einer Stelle des Vorderkopfes ein Rest der Wucherung der Medullardachzellen in der Mittellinie liegen, ganz besonders am Dach des Mittelhirns, und wer bei Embryonen von 3—5 mm Länge Keilsehnitte in der bereits oben empfohlenen Weise durch den Kopf legt, so dass sie der Richtung der Hirnbeuge resp. Krümmung folgen, der wird am Mittelhirn und besonders in der hinteren Gegend desselben Bilder erhalten, welche vollkommen aussehen, wie Querschnitte durch das Medullarrohr des Rumpfes. Das Medullardach erscheint hier fast ganz identisch mit dem des Rumpfes, und von seinen Zellen gehen unmittelbar nach beiden Seiten Ganglienleistenzellen aus, welche sich lateralwärts verdichten, aber auf einer Strecke von 30—40 Schnitten nicht ventralwärts in die Visceralregion ziehen. Die auf Taf. 30 Fig. 5—8 abgebildeten Schnitte liegen ungefähr in der Region des späteren G. ciliare, und die Ganglienleiste, welche hier bis an die Mittellinie des Hirndaches auch noch in späteren Stadien beobachtet werden kann, enthält diejenigen Zellen, aus deren späterer Umbildung der N. trochlearis hervorgeht<sup>1</sup>. Wenn also von der höchsten dorsalen

<sup>1</sup> Ich vermag aus FROMIÉP's Darstellung nicht zu entnehmen, ob er der bestimmten Meinung sei, die Ganglienleiste — des Kopfes oder des Rumpfes — könne nur an einer Stelle mit dem Medullarrohr in Verbindung stehen: es scheint aber, dass etwas Ähnliches seinen Auffassungen zu Grunde liege; wie er denn auch einen Grund des Verfalls der vordersten Spinalganglien in dem

Partie des Mittelhirns, der Mittellinie nicht nur dicht angelagert, sondern über sie hinweggreifend die Kopfganglienleiste entspringen kann, so entkräftet das wohl sehr beträchtlich den von FRORIEP beschriebenen und abgebildeten Unterschied im Ursprunge der Rumpf- und Kopfganglienleiste, der in dem Bezirk des Nachhirns hinter der Ohrblase die über einander geschobenen Theile der beiden, ursprünglich nach FRORIEP ganz von einander geschiedenen und hinter einander gelegenen Ganglienleisten kennzeichnen soll. Wesshalb sollen auch nicht an dieser Stelle Reste der ursprünglich auch hier in der Mittellinie zuerst wuchernden Ganglienleiste sich erhalten haben, während andere Wucherungsproducte etwas weiter lateralwärts gerückt und dort irgendwie plasmatischen Zusammenhang oder auch nur Berührung mit den terminalen aber doch nicht mehr völlig median gelegenen Theilen der Medullarwülste des Nachhirns gefunden haben? Zur Erklärung des Zustandekommens dieses höchst einfachen Verhältnisses dürfte die FRORIEP'sche Hypothese des Übereinander-

---

Aufhören des Zusammenhanges derselben mit dem dorsalen Theil der Rumpfganglienleiste und durch diesen mit dem Medullarrohr erblickt (l. c. pag. 388 Anm.). Welche functionellen Beziehungen dieser celluläre — denn ein anderer kann wohl nicht angenommen werden — Zusammenhang der Ganglienleiste mit dem Medullarrohr in dieser frühen Entwicklungsperiode aber haben soll, ist mir nicht klar geworden: ich habe keinen anderen Zusammenhang entdecken können, als den der Abstammung des Zellmaterials der Ganglienleiste aus den Zellen des Medullardaches und der diesen nächst gelegenen terminalen Zellen der Medullarwülste, eine Abstammung, welche wohl darauf schließen lässt, dass einstmals auch ein Faserzusammenhang an diesen Stellen zwischen Medullarwülsten und peripherischen Nerven bestanden habe, der einer anderweiten Verbindung gewichen ist. Die aus dieser Localität herstammenden Zellen bewahren eben ihre Lebens- und Entwicklungsfähigkeit in sich selbst, gleichgültig, ob sie noch in Contact mit der Ursprungslocalität stehen oder nicht: das geht schon daraus hervor, dass sie alle ohne Ausnahme in gewissen gar nicht späten Stadien jeglichen Contact mit dieser Ursprungsstelle aufgeben und doch zu dem gesammten peripheren sensiblen Nervensystem sich gestalten, welches secundär durch Einwachsen von Fasern in neuen functionellen Zusammenhang mit dem Medullarrohr tritt. Das Zugrundegehen der vordersten Spinalganglien kann also schwerlich darin begründet sein, dass ihr Zusammenhang mit den dorsalen Theilen der Ganglienleiste und durch diesen mit dem Medullarrohr aufgehört habe: es müssen dafür andere, in den Zellen dieser vordersten Ganglienanlagen selbst gelegene Verhältnisse maßgebend sein. Diese Verhältnisse werden irgend wie in Abhängigkeit von phylogenetischen Functionsveränderungen gedacht werden müssen, wie sie eben das Werden und Vergehen ganzer Organismen und aller ihrer einzelnen Theile betreffen — für uns freilich bildet das einstweilen noch ein Buch mit sieben Siegeln, an dessen Öffnung und Entzifferung wir mit der äußersten kritischen Vorsicht zu gehen haben.

schiebens zweier ursprünglich getrennter und auf einander folgender Ganglienleisten eben desshalb nichts helfen, weil, wenn wir das Ubereinanderschieben an der caudalen Grenze der Ohrblasen Halt machen lassen, die gleichen Verhältnisse am Mittelhirn unerklärt blieben, wo der Ursprung und ein relativ dauernder Zusammenhang der Ganglienleiste mit den der Mittellinie benachbarten Regionen des Medullardaches, wie eben betont, nachgewiesen worden ist. Andererseits lässt es FRORIEP selbst zweifelhaft, bis wie weit caudalwärts seine Kopfganglienleiste sich in die Rumpfgegend hineingedrängt habe (vgl. pag. 372, wo es heißt: »— die Ganglienleiste des Kopfes lässt sich in das Rumpfgebiet hinein verfolgen, wie weit, kann ich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit angeben —«). Dieser Unsicherheit kann ich um so weniger abhelfen, als ich an eine besondere Kopfganglienleiste der Selachier nicht glaube; meines Erachtens handelt es sich, so weit der Unterschied zwischen Kopf und Rumpf auch an der Ganglienleiste zum Ausdruck gelangt, allerdings zunächst um die Verschiedenartigkeit und Verschiedenwerthigkeit der Ganglien und Nerven, welche den Kopf gegenüber dem Rumpf auszeichnen, wobei ganz besonders ins Gewicht fällt, dass gegenüber den rein sensiblen Producten der Rumpfganglienleiste die Zellen der Kopftheile derselben eine beträchtliche Betheiligung an der motorischen Sphäre erlangen, die sogar bei *Torpedo* in Gestalt der elektrischen Nerven eine ganz außergewöhnliche Bedeutung erreichen; aber auch in der sensiblen Sphäre hat zufolge des mächtig ausgedehnten Systems der Schleimcanäle und der Seitenlinie der Kopftheil ein gewisses Übergewicht über die Spinalgangliensphäre erlangt. Das Einlaufen der sensiblen oder sensorischen Fasern des Lateralisystems in das Nachhirn, und das Auslaufen der motorischen Seitenhornfasern aus demselben bedingen selbstverständlich andere Contactverhältnisse zwischen dem Kopftheil der Ganglienleiste und dem Nachhirn, als sie zwischen den Spinalganglien und dem Rückenmarksröhr bestehen; ganz besonders sind es am Ende des sog. Kopftheils die Seitenhornfasern, die einen großen Unterschied hervorgerufen und jenen merkwürdigen Abschnitt der Ganglienleiste bilden, der von BALFOUR, mir und FRORIEP als Commissur bezeichnet worden ist. Dieser Theil unterscheidet sich von dem eigentlichen Kopftheil der Ganglienleiste dadurch, dass er keine sensiblen Fasern enthält: die sensiblen Vagusfasern und das ganze Gebiet der Lateralisfasern laufen in den eigentlichen Vaguswurzeln in das Nachhirn ein; die Spinalganglien sind, so weit die »Commissur« reicht, in Rück-

bildung; dieselbe wird also ausschließlich von Fasern des Accessorius gebildet, welche bekanntlich die Innervation des M. trapezius besorgen. Dass ein Überkreuzen der Accessoriusfasern und der vordersten motorischen und sensiblen Spinalnerven stattfindet, ist auch von mir keineswegs in Abrede gestellt worden, und um so weniger, als ich mich eingehend mit den Erscheinungen der Entwicklungsgeschichte des M. trapezius und seiner Innervation beschäftigt habe, wie ich schon in der 21. Studie pag. 217 ff. und 233 erwähnt habe.

Aber selbst wenn bei den vielen und tiefgreifenden Veränderungen und Verschiebungen, welche in der Occipitalregion des Selachierkörpers unzweifelhaft stattgefunden haben, auch solche geschehen sein sollten, die einer Art von teleskopischem Ineinanderschieben vergleichbar blieben, so wäre damit durchaus nicht erwiesen, dass dies nur durch den Ausfall hinterer cerebraler und vorderer spinaler Metameren geschehen sein könne. Eine wirkliche Analyse der mannigfaltigen, auf die verschiedensten Einflüsse zurückzuführenden, einander durchkreuzenden und doch wiederum auch bedingenden Prozesse, welche die gegenwärtigen topographischen Beziehungen aller Organsphären der Occipitalregion hergestellt haben, wird noch lange ein *Pium desiderium* bleiben: und wenn von vergleichend-anatomischer Seite gerade auf den M. trapezius verwiesen wird, als auf einen vermeintlichen *rocher de bronze* der Archipterygiumtheorie<sup>1</sup>, so möchte ich meinerseits darauf hinweisen, dass gerade die auffallenden Beziehungen des Trapezius zu den übrigen Muskeln des Kiemenkorbes, seine weit nach vorn sich erstreckenden Fasern bei den Squaliden, seine geringe Ausbildung bei den Rajiden, seine Innervation und seine Entwicklungsgeschichte erst recht sorgfältig studirt und analysirt werden sollten, ehe die fundamentalen Prozesse, welche zur gegenwärtigen Gestaltung der Occipitalregion geführt haben, so sicher und so vollständig bekannt sein dürften, dass sie zu der FRORIEP'schen These berechtigen könnten: »typische Visceralbogensnerven und typische Spinalnerven können nicht in denselben Metameren des Wirbelthierkörpers functionsfähig vorgekommen sein«. Gerade der N. accessorius, welcher den M. trapezius innervirt, hat specielle Beziehungen zu dem kritischen Theil der Kopfganglienleiste, den FRORIEP eben so wie BALFOUR und ich als Commissur bezeichnen, von dem FRORIEP nicht angeben

<sup>1</sup> Siehe Nachtrag!

kann, wie weit er in das Spinalgebiet hineingreife. Die Fasern des Accessorius sind Seitenhornfasern, also motorischer Natur, und sie treten aus an einer seitlichen, zwischen sensiblen und motorischen Wurzeln gelegenen Stelle des Medullarrohres, das eben gerade dieses Austrittes halber als »zusammengesehoben« angesehen wird. Dass hier Concentrationen stattgefunden haben, die man meinet halben auch Übereinanderschiebungen nennen mag, ist zweifellos, darin bin ich mit FRORIEP und Andern einverstanden, eben so mit der Äußerung FRORIEP's (l. c. pag. 391): »welche Motive [zu dieser Concentration oder Incinanderschabung] die treibenden sind, ist freilich eine complicirte Frage«; wenn aber FRORIEP gleich danach sagt: »dieselbe braucht hier aber vorläufig nicht gestellt zu werden,« so weiche ich allerdings sehr von ihm ab. Ich bin im Gegentheil der Meinung, dass diese Frage sofort gestellt werden muss, denn nur ihre ausreichende Beantwortung kann jene These von der Unmöglichkeit gleichzeitigen Vorkommens functionsfähiger typischer Visceral- und Spinalnerven in demselben Metamere eventuell rechtfertigen.

An und für sich ist ja kein Grund zu erdenken, wesshalb functionsfähige Visceral- und Spinalnerven in demselben Metamere nicht vorkommen könnten: die ersteren innerviren in der sensiblen Sphäre specifische Sinnesorgane und daneben auch die Haut des Kopfes, in der motorischen die Muskulatur der Kiemen und Kiefer; letztere liefern die sensiblen Nerven des Rumpfes mit Ausschluss der Seitenorgane und die motorischen der gesamten Urwirbelmuskulatur mit Einschluss der in den Kopfbereich eingedrungenen epi- und hypobranchialen Muskulatur — also eine gegenseitige Ausschließung beider Nervensysteme könnte nur dann stattfinden, wenn vorgängig bewiesen wäre, dass keinerlei Urwirbelmuskulatur im Kopfe noch vorhanden oder früher vorhanden gewesen sei, auch keinerlei Derivate derselben zu neuen Functionen übergegangen, sondern alle Kopfmuskeln visceralen Ursprungs seien. Eben so müsste ausgeschlossen werden, dass je in ursprünglichen Rumpfsegmenten Homologa der Visceralmuskulatur bestanden haben könnten, welche durch Seitenhornfasern innervirt gewesen wären. Da diese Fragen aber gerade das große Problem bilden, um dessen Lösung noch gerungen wird, die nur auf dem Wege der schärfsten Analyse ontogenetischer Mesodermentwicklung gelingen kann, so bildet die FRORIEP'sche These in gewissem Sinne eine *Petitio principii*. Sobald nachgewiesen oder wenigstens höchst wahrscheinlich gemacht werden kann — und das ist schon so und so oft unternommen worden und wird in

der ausführlichsten Weise von Neuem geschehen in den nächsten »Studien zur Urgeschichte«, welche im Manuscript fast vollendet vor mir liegen — dass in der That alle visceralen Muskeln des Kopfes von Anfang an mit entsprechenden Urwirbeln des Kopfes — sowohl des Hinter- wie Vorderkopfes — in Zusammenhang standen, dass von dieser Urwirbelmuskulatur der *M. rectus externus* als deutlichster, wenn auch in seiner Function veränderter Rest — er repräsentirt 6—8 Metameren! — übriggeblieben ist, dass der *N. abducens*, der ihn innervirt, als Rest resp. Collector eben so vieler vorderer Spinalwurzeln angesehen werden darf, so verringert sich, um es milde auszudrücken, die Wahrscheinlichkeit der Hypothese, dass der Kopf von Hause aus keine autochthonen Urwirbel gehabt haben sollte, außerordentlich. Wer es dann noch unternehmen will, den Beweis zu führen, dass die im Embryo nachweisbar vorhandenen Urwirbel des Hinterkopfes nur durch Übereinanderschieben der benachbarten Rumpf- und Kopfabschnitte an diese Localität gelangt seien, müsste zugleich den Beweis führen, dass der *Rectus externus* nicht aus verschmolzenen Urwirbeln des Vorderkopfes hervorgegangen sei, und er müsste gleichzeitig beweisen, dass der *N. abducens* nicht die Dignität einer oder einer Summe vorderer Spinalwurzeln besäße. Misslänge dieser Beweis — und ich bin überzeugt, dass er misslingen wird — so wäre die Hypothese von der Übereinanderschiebung von Kopf- und Rumpfmuskulatur in der Occipitalregion in dem von FRORIEP und FÜRBRINGER resp. GEGENBAUR angenommenen Sinne verloren, damit aber auch die These widerlegt, dass functionsfähige Visceral- und Spinalnerven nicht in demselben Metamere vorhanden sein könnten.

Ich habe diese Erörterung vorweg genommen, um nun auf die Frage zurückzukommen, ob thatsächliche Reste von Spinalnerven und Spinalganglien an den Ganglienleisten des Kopfes von *Torpedo ocellata* vorhanden seien, wie ich es in der 18. und 19. Studie beschrieben habe. Ich nannte dieselben Vagusspinalganglien (l. c. pag. 89), habe eine Reihe Abbildungen gegeben und über ihr Vorkommen berichtet. FRORIEP (l. c. pag. 388) bemerkt zu diesen meinen Angaben: »— ventralwärts, in dem ganzen Gebiet bis zur Gehörgrube, finde ich ventral oder medial von der Vagusplatte nirgends Zellen, die ich von der Rumpfganglienleiste abzuleiten in der Lage wäre. An der medialen Fläche der rudimentären Muskelplatte der Somite *w*, *v* und *u*« (nach meiner Terminologie *u*, *t*, *s*) » liegen

zwar in mehreren Schnitten Zellen mit größeren, dunkler tingirten Kernen, dieselben stellen sich aber durchweg als Begleitzellen der ventralen Wurzeln heraus, welche bisweilen wohl erhalten nachweisbar bleiben, auch wo von den ventralen Wurzeln selbst nichts mehr zu erkennen ist.« Und in einer Anmerkung auf derselben Seite fügt FRORIEP hinzu: »In dem ventralwärts von der Kreuzung der Ganglienleisten gelegenen Gebiet finden sich in der Regel keine Ganglienreste; sie kommen vor, ich will die Richtigkeit der Beobachtungen von DOHRN nicht bestreiten, aber sie sind äußerst selten. Meine Erfahrungen darüber eingehender darzulegen, gestattet der Rahmen der vorliegenden Abhandlung nicht, ich hoffe in besonderer Mittheilung darauf zurückzukommen.«

Dass es sehr leicht geschehen könne, celluläre Reste ventraler Wurzeln mit den von mir als Vagusspinalganglien beschriebenen Gebilden zu verwechseln, will ich meinerseits bereitwilligst zugeben, auch dass es vielleicht in manchen Fällen unmöglich sein dürfte, zu entscheiden, ob solche ventralen oder dorsalen Ganglienreste vorliegen — sind doch diese Zellen überhaupt selten und einstweilen nur bei *T. ocellata* und bei keinem anderen Selachier aufgefunden. Dass aber deutliche dorsale Ganglienreste auf der Innenseite der betreffenden Occipitalmyotome vorkommen, steht für mich außer Frage; ich halte es desshalb für erforderlich, durch genaueste Abbildung eines solchen Gebildes auch weiteren Kreisen die Möglichkeit zu gewähren, über die topographischen und sonstigen Beziehungen derselben eine eigene Meinung zu gewinnen, besonders auch darüber, dass es sich in dem abgebildeten Falle unter keinen Umständen um Reste ventraler Wurzeln handeln kann. Auf Taf. 26 Fig. 1—10 gebe ich ganz genaue, Zelle für Zelle copirende Abbildungen der einschlägigen Verhältnisse von einem 7 mm Länge messenden, in Horizontalschnitte zerlegten Embryo. Die Zeichnungen sind von Herrn Dr. GAST in 360facher Vergrößerung hergestellt. Fig. 2 ist der dorsalste Schnitt: er trifft die Vagusplatte (*vag*) gerade an der Stelle, wo die »Commissur« (*Comm*) in sie einmündet, indem sie den Urwirbel *u* (nach FRORIEP'scher Terminologie *x*) überkreuzt. Caudalwärts von dieser Überkreuzung beginnt das Spinalganglion *v*. Außer den genannten Gebilden sieht man zwischen Ectoderm (*Ect*) und Medullarrohr (*Med*) nur lose, sternförmig mit einander verbundene Mesenchymzellen. Auf der folgenden Fig. 3 sieht man bei (*Vg.Sp.G.*) einen Zapfen von nach innen, d. h. dem Medullarrohr zu gerichteten Zellen, welcher aus der Masse der Zellen der Vagus-

platte hervorgeht, von ihr mit breiterer Basis entspringt und mit seiner Spitze die Mesenchymzellen aus einander geschoben hat. Die Commissur zwischen Vagusplatte und Rumpfganglienleiste ist auf diesem Schmitte nicht mehr sichtbar, vielmehr geht die innere Lamelle des Urwirbels *u*, deren Zellen bereits Anstalt zur Umwandlung in Muskelfasern getroffen haben, zwischen Vagusplatte und Spinalganglion *u*, welches vom Ende der Commissur abwärts gerichtet neben diesen muskelbildenden Zellen sich findet, auf der Innenseite der Vagusplatte frontalwärts auf jenen Zapfen zu. Die Vagusplatte wird von Mesenchymzellen an ihrem hinteren Ende durchsetzt, so dass ein hinterster Theil abgeschnitten wird (*Vg<sub>1</sub>*). Auf Fig. 4 ist von der Vagusplatte eben dieser abgeschnittene hinterste Theil sehr deutlich, weniger deutlich der vordere Theil; zwischen beiden sieht man die Mesenchym- oder aufgelösten Zellen der äußeren Cutislamelle des Urwirbels *u*, dessen innere Lamelle nun schon viel deutlicher ihre Ausbildung zu Muskelfasern begonnen hat. Einige Zellen des Spinalganglions *u* liegen durchaus deutlich inmitten des Mesenchyms — aber noch viel bestimmter erkennt man weiter vorn die als rundlichen Haufen liegenden Zellen des Vagusspinalganglions *s*. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt die nächste Fig. 5, nur sind beide Ganglienklümpehen etwas kleiner geworden, und die Muskelfasern von *u* verschmelzen nach vorn mit denen des Myotoms *t*. Auf Fig. 6 macht sich der Umfang der Vagusplatte wieder mehr geltend, die Lücke zwischen ihr und dem hinten abgeschnittenen Theil *vg* wird geringer, die Myotome *u* und *t* lassen sich kaum mehr von einander trennen, die beiden Spinalganglienreste *u* und *s* weisen nur noch wenige Zellen auf, an dem ersteren (*u*) aber erscheinen einige vordere, vorgelagerte Zellen, welche bereits der von unten heraufsteigenden, zugehörigen motorischen Wurzel angehören. Auf der Fig. 7 sieht man, wie diese motorischen Zellen stark zugenommen haben, das Vagusspinalganglion aber ist nur einige wenige Zellen groß und verschwindet auf Fig. 8 völlig, eben so wie das Ganglion *u*, bei dem indessen einige schräg gegen das Medullarrohr, unterhalb der nebenliegenden Arterie verlaufende Fasern die Reste der ventralen Wurzel darstellen. Auf Fig. 1 habe ich bei nur 190facher Vergrößerung die dorsalere Partie der gesamten Ganglienleiste darstellen lassen, welche vor dem Myotom *u* nach außen sich vorwölbt, um dort die größere Zellmasse der Vagusplatte in sich aufzunehmen oder in sie überzugehen.

Es dürfte schwer halten, das vorstehend beschriebene Gebilde

anders zu deuten, als es hier gesehehen ist. Dass das Ganglion *s* unmittelbar von der Vagusplatte her stammt, ergibt der breite Ansatz auf Fig. 3; dass es sich dabei um eine homologe Bildung zu den darauf folgenden Spinalganglien handelt, erweist der Vergleich mit dem darauf folgenden Ganglion *u*; der einzige, aber sehr charakteristische Unterschied beider Gebilde besteht in der Anwesenheit motorischer Wurzelzellen bei letzterem, von denen bei ersterem keine Spur vorhanden ist. Nun sagt zwar FRORIEP, solche motorische Begleitzellen blieben bisweilen wohl erhalten nachweisbar, auch wo von den ventralen Wurzeln selbst nichts mehr zu erkennen sei: ich glaube indess kaum, dass FRORIEP dies Argument gegen die von mir festgehaltene Deutung des Ganglions *s* geltend zu machen bereit sein würde, wo doch die dorso-ventrale Ausdehnung dieses Ganglions und sein breiter Ansatz an der Vagusplatte sich einer solchen Deutung nur mit dem äußersten und schwerlich zu rechtfertigenden Zwange fügen würde. Um das deutlicher zu machen, habe ich auf Taf. 27 Fig. 1—17 Horizontalschnitte eines 7 mm langen Embryos abgebildet, welche durch einen Theil der rechten Occipitalgegend gelegt wurden. Diese Schnitte erläutern die topographischen Beziehungen zwischen Ganglienleiste, sensiblen Nerven, motorischen Nerven und Somiten *u*, *v* und *w*. Man sieht, wie die sensiblen Nerven und Ganglien *v* und *w* von der Ganglienleiste abwärts wachsen (Fig. 1—4), wie erst auf der Fig. 5 eine Spur der motorischen Nerven (*N*) auftritt, aber noch nicht in Contact mit dem gleichnamigen Spinalganglion *v*, wie dieser Contact erst auf Fig. 6 beginnt und bis Fig. 8 dauert. Auf Fig. 9 ist keine Spur des Spinalganglions oder von ihm ausgehender Zellen mehr zu sehen, dagegen eine Anzahl von Nervenzellen, die aus den beiden Wurzelbündeln zusammengeflossen sind und in der Nachbarschaft der Muskellamelle von Somit *v* sich ablagern. Diese Zellmasse bleibt auf Fig. 10—12 liegen, dann vermindert sie sich bis auf Fig. 15, wo sie verschwindet.

Die Verhältnisse des Metamers *w* weichen von den vorhergehenden etwas ab. Auf Fig. 1—6 ist die sensible Zellmasse beträchtlicher als bei Metamer *v*; auf Fig. 7 erscheint, der Muskellamelle von *w* dicht angeschmiegt, der erste dorsale Ausläufer des gleichnamigen motorischen Nerven (*N*<sub>1</sub>), der sich aber überhaupt nicht mit der sensiblen Zellmasse verbindet, sondern, wie Fig. 9—11 beweisen, zwar seinerseits eine beträchtliche Ausdehnung erreicht, aber von dem schmaler gewordenen sensiblen Ast immer deutlich

getrennt bleibt. Von Fig. 13 an ändert sich das Größenverhältnis: der sensible Ast nimmt an Umfang zu, der motorische ab, erst auf Fig. 14 treten beide in Contact mit einander, der sensible nimmt auf Fig. 16, der motorische auf Fig. 17 ein Ende.

Vergleicht man mit diesen Bildern und dem von ihnen dargestellten Thatbestande die Verhältnisse des vorher geschilderten Vagusspinalganglions, so leuchtet es von selbst ein, dass es sich bei letzterem unter keinen Umständen um eine nach oben gerückte motorische Zellmasse handeln kann, sondern wie auf Taf. 27 Fig. 3 u. 4 um ein sensibles Spinalganglion. Von einem zugehörigen motorischen Nerven ist, wie schon gesagt, keine Spur aufzufinden, der Zusammenhang mit der Vagusplatte ist absolut unzweifelhaft — die Interpretation also schwerlich anders möglich, als sie von mir gewonnen worden. Sollte aber dennoch eine der FRORIEP'schen Auffassung verwandte Deutung versucht werden, so fehlt es nicht an weiteren Argumenten, sie abzuweisen. Zunächst habe ich auf Taf. 26 Fig. 9 einen Querschnitt aus dem Embryo XI. 857. VI. 15 abgebildet, welcher auf beiden Seiten in entsprechender Lage Zellklümpchen darstellt, die ich auch als letzte Reste zweier Vagusspinalganglien deute. Freilich ist das Bild nicht entfernt so klar und deutlich wie die Fig. 2—8 auf Taf. 26, aber dennoch glaube ich in meiner Interpretation nicht zu irren. Ich habe aber in der 19. Studie eine ganze Reihe von Fällen beschrieben, bei denen gleichartige Gebilde an der Vagus-Glossopharyngeusplatte zur Beobachtung kamen: darunter sind mehrere, welche der Fig. 3 gleichen und eine zapfenförmige Vorragung der Vagusplatte nach innen, dem Medullarrohr zugewendet, aufweisen; es fehlen aber an diesem Zapfen die abwärts zur Bildung eines gesonderten Ganglions erforderlichen Zellen. Solche Befunde deuten darauf hin, dass derlei Ganglionbildungen an der Vagusplatte zwar angelegt werden, aber auf halbem Wege stecken bleiben; sie lassen sich aber nicht so deuten, als handle es sich um Zellen, welche von unten herauf bis an die Vagusplatte hinaufgewachsen wären und dort als Zapfen übrig blieben, während die verbindenden Zellen und Fasern der motorischen Wurzel, von der sie ursprünglich etwa ausgegangen sein sollten, zu Grunde gegangen seien. Eine Reihe anderer Embryonen zeigen durch 2 oder 3 Schnitte solche Zapfen oder Verdickungen der Glossopharyngeus-Vagusplatte, aber dieselben sind dorsal, nicht ventral, am stärksten — ein Anhaltspunkt dafür, dass sie dorsal anfangen und ventral fortschreiten sollten. Es handelt sich also offenbar um zu Grunde gehende

Gebilde, zu denen nur noch der Anfang gemacht wird, die dann aber in der weiteren Entwicklung stecken bleiben und verschwinden.

Wenn es sich also bei dem auf Taf. 26 Fig. 1—8 abgebildeten Zellhaufen thatsächlich nur um einen Abkömmling der Vagusplatte und nicht um ein Product vorderer motorischer Nerven handeln kann, so bleibt noch übrig zu ermitteln, ob die Beziehungen dieses speciellen Zellhaufens zum Ganzen der Vagusplatte irgend welchen Anhaltspunkt geben, die FRORIEP'sche Hypothese vom Überkreuzen zweier gesonderter Ganglienleisten zwingend oder auch nur möglich erscheinen zu lassen. Nach FRORIEP's Auffassung müsste dieses Ganglion von der dorsalsten Partie der Gesamtzellmasse dessen, was ich Vagusplatte nenne, abstammen, denn diese dorsalste Partie entspräche dem frontalen Stück der Rumpfganglienleiste. Thatsächlich entspringt der Zapfen, dessen ventrale Verlängerung das Ganglion bildet, aus Zellen der Gesamtvagusplatte, welche sich zwar als ursprünglich der Ganglienleiste und nicht den seitlich angelegerten Placoden zugehörig kenntlich machen; von einer anderen Sonderung oder Trennung in dorsalere und ventralere Zellgruppen oder Zellschichten der Ganglienleiste ist aber keine Spur zu finden, weder durch wirkliche räumliche Scheidung, noch durch differenzierende Richtung der Zellkerne, auf welche FRORIEP Gewicht zu legen scheint. Soll die Richtung der Zellkerne irgend welche Bedeutung in solchem Betracht haben, so müssten die seitwärts gerichteten Kerne des Zapfens auf Fig. 3 dafür sprechen, dass derselbe mitten aus der Vagusplatte hervorzüchse — aber die Lagerung der Zellkerne hängt wohl oft genug von anderen Einflüssen ab als von ursprünglichen Wachstumsverhältnissen, und dürfte schwerlich ausreichen, so verwickelte Processe, wie die hier in Frage stehenden, wesentlich aufzuklären. Prüft man mit denselben Kriterien und im Hinblick auf dieselben Deutungen den Zusammenhang des Ganglions *u*, welcher auf denselben Figuren dargestellt ist, so wird es eben so wenig gelingen, an dieser Localität der »Commissur« irgend welche Differenzirung des Zellmaterials zu constatiren, vielmehr geht die basale Fläche desselben ohne jede Unterbrechung in die Zellmasse der Commissur über, und die Richtung der Kerne dieser Zellen lässt keinerlei Differenzirung in dorsale Rumpf- und darunter liegende Kopfganglienleiste erkennen. Ja, nicht einmal in der Breite der Commissur ist eine Verschiedenheit zu erkennen: die über einander liegenden, also in den Schnitten auf einander folgenden

Zelllagen, aus denen ventral das Ganglion hervorstößt, sind von derselben Breite, d. h. 2—4 Zellen breit. Wenn also doch das Ganglion von der dorsalsten Partie der Commissur, der vermeintlichen überkreuzenden Rumpfganglienleiste herkommen soll, so muss die durchkreuzende Kopfganglienleiste gerade eben so breit sein wie jene, dieselbe also doch für die Dicke wenigstens eines oder zweier Schnitte völlig durchbrochen und von ihrem ventralen Producte, dem Ganglion, abgeschnitten haben — aber so sehr man sich bemüht, irgend Etwas zu entdecken, was als tatsächlicher Befund der Natur oder Lagerung der betreffenden Zellen auf derlei Ereignisse hindeuten möchte, es ist nichts davon zu finden, auch nicht einmal eine Andeutung der Umlagerung der Zellkerne.

Nun behauptet FRORIEP (l. c. pag. 388 Anm.), der Durchbruch der Kopfganglienleiste rücke bei *T. ocellata* nicht weiter caudalwärts als ungefähr auf die Mitte oder caudale Grenze des Urwirbels  $\alpha$  (nach meiner Terminologie  $u$ ), das ist also gerade die Stelle, von der ich hier spreche. Gleichzeitig aber sagt er auch, die Rückbildung der Spinalganglien schreite auch caudalwärts von dieser Stelle fort, — und das ist zweifellos und fast regelmäßig der Fall; da liegt doch nun die Folgerung sehr nahe, dass diese Rückbildung überhaupt nicht dadurch zu Stande gebracht worden sei, dass die »durchbrechende Kopfganglienleiste ein Ganglion nach dem anderen von der Rumpfganglienleiste abschneide«, sondern dass ganz andere Motive für dies allmähliche von vorn nach hinten geschehende Zugrundegehen der vordersten Spinalganglien angenommen werden müssen: denn wo es überhaupt keine Kopfganglienleiste mehr giebt, kann sie selbstverständlich auch keine Spinalganglien mehr »abschneiden«. Ich habe oben schon betont, dass die Ursachen dieses Zugrundegehens in den Zellen der Ganglien selbst gesucht werden müssen, und dass kein supponirter »Zusammenhang mit der Ganglienleiste oder durch diese mit dem Medullarrohr« dafür irgendwie verantwortlich gemacht werden könne: ich möchte auch noch darauf hinweisen, dass, wenn FRORIEP aus dem Vergleich zweier Embryonen von 4,65 mm und 5,25 mm Länge schließt, das Ganglion  $\alpha$ , das bei dem kleineren noch voll entwickelt war, sei bei dem größeren bis auf einen geringen Rest geschwunden, dieser Schluss nicht beweisen könne, dass von Hause aus bei dem größeren Embryo eben dieses Ganglion so groß gewesen sei wie bei dem kleineren: die Dimensionen dieser Ganglien variiren so stark bei den verschiedenen Individuen, ja ihr Auftreten ist überhaupt ein so unregelmäßiges, dass

schon auf den Seiten desselben Embryos beträchtliche Unterschiede sich darstellen.

Kann ich somit in keiner Weise mit der FRORIEP'schen Anschauung von dem Bestehen zweier getrennter Ganglienleisten und ihrer Wirkung auf einander mich einverstanden erklären und noch weniger darin eine neue Stütze für die von mir bekämpfte Auffassung von der grundsätzlichen Verschiedenartigkeit eines besonderen Kopf- und Rumpfabchnittes des Wirbelthierkörpers erkennen, so bin ich dennoch bereit, einen Gegensatz in der geweblichen Composition beider Körpertheile zuzugeben. Und auffallenderweise localisirt sich dieser Gegensatz gerade in der Ganglienleiste!

Es ist bekannt, dass zuerst KASTSCHENKO darauf hinwies, ein beträchtlicher Theil der Zellen der Ganglienleiste werde nicht zur Bildung von Ganglien gebraucht, gehe vielmehr in das »Mesenchym« über (Anat. Anz. 3. Jahrg. pag. 464). Diesen Hinweis nahm GORONOWITSCH auf: in seinen Händen gestaltete er sich aber zu einer alles Herkömmliche so sehr anzweifelnden und umstürzenden Doctrin, dass man von den Ganglienleisten sagen durfte, sie trügen ihren Namen wie *lucus a non lucendo*: Alles ging nach GORONOWITSCH daraus hervor, nur keine Ganglien. Der Aufsatz von GORONOWITSCH »Unters. üb. d. Entw. d. sog. Ganglienleisten im Kopfe der Vogelembryonen« (Morph. Jahrb. 20. Bd. 1893 pag. 187 bis 259) ist so bekannt, dass ich ihn weiter nicht zu analysiren brauche: schon sein Titel lässt erkennen, dass GORONOWITSCH nicht an die Bildung von Ganglien und Nerven aus dem Material dieser Leisten glaubt, wenigstens so weit der Kopf in Frage steht. GORONOWITSCH ist in diesem seinen Aufsätze mit den beträchtlichen Schwierigkeiten der Aufgabe, die gewebbildende Bedeutung der Ganglienleiste festzustellen, nicht fertig geworden, aber ihm bleibt das große Verdienst, energisch an den Dogmen der Tradition gerüttelt und den Zweifel in sein Recht gesetzt zu haben. Er ließ es unentschieden, ob die Bedeutung der von ihm periaxiale Stränge genannten Gebilde für die Entwicklung der Visceralbögen bloß darin bestehe, dass ein Theil derselben die Muskulatur der Bögen liefert, wie GOETTE angab, oder ob sie noch andere Functionen erfüllen. Er sagt: »früh erscheint eine zusammengesetzte Anlage, welche hauptsächlich mit der Entwicklung der Visceralbögen verbunden ist und in späteren Stadien auch das nervenführende Gewebe der Nerven liefert«. Was GORONOWITSCH in dieser seiner ersten Arbeit »nervenführendes Gewebe« nennt, bezeichnet er näher

auf pag. 237: »— durch diese Differenzirung entsteht eine Art Stützgewebe, in welches nachträglich die Neuroblastenfortsätze einwachsen. Dieses Stützgewebe ist für den Truncus mandibularis rein mesodermaler Herkunft, für den Truncus ophthalmicus aber gemischter Natur. Die beiden Stämme zeigen auf Isolationspräparaten eine absolut identische Structur.« Rein mesodermal nennt GORONOWITSCH Gewebe, welches nicht durch ectodermale Producte durchsetzt ist, gemischter Natur dagegen diejenigen, in denen Ectodermabkömmlinge enthalten sind. Dass dennoch beide Gewebe »absolut identische Structur« offenbaren, nennt GORONOWITSCH ein Beispiel dafür, wie genetisch verschiedene Gebilde, nämlich Derivate des embryologischen Bindegewebes (nervenführendes Gewebe) und Spongioblasten des Medullarrohres in Folge der Identität ihrer physiologischen Aufgabe in morphologisch identische Gebilde sich umwandeln, indem beide als Stützgerüste für künftige Nervenbahnen und Nervencentren dienen. GORONOWITSCH fügt gleich darauf hinzu: »Die Beschaffenheit des nervenführenden Gewebes erklärt uns die eigenthümlichen Structurverhältnisse, welche DOHRN (Studie 17, pag. 280) nach Schnitten von frühen Stadien der Nervenanlagen bei *Selachiern* beobachtete. Dieser Forscher fand, dass der Achsen-cylinder wie im Plasmakörper der Zelle eingeschlossen erscheine. In Wirklichkeit aber wächst der Achsen-cylinder (Neuroblastenfortsatz) in das schwammige Gerüst des nervenführenden Gewebes nachträglich ein und erscheint folglich auf Schnitten von allen Seiten umgeben von den Maschen der Fortsätze der Zellen, welche dieses Gerüst bilden.« Die Fehlerquelle, an welcher GORONOWITSCH zum Theil scheiterte, resp. sich in beträchtliche Widersprüche verwickelte, war auch hier die dogmatisch festgehaltene Neuroblasten- und Neuronentheorie; es leuchtet ein, wie wichtig es auch für den Fortschritt auf rein phylogenetisch morphologischem Felde war, die Hindernisse aus dem Wege zu schaffen, welche diese Theorie überall bereitete: die Parallelität phylogenetischer und neurogenetischer Arbeiten in den »Studien z. Urgeschichte d. Wirbelthierkörpers« ergab sich dadurch als durchaus nothwendig und wird sich auch noch weiterhin als unentbehrlich erweisen.

Anders als GORONOWITSCH fasste Miss JULIA PLATT das zuerst durch KASTSCHENKO in Bewegung gesetzte Problem.

In dem Aufsatz: »Ontogenetische Differenzirung des Ectoderms in *Necturus* (Arch. Mikr. Anat. 43. Bd. 1894 pag. 911 ff.) sucht sie festzustellen, dass aus der Ganglienleiste außer den Ganglien-

zellen, welche später Nervenfasern »spinnen«, auch Mesenchym hervorgehe. »Bei *Necturus* . . . nimmt die Neuralleiste an der Bildung aller Kopfganglien . . . Antheil. Die Zellen der Neuralleiste bilden mit dem Mesentoderm kein gleichartiges Mesenchym. In das Mesentoderm an der Gehirnseite verlieren sie sich nicht. Sie haben offenbar nichts mit der Bildung des Schädels, . . . in der Region des Mittelhirns, dort, wo die am meisten entwickelten Abschnitte der Leisten angelegt werden, zu thun, sondern wandern alle (mit Ausnahme der die Ganglien bildenden Zellen) von ihrer dorsalen Ursprungsstelle in die ventrale Kopfgegend aus, um dort, wo zuerst die Kopfknochen erscheinen, das ‚Bindegewebe‘, in dem diese Knochen sich entwickeln, zu bilden« (l. c. pag. 958).

In diesem Aufsatz war also zum ersten Male mit Bestimmtheit ausgesprochen, dass aus Zellen der »Neuralleiste« Kopfknochen hervorgehen, was um so mehr hervorgehoben zu werden verdient, als GORONOWITSCH in seiner Arbeit (l. c. pag. 216) zwar die Entstehung der Cutis aus Ganglienleistenderivaten für möglich hält, aber ausdrücklich in Abrede stellt, dass unter den »skeletoiden Anlagen«, welche gleichfalls von Ganglienleistenzellen abzuleiten wären, »nicht die für höhere Formen bekannten Hautknochen, sondern vielmehr häutige Gebilde« zu verstehen seien.

Miss PLATT ihrerseits schien noch nicht ganz frei von den Anschauungen der »Ausläufertheorie« der Nervenentstehung zu sein, wenigstens gebraucht sie den Ausdruck, dass die Ganglienzellen Nervenfasern »spinnen«, ließ es also genau genommen unausgesprochen, ob sie die Nervenfasern als Ausläufer der Ganglienzellen ansieht, oder nicht. Erst in dem zwei Jahre später publicirten Aufsatz »Ontogenetic Differentiations of Ectoderm in *Necturus*« (Q. Journ. Micr. Sc. [2] Vol. 38 pag. 511) sieht sie sich genöthigt, den unbestimmten Ausdruck »spinnen« aufzugeben, und tritt auf die Seite Derjenigen, welche sowohl motorische als sensible Fasern aus verschmolzenen Zellen hervorgehen lassen: immerhin aber bleibt es einigermaßen unklar, wie sich Miss PLATT die Bildung der Nerven und Ganglien vorstellt, zumal da es nicht leicht ist, in dem aus einander gereihten Notizen und Schnittbeschreibungen bestehenden Aufsatz zusammenhängende oder abschließende Urtheile und Anschauungen der Verfasserin zu gewinnen. In dem dritten Aufsatz »The Development of the Cartilaginous Skull etc. in *Necturus*« (Morph. Jahrb. 25. Bd. 1897 pag. 383ff.) spricht sich Miss PLATT nur kurz über Nervenbildung aus, betont hauptsächlich, dass sogar

zerstrente Ectodermzellen, die also dem »Mesenchym« zuzurechnen seien, nervenbildend sein können, und benutzt dieses Argument, um zu betonen, dass die dem Ectoderm entstammenden Elemente des Mesenchyms ihren ectodermatischen Charakter auch bei der weiteren Entwicklung beibehalten. Den Haupttheil dieses dritten Aufsatzes über *Necturus* widmet sie aber dem Nachweis, dass die von ihr Mesectoderm genannten und dem Mesenchym zuzurechnenden Abkömmlinge der Ganglienleisten und anderer seitlicher Proliferationscentra des Ectoderms außer zu Ganglien und Nerven ganz besonders zur Bildung der Kiemen- und Kieferknorpel, ferner zu gewissem Bindegewebe und zu Dentin verwendet werden. Auch pag. 388 stellt sie in klarer und bestimmter Weise ihre Auffassungen denen von GORONOWITSCH gegenüber; aus welcher Gegenüberstellung aber wiederum hervorgeht, dass sie über die Rolle der Ganglienleistenzellen bei der Herstellung des peripherischen Nervensystems in all seinen zelligen Componenten nicht abgeschlossene Resultate besitzt, denn sie bezeichnet die von GORONOWITSCH behauptete Bildung der SCHWANN'schen Scheiden durch Ganglienleistematerial mit einem Fragezeichen und lehnt die GORONOWITSCH'sche Kategorie »nervenführendes Gewebe« als Product des Mesectoderms ab.

Ohne Kenntniss von dieser letzten Arbeit der Miss PLATT zu haben, veröffentlichte GORONOWITSCH im Jahre 1898 die schon von mir in der 21. Studie kurz erwähnte Arbeit über die »Cranialnerven bei *Salmo fario*«. In einer kurzen, der Wichtigkeit der Sache kaum gerecht werdenden »Anmerkung« auf pag. 32 dieser, in den Nouveaux Mémoires d. l. Société imp. d. Naturalistes de Moscou erschienenen Arbeit ändert GORONOWITSCH seine Grundanschauung über die Beziehungen der Ganglienleistenzellen zu den Nerven: er nennt das aus diesen Zellen hervorgehende Gewebe nun nicht mehr »nervenführend« sondern »nervenbildend« und erklärt diesen grundsätzlichen Wechsel seiner Auffassung mit Berufung auf die HENSEN'sche Continuitätstheorie, welche er der HIS'schen Auswachsungstheorie entgegenstellt. Dass GORONOWITSCH hiermit wohl nicht die Anschauungen HENSEN's getroffen hat, weiß jeder Leser der HENSEN'schen Arbeit, deren wesentlichsten Theil ich in der 20. Studie auf pag. 167ff. dargestellt habe: HENSEN lehnt ausdrücklich die — man kann das nicht oft und nicht nachdrücklich genug betonen — auf SCHWANN zurückzuführende Ansicht von der Entstehung der Nervenfaser aus verschmolzenen Zellen, deren Kerne eben die SCHWANN'schen Kerne bilden, ab und gesellt sich zu den Vertretern

der REMAK'schen Auffassung vom Auswachsen der Nervenfasern aus den Ganglienzellen. Ich möchte das hier um so stärker betonen, als GORONOWITSCH in derselben Anmerkung sich der von mir in der 17. Studie »Nervenfaser und Ganglienzelle« dargelegten Auffassung über die Entstehung der Nervenbahnen anschließt und in seiner Darstellung über die Trigeminiisnervenbildung auch sonst mit meinen Anschauungen vielfach übereinstimmt. Ob GORONOWITSCH Recht hat, so viel Gewicht auf die ursprünglich vorhandenen »Netze von mit plasmodischen Fortsätzen ausgestatteten Zellen« zu legen, aus denen sich erst allmählich, seiner Anschauung nach, die eigentlichen Faserbahnen auch der motorischen Nerven herausbilden, lasse ich einstweilen dahingestellt: die Discussion dieser Frage könnte allzu ausgedehnt werden und wird besser an anderer Stelle geführt. Es ist aber nicht leicht, aus seiner Schrift zu entnehmen, ob seiner Meinung nach diese plasmodischen Netze ausschließlich mesodermaler oder auch ectodermaler Herkunft seien und wie sie sich zu den verschiedenen Organen verhalten, welche sich früher oder später im Kopfbereich herausdifferenzieren. Wenn GORONOWITSCH z. B. auf pag. 48 sagt: »das Entstehen des Achsencylinders ist das Resultat einer histologischen Sonderung in den plasmodischen Netzen des nervenbildenden Gewebes. Der Kern, sowie der Rest des Protoplasma der Zellen dieses Gewebes liefern die Scheidengebilde des Nervs und bei z. Th. ectodermal angelegten Stämmen — wahrscheinlich auch die zerstreuten Ganglienzellen, welche in solchen Nerven vorkommen« — so kann man mit dieser zwar nicht näher bewiesenen Behauptung einverstanden sein, muss aber gleichzeitig Bedenken tragen, der gleich danach folgenden These zuzustimmen: »es ist wichtig hervorzuheben, dass die Sonderung des Achsencylinders durchaus nicht im Bereich von Derivaten bestimmter Keimblätter verläuft. Der Achsencylinder der motorischen Nerven sondert sich vorwiegend im Protoplasma der mesodermalen Stränge des nervenbildenden Gewebes.« Was GORONOWITSCH hier mesodermal nennt, würde auch zweifelhaft bleiben, weil er an anderen Stellen die früher als nervenführenden, jetzt als nervenbildenden charakterisirten Stränge mal ectodermal mal mesodermal wachsen lässt<sup>1</sup> und gleich darauf sagt: »der proximale Abschnitt desselben wird aber

<sup>1</sup> Vgl. pag. 30 »es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass der rein ectodermal angelegte Stamm des nervenbildenden Gewebes des N. ophthalmicus profundus später auf Kosten des umgebenden Mesoderms wächst«. Was heißt hier »auf Kosten«?

durch das Protoplasma ectodermaler Derivate geliefert«. Nun, entweder sind die nervenbildenden Gewebsstränge auch ectodermale Derivate, oder sie sind es nicht — wenn sie es sind, so hat der obige Gegensatz einer proximal und distal verschiedenen Bildungsweise des Achsencylinders keinen Sinn; wenn sie es nicht sind, so muss ich wenigstens auch an dieser Stelle den Darlegungen von GORONOWITSCH entgegentreten und sie zum mindesten einer bedenklichen Unklarheit zeihen. GORONOWITSCH ist nicht abgeneigt, in den »Ganglienleisten« Scleroblastenwucherungen zu sehen, welche einst als Schutzgebilde für das Centralnervensystem dienten, später aber durch andere Schutzgebilde ersetzt, reducirt und zu Mesenchym aufgelöst wurden (l. c. pag. 50). An eine Bildung von Knorpel aus Ectodermderivaten möchte GORONOWITSCH aber nicht glauben, ist auch abgeneigt, die KUPFFER'sche Ableitung der Knorpelspannen des *Ammocoetes* aus der »Branchiodermis« der inneren Schicht des Ectoderms zuzugeben. GORONOWITSCH zufolge entstehen »Knorpel in einem Bildungsgewebe, welches aus ectodermalen und mesodermalen Derivaten besteht«.

Die Aufstellungen von GORONOWITSCH und Miss PLATT sind schon früher Gegenstand der Kritik gewesen, so besonders durch RABL (Verh. Anat. Ges. 8. Vers. 1894 pag. 163 ff.). Die Bemerkungen RABL's beziehen sich indess nur auf die älteren Arbeiten beider Autoren und zugleich auf KLAATSCH's Anschauungen über ectodermatische Osteogenese. Sie erreichen somit nicht mehr den gegenwärtigen Stand des Problems, brauchen deshalb hier nicht weiter analysirt zu werden.

Dagegen hat CORNING in seinem Aufsätze »Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren« (Morph. Jahrb. 27. Bd. 1899 pag. 224 ff.) auch zu den letzten Angaben von Miss PLATT Stellung genommen und an den Embryonen von *Rana* die von Miss PLATT bei *Necturus* gewonnenen Resultate controllirt. CORNING erklärt sich auf Grund seiner Wahrnehmungen gegen die Auffassung, dass aus der Kopfganglienleiste Stützgewebe der Kiemenbogen hervorginge. In seiner streng sachlichen Darstellung begegnet man vielfach principiellen Einwürfen, welche die ganze Bedeutung der Frage darlegen; es wird deshalb sehr lohnend sein, die CORNING'sche Darstellung und Discussion als die bisher wohl klarste weiteren Erörterungen zu Grunde zu legen.

Schließlich sind ganz neuerdings die Arbeiten der Miss PLATT

wiederum angegriffen worden von G. BUCHS<sup>1</sup>, gestützt auf Untersuchungen an demselben Material, das ihr selbst als Grundlage ihrer Aufstellungen gedient hat: an *Necturus*. Ich kann leider nicht finden, dass die eigentliche Frage, um welche es sich dreht, durch BUCHS irgend welche Förderung erfahren habe — nämlich die Frage, ob von den Ganglienleisten Materialien geliefert werden, welche, ohne zu Ganglien- und Nervengewebe verwendet zu werden, am Aufbau sei es des Kiefer- und Kiemenskelettes oder anderer, bisher aus rein mesodermatischer Quelle abgeleiteter Gebilde Theil nehmen. BUCHS begnügt sich damit auszusprechen, es sei ihm in keinem Entwicklungsstadium möglich gewesen, einen directen Zusammenhang zwischen Ectoderm und Knorpelanlage oder ein Auswandern von Ectoderm- oder Ganglienzellen in diese Anlagen nachzuweisen; untersucht und beschrieben wird der Befund an Embryonen bis herab zu 5½ mm Länge, und von vier noch jüngeren Embryonen heißt es, von Knorpelanlagen sei bei ihnen überhaupt noch nichts zu finden gewesen, die Anlagen der Nerven jedoch, die ja in der Entwicklung dem Knorpel voran sind, wären schon zu unterscheiden und hingen an gewissen Stellen mit verdickten Stellen des Ectoderms zusammen. Eine Ablösung von Ectodermzellen, die etwa in das Mesenchym eintreten, fände nicht statt.

Ich habe nun bei meinen Forschungen über die Mesodermgliederung des Vorderkopfes Zeit und Gelegenheit gesucht und gefunden, mir eigene Anschauungen über die eben erörterten Fragen zu schaffen. Es mag Manchem sonderbar klingen, dass ich nicht schon längst über eine so wichtige Frage im Klaren sei — aber wer den Umfang der in diesen Studien behandelten phylogenetischen Probleme und des zu bewältigenden Materials, andererseits aber auch die Macht traditioneller Auffassungen kennt und weiß, wie stark sie sich dem sog. unbefangenen Blick und Urtheil in den Weg stellen, der wird sich nicht wundern, dass selbst bei nach Jahrzehnten rechnender Beschäftigung mit der Ontogenie der Selaehier und anderer niederer Vertebraten bei der außerordentlichen Fülle anderer und nicht weniger umwälzender Gesichtspunkte auf diese Frage kein Gewicht gelegt oder richtiger gesagt, sie gar nicht als Frage gestellt ward. Durch KASTSCHENKO, GORONOWITSCH, Miss PLATT und KUPFFER ist sie nun aber gestellt und nach der einen Richtung beantwortet

<sup>1</sup> Über den Ursprung des Kopfskelettes bei *Necturus*. in: Morph. Jahrb. 29. Bd. 1902 pag. 582--613.

worden, durch RABL, CORNING und BUCHS ist diese Antwort wiederum negirt: so halte ich es also für meine Pflicht, nun auch meinerseits einen Beitrag zu ihrer Entscheidung zu liefern, dem ich um so mehr Gewicht beilegen möchte, als ich mit vollster Aufrichtigkeit gestehen darf, in durchaus ähnlicher Auffassung wie CORNING an die Untersuchung herangegangen, aber zu den Anschauungen KASTSCHENKO'S, GORONOWITSCH'S, MISS PLATT'S und KUPFFER'S wenigstens in den Hauptsachen bekehrt zu sein. Es war anfänglich meine Absicht, diese Frage erst nach Bekanntgebung ausführlicher vergleichender Beschreibung der ontogenetischen Zustände des Vorderkopfmesoderms zu behandeln — aber der Versuch FRORIEP'S, einen Gegensatz des Kopf- und Rumpftheiles der Ganglienleiste zu erweisen, welcher dazu berechtigen sollte, einen noch weiter greifenden, ab ovo aller phylogenetischer Entwicklung datirenden Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf der Wirbelthiervorfahren anzunehmen, hat mich bewogen, eine kurze Darlegung meiner Erfahrungen und Auffassungen schon an dieser Stelle zu geben. Ich benutze dabei wiederum die Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Die Frage, ob ectodermatische Elemente sich am Aufbau der bisher als rein mesodermatisch angesehenen Gewebe der Kiefer- und Kiemenbögen betheiligen, wird erst actuell in Stadien, in denen die Ganglienleisten des Kopfes sich zu bilden angefangen haben — also in Stadien von über 3 mm Länge. Es wird also zum Verfolgen dieser Ereignisse nützlich sein, den Thatbestand an einem Embryo festzustellen, bei dem die Bildung der Ganglienleiste noch nicht begonnen hat; ich benutze dazu Querschnitte, weil sie am verbreitetsten sind, so dass die hier zu machenden Angaben am leichtesten nachgeprüft werden können.

Embryo XXXVIII 211 misst 3 mm Länge. Das Medullarrohr ist nur an wenigen Stellen des Rumpfes und am Zwischenhirn auf je einige Schnitte breit im Verschluss begriffen; an allen übrigen Stellen besteht noch ein schmaler offener Spalt, der in den Medullarcanal führt (Taf. 25 Fig. 5—7). Auf der Kuppe des Zwischenhirns findet bereits eine Auflockerung der Zellen der gesammten dorsalen Verschlussplatte des Medullarrohres statt, und bei dieser Auflockerung beginnen die äußerst gelegenen Zellen nach den Seiten zwischen Medullarrohr und Ectoderm auszuweichen, also den Anfang zur Bildung der Ganglienleiste zu machen. Auf keinem Schnitte sieht man aus dem sonstigen Ectoderm auch nur eine einzige Zelle nach innen vortreten und sich abgliedern. Dagegen sind die

Mesodermabschnitte, Urwirbel sowie Seitenplatten bis beinahe an den noch ganz offenen neurenterischen Canal deutlich angelegt. Das Vorderhirn zeigt die schon fast halbkugelig sich ausstülpnde primäre Augenblase und auf ihrer Höhe auch die vordersten mehr oder weniger lockeren Zellen der vordersten Abschnitte der Mandibularhöhlen, also jene Zellen, aus welchen später die Elemente des *M. obliquus superior* des Auges hervorgehen, resp. von dieser Stelle ausgehende lockere Bindegewebszellen (Fig. 6). Die Zellen der späteren Prämandibularhöhle liegen noch als Gesamtmasse dem Vorderende des Entoderms dicht an. Am Vorderdarm sind erst ganz geringe Ausbuchtungen der späteren Kiemensäcke angedeutet, so dass die zwischen Entoderm und Ectoderm liegenden Seitenplatten noch nicht zu einzelnen Kopfhöhlenabschnitten auseinander gedrängt sind. Die innere Lamelle der Seitenplatten liegt dem Darm ziemlich dicht an (Fig. 7), nur einzelne Zellen treten an verschiedenen Stellen zwischen beiden auf — offenbar die ersten Spuren der späteren Arterien, die aus der inneren Lamelle der Seitenplatten herzustammen scheinen. Es sind dies die einzigen Zellen, welche in diesem Entwicklungsstadium frei außerhalb des engeren Verbaudes zusammenhängender Lamellen zu finden sind; die frontalen und lateralen Zellen der Mandibularhöhlenwandungen, welche allein noch etwas ähnlich freie Lagerung zu besitzen scheinen, sind eben nur unregelmäßig gelagert, aber nicht einzeln und isolirt zwischen den übrigen Organanlagen zu finden.

Ein, äußerlich kaum längerer, aber doch um Weniges älterer Embryo XXXVIII 208 zeigt am Zwischenhirn und am Vorderhirn bereits eine beträchtliche Zunahme der Ganglienleistenzellen (Taf. 25 Fig. 1—4), welche auf beiden Seiten ventralwärts hinabrücken, zunächst aber noch als compacte an einander gelagerte Massen erscheinen, die sogar die Medullarwülste seitlich etwas eindrücken und zugleich das Ectoderm an einzelnen Stellen vorwölben, so besonders über und vor der bereits weiter ausgebildeten Augenausstülpung. An einigen Stellen scheint schon jetzt das Ectoderm wieder mit den Wucherungen der Ganglienleiste in Contact zu treten. An der Stelle, wo auf den Querschnitten zuerst die obersten Zellen der Mandibularhöhle in die Erscheinung treten, liegen die Zellen der eben so weit ventral hinabgeschobenen Ganglienleisten denselben auf (Fig. 3), ohne sich mit ihnen zu vermischen: die Zellen der Mandibularhöhle sind viel lockerer gelagert und kleiner, auch macht jede einzelne Zelle den Eindruck, ihren Plasmakörper weniger compact um den

Kern gelagert zu haben. Die Ganglienleistenzellen dagegen sind größer, ihr Plasma um den Kern concentrirt, und alle zusammen fester an einander geballt. Bei diesem Embryo ist der vordere Neuroporus noch offen, eben so auch der Canalis neurentericus; im Übrigen ist das ganze Medullarrohr aber bereits geschlossen. Zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn (resp. Vorderhirn) ist eine kleine Partie des Medullarrohres, aus welcher keine Zellen in die Ganglienleiste übertreten — sonst aber ist vom Mittelhirn bis an die Rumpfpattie hinter dem Dottergang die gesammte dorsale Verschlussplatte des Medullarrohres in Zellvermehrung begriffen. Man kann an diesen Schnitten sehr leicht feststellen, dass eben die ganze Verschlussplatte an dieser Wucherung Antheil hat; und wie dieselbe die Seitenwand der Medullarwülste etwas eindrückt, das anliegende Ectoderm aber nach außen vorwölbt, so dringen die Wucherungsproducte auch in das Innere des Centralcanals wie eine Art Pfropf ein (vgl. oben pag. 564 Anm.). Von einer ausschließlichen Wucherung gewisser seitlicher Theile also ist keine Rede: an dem gesammten Kopf geht vielmehr die ursprüngliche Zellzunahme von der Verschlussplatte aus, die freilich in mehr als einem Falle noch nicht zum Verschluss gelangt ist, wenn die Bildung der Ganglienleistenzellen schon einsetzt. Ob und wie weit an diesem Proliferirungsprocess die dorsalsten Abschnitte der Medullarwülste theilnehmen, lasse ich wiederum dahingestellt, zumal da sich, z. B. bei dem vorliegenden Embryo, nicht feststellen lassen dürfte, ob eine Zelle der Ganglienleistenwucherung aus den Medullarwülsten hervorquillt oder in dieselbe eingepresst ist — so dicht liegt das Alles zusammen. Ganz besonders dicht an und in die Contouren der Medullarwülste sind die Zellen der Ganglienleiste eingepresst in der Gegend der späteren Ohrblasen, die bei diesem Embryo erst als einfache Verdickungen des Ectoderms angelegt sind, dessen Zellen besonders cylinderförmig neben einander liegen und eine Vermehrungszone außen hergestellt haben, in welcher zahlreiche Mitosen sich vorfinden. Ich habe schon oben auf pag. 564 erwähnt, dass hier eine starke Compression der sich vermehrenden Ganglienleistenzellen stattfindet, und so kann man auch hier am besten erkennen, dass das Plasma derselben mit dem Plasma der anliegenden Medullarzellen sich so an einander schmiegt, dass kaum irgendwelche Grenze zu erkennen bleibt. Hinter der Ohrverdickung wird der Zwischenraum zwischen Medullarrohr und Ectoderm wieder größer, und so legt sich auch eine massigere Wucherung der Ganglienleiste zur Herstellung der Glossopharyngeus-Vagusplatte an, aber

in diesem Stadium bleibt es noch bei einem einfach kappenförmigen Gebilde, welches freilich auch hier von der Mitte der Verschlussplatte ausgehend mehrere Zellbreiten dick sich dem Medullarrohr auflagert (Fig. 4): nach den Seiten abzufließen bereitet es sich eben erst vor. Im Hinblick auf die FRORIEP'sche Hypothese von der Existenz zweier sich über einander schiebender, getrennter Ganglienleisten verdient wiederum besonders hervorgehoben zu werden, dass irgend ein Unterschied in der Gestalt, Lagerung und Composition der Zellwucherung des Medullardaches im Bereich der Vagusplatte und der sich anschließenden Rumpfganglienleiste nicht zu bemerken ist: der einzige Unterschied, den man in den auf der Querschnittshöhe der Endocardzellmasse folgenden Schnitten constatirt, besteht darin, dass die Wucherung von da an weniger dick erscheint, indess ist auch das nicht so durchgreifend, dass nicht in einzelnen Schnitten der Rumpfganglienleiste zahlreichere Zellen getroffen wären, als an anderen; irgend eine wesentliche Differenz des Ausgangspunktes der Zellwucherung, wie die FRORIEP'sche Hypothese sie wohl voraussetzen lassen könnte, ist auch hier nicht vorhanden. Nach einigen weiteren 20 Schnitten hört die Wucherung der Verschlussplatte überhaupt auf, und nach noch weiteren 10—20 Schnitten auch die Auflockerung der Dachzellen des Medullarrohres. Zwischen Darmfaserplatte resp. der medialen Lamelle der Seitenplatten und dem Entoderm sieht man bei diesem Embryo schon die ersten Gefäßbildungen, die aus den losen Zellen sich hergestellt haben, welche aus der medialen Lamelle ausgetreten zu sein scheinen: an der Stelle des Endocards verschmelzen die beiderseitigen Gefäße zu einem gemeinsamen Gebilde, das nur nach hinten und nach vorn seine ursprüngliche Bilateralität erkennen lässt. Von irgend einer sonstigen Mesenchymbildung ist auch bei diesem Embryo noch keine Rede, die wenigen, neben den Seitenplattentheilen der Mandibularhöhlen sich findenden, lockeren Zellen sind zur Gefäßbildung bestimmt, aber noch nicht dazu gelangt.

Etwas weiter fortgeschritten ist ein gleichfalls als 3 mm lang bezeichneter Embryo XXXVIII 189 (Taf. 25 Fig. 8—13). Die Augenausstülpungen des Vorderhirns sind bereits über das Stadium reiner Halbkugeln hinweggeschritten, man sieht aber, dass dorsal resp. frontal von ihnen eine dicke Lage Ganglienleistenzellen sich lagert (Fig. 8), welche an dem Hinterrande der Augenblase abwärts geht, wenn auch nur auf wenigen weiteren Schnitten. Vor der Augenblase ist noch keine Ganglienleistenzellmasse zu erkennen. Auf einem

Schnitt, der gerade durch die Mitte der Augenblase und durch den vorderen oder unteren Rand des Neuroporus geht, treten die ersten Zellen der Mandibularhöhle in die Erscheinung. An dieser Stelle misst die Dicke der Ganglienleiste resp. der Trigeminiplatte, denn um diese handelt es sich hier, bereits 6—7 Zellstärken, in welche mitten hinein die vordersten rein mesodermalen, etwas aufgelockerten Zellen der Mandibularhöhle sich lagern; es gerathen somit einige Ganglienleistenzellen auch medial von den Mandibularhöhlzellen zwischen sie und das Medullarrohr. Zunächst reichen diese aber nicht weit abwärts und caudalwärts, während die außen, zwischen Mandibularhöhle und Ectoderm sich findenden Zellen der Ganglienleiste in einzelnen Strängen oder Packetchen von unregelmäßiger Gestalt weiter caudalwärts sich vorfinden. Es wird leichter sein, die Ausdehnung und das Wachsthum dieses Theils der Ganglienleiste auf Sagittalschnitten kenntlich zu machen, was nachher geschehen soll (vgl. Taf. 29 Fig. 1—3). Betonen will ich hier nur, dass der vorliegende Embryo noch keine Ganglienleistenzellen in der Umgebung der eigentlichen Seitenplatten aufweist, dass aber auf der Innenseite der letzteren die gefäßbildenden Zellen sich schon zu einzelnen, ein deutliches Lumen aufweisenden Gefäßröhren zusammengeschlossen haben (Fig. 10 *Art.*). In der Facialisgegend findet man die Ganglienleiste als dicken Wulst schon beinahe bis auf die Ebene der Chorda hinabgestiegen (Fig. 10), aber darüber hinaus und in die Region der Seitenplatten ist auch hier noch nichts von lose vorrückenden Zellen, sei es der Ganglienleiste oder irgend welcher anderer Provenienz, zu sehen. Hinter der Ohrblase reicht die Ganglienleiste erst bis auf den halben Umfang des Medullarrohres hinab (Fig. 12), und so findet sie sich auch noch auf einer Reihe von Rumpfsegmenten selbst hinter dem Dottergang, wo sie freilich mehr als eine mehrschichtige Zellkappe dem Medullarrohr aufliegt (Fig. 13).

In dem Embryo XXXVIII 205, der 4 mm Länge zeigt (Taf. 24 Fig. 1—7), sieht man nun die einzelnen Klümpehen der Trigeminiplatte schon weiter ventralwärts und in die Region der Seitenplatten vorgedrungen, und zwar sowohl die Stränge, welche von der eigentlichen Trigeminiplatte ausgehen, als auch diejenigen, welche hinter der Augenblase und außen von der allmählich bestimmtere Gestalt annehmenden Prämandibularhöhle sich befinden (Fig. 2 und 3). Auf Schnitten, die etwa auf der Höhe der Facialisganglienmasse und des Anfangs der noch immer nur verdickten und noch nicht eingestülpten Ohrblase verlaufen (Fig. 4 *Mesect. 1*), sieht man,

wie Zellen der Trigeminiplatte auf die innere, mediale Seite des Seitenplattenabschnittes der Mandibularhöhle hinübergleiten und den späteren Muskelschlauch des Mandibularbogens zu umschließen beginnen. Dieses Umschließen fängt auf der mittleren Länge des Muskelschlauhes an: auf der Bauchseite ist das Zellmaterial der Ganglienleiste nur erst mit wenigen Zellen zu erkennen (Fig. 3 und 4 *Mesect. 2*), und der Muskelschlauch ist noch ganz frei, nur einige lose Gefäßzellen bemerkt man zwischen ihm und dem Ectoderm resp. auch der Entodermwandung (Fig. 5 *Spr. Art.*). Dieser Embryo zeigt die Glossopharyngeusplatte schon über das Niveau der Chorda hinab gewachsen (beiläufig bemerkt zeigt sich gerade hier als alleinige Quelle des gesammten Materials der Ganglienleiste die keilförmige Verschlussplatte des Medullarrohrs, genau wie bei den hintersten Rumpsegmenten), ja an alle den Stellen, welche nicht durch das Vordringen der entodermalen Kiementaschen und ihre Verschmelzung mit dem Ectoderm versperrt sind, dringen die Ganglienleistenzellen schon in die Visceralbogen selbst ein.

Für die weitere Darstellung der Entwicklung innerhalb der Hyoid- und der anderen Visceralbogen werden sich besser Horizontal- als Querschnitte eignen, nur für den Mandibularbogen sind wegen seiner schrägen Lagerung Querschnitte besser — und da gerade der Mandibularbogen seiner besonderen Stellung und Function wegen bemerkenswerth ist, so will ich ihn hier noch eingehender schildern.

Ich lese von dem gleichfalls als 4 mm lang bezeichneten Embryo XXXVIII 209 (Taf. 28 Fig. 1—6) das Folgende ab. Auf der Querschnittshöhe dicht unter der ventralen Grenze des großen Sinus cephalicus, wo also die späteren Spritzlochgefäße in denselben einlaufen, ist der Muskelschlauch des Mandibularbogens — der natürlich noch immer nur aus einem auf dem Querschnitt birnförmig ausgezogenen Rohr von epithelartig gelagerten Mesodermzellen besteht — auf seiner Innenseite begrenzt von eben diesem Arterienbogen, der mit seinen feinen platten, aber deutlich zelligen Wandungen zwischen dem Entoderm und dem Muskelschlauch liegt. Mit Ausnahme dieser Localität findet sich der embryonale Muskelschlauch auf allen Seiten umgeben von locker an einander liegenden Ganglienleistenzellen, welche dorsalwärts sogar in dichten Massen zusammenliegen, ventralwärts dagegen erst als eine einzellige, unregelmäßig gestaltete Schicht sich darstellen, die aber bei diesem Embryo als

Zeichen weiterer Entwicklung schon die ventrale Wandung umzogen hat und bis an die Grenze der noch undurchbrochenen Mundspalte reicht (Fig. 3). Also gegenüber dem vorigen Embryo hat das Ganglienleistenmaterial sich weiter ventralwärts gezogen und umfasst nun schon den Muskelschlauch von allen Seiten, die Stelle, wie gesagt, ausgenommen, wo die Arterie liegt. Weiter caudalwärts gerichtete Schnitte, auf denen der Durchmesser des Arterienstammes geringer wird, lassen erkennen, dass die Schicht der Ganglienleistenzellen auch das Gefäß mit einschließt, also einen Cylinder um den Muskelschlauch bildet (Fig. 4 u. 5), der einstweilen freilich von locker an einander grenzenden, durch plasmatische Ausläufer hier und da verbundenen oder auch ganz von einander getrennten Zellen gebildet wird, die nachweislich aus keiner anderen Quelle herkommen, als aus der Ganglienleiste. Andere lockere oder losgelöste Ento- oder Mesodermzellen existieren zu dieser Zeit nicht in dem Mandibularbogen. Prüft man die Schnitte caudalwärts bis auf die Höhe der noch kaum scharf definierten Schilddrüse, so findet man Ganglienleistenzellen noch vorhanden, aber wesentlich nur auf der ventralen und medialen Seite des Muskelschlauchs, der gleich darauf in die Wandung der Pericardialmembran einmündet (Fig. 6).

Ich möchte hier die Beschreibung des Bildes einfügen, das ein Embryo von 4—5 mm Länge XXXVIII 161 darbietet, welcher in schräg horizontaler Richtung geschnitten ward, um gerade die Zustände des Mandibularbogens und der Mundspalte in der Längsachse beider Gebilde zu treffen. Man erkennt an diesen Schnitten auf das deutlichste (Taf. 29 Fig. 1—3), wie ein lockerer Mantel von Ganglienleistenzellen den Muskelschlauch des Mandibularbogens zugleich mit der Arterie umgiebt, seinerseits aber wieder durch Entoderm und Ectoderm begrenzt wird. Auch an diesen Bildern bleibt der Eindruck derselbe, dass dieser Mantel lockerer Zellen ausschließlich von Zellen der Ganglienleiste gebildet wird, und dass aus dem Muskelschlauch oder aus anderer Provenienz sich nichts denselben bisher beigemischt hat.

Auf entgegengesetzte Weise hergestellte Querschnitte, welche der Kopfbeuge entsprechend in radiärer Richtung auf die Längsachse gerichtet waren, zeigen bei einem Embryo von  $4\frac{1}{2}$  mm Länge eben so wenig eine Spur von Zellen anderer Provenienz in den Mandibularbogen zwischen Muskelschlauch und Ectoderm resp. Darm. Es ist hier der Ort auf eine Erscheinung aufmerksam zu machen,

die mir zwar seit vielen Jahren bekannt ist, aber, so weit ich sehen kann, noch nicht in der Litteratur erwähnt ward.

Man trifft nämlich in Embryonen, die erst 5—6 mm Länge erreicht haben, an der ventralen Seite der Mandibularbogen, in der Nähe der Schilddrüse, bei *T. ocellata* regelmäßig, bei *T. marmorata* häufig, dem Ectoderm dicht angelagert und von den Mesenchymzellen auf der inneren Seite umgeben, blasse Zellen, welche durch ihre Erscheinung sofort den Eindruck embryonaler Ganglienzellen machen (Taf. 27 Fig. 18—22 Gx). Es ist mir lange zweifelhaft gewesen, ob diese Zellen autochthon da entstehen, wo man sie antrifft, oder ob sie von der Ganglienleiste aus ventralwärts gewandert seien. Ich nahm das Letztere an, da ich schon seit längerer Zeit wusste, dass überhaupt Zellen der Ganglienleiste so weit ventral wandern, und weil ich in der Umgebung der Thyreoidea, des Conus arteriosus und verschiedener seiner arteriellen Äste bei fast allen Selachierembryonen unzweifelhafte Ganglienkümpchen fand, deren Herkunft mir sonst unerklärlich war. Besonders *Pristiurus* weist recht ansehnliche und zahlreiche solcher Ganglien auf. Als ich nun begann, die Frage des Visceralbogenmesenchyms genauer ins Auge zu fassen, lag es nahe, darüber ins Klare zu kommen, ob diese Ganglien etwa mit den Mesenchymzellen zugleich ventralwärts wandern. Es hat sich aber mit ziemlicher Sicherheit ergeben, dass sie autochthon im ventralen Ectoderm der Mandibularbögen entstehen<sup>1</sup> durch Umwandlung normaler Ectodermzellen. Danach

<sup>1</sup> Obschon die hier berührte Frage nach Ursprung und Bedeutung dieser Ganglienzellen eine ausführlichere Behandlung erheischt, besonders auch unter dem phylogenetischen Gesichtspunkt, so will ich doch hier nur einige weitere Angaben über die factischen Verhältnisse ihres Entstehens machen. Diejenige Partie des Ectoderms, welche dorsal bis an die anstoßende, aber nicht durchbrechende Verlängerung des entodermalen Spritzlochsackes reicht, ventral aber von der Thyreoidea-Ausstülpung begrenzt wird, ist der Mutterboden dieser Ganglienzellen. Sie erzeugen sich durch Mitosen und nachfolgende Differenzierung des Plasmas an verschiedenen Stellen dieses Stückes des Ectoderms, die Hauptstelle aber ist direct ventral unter dem aus Mesodermzellen bestehenden Muskelschlauch zu suchen. Die hier erzeugten Ganglien- oder Nervenzellen legen sich zunächst dem Ectoderm an (V 937 und besonders XXXIX 555 V u. VI), wandern aber, oder werden geschoben, nach der Thyreoidea zu und finden sich den Seiten derselben angelagert. Es giebt aber auch Fälle (Taf. 27 Fig. 21) wo der Mutterboden (XXXIII 945 VI) dieser der Thyreoidea sich anlagernden Zellgruppen aus demjenigen Theile des Ectoderms abstammt, welcher seitlich weiter dorsal liegt, dicht unter der Linie, welche von der Verlängerung des entodermalen Spritzlochsackes — die ich aus morphologischen Gründen

treten sie in das Innere des Mandibularbogens resp. des Hyoidbogens und breiten sich unter dem Ectoderm als eine unregelmäßig gestaltete, netzförmige Schicht von Nervenzellen, die mit einander plasmatisch in Berührung bleiben, aus; später trifft man sie bei Embryonen von 9—20 mm Länge in verschiedener Gestalt und Zahl als Ganglienhäufchen in der nächsten Nähe der Thyreoidea oder des Conus arteriosus oder an den Wurzeln der vorderen beiden Paare von Arterienbögen. Diese Zellen finden sich also bereits zu einer Zeit vor, wo noch keine Spur eines anderen Nervenstranges im Inneren des Mandibularbogens zu sehen ist, sondern nur lose Mesenchymzellen zwischen dem aus epithelartigen Zellen gebildeten Schlauch der Seitenplatten und dem Ectoderm resp. Entoderm vorhanden sind. Wie weit diese autochthone Ganglien- und Nervenbildung an der definitiven Innervation der Thyreoidea betheilig ist, wie weit sie mit der Bildung der sog. Nebenschilddrüsen zu thun hat oder vielleicht die Grundlage der Carotidendrüse abgibt, wäre wohl der Mühe werth, genauer festzustellen, besonders da nach den letzten Untersuchungen über die Carotidendrüse ein besonders hervorragender Antheil an ihrem Aufbau Ganglien- und Nervenzellen zufallen soll. Liegen doch manche dieser Ganglienkümpchen bei *Pristiurus* in solcher Nachbarschaft der Anfänge der Arterienbögen, dass sie fast von der Wandung derselben umfasst werden.

Wenn also mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, dass die Ganglien- und Nervenzellen in der Schilddrüsengegend auf autochthone Production des Unterkiefer- und Kehlgegend-Ectoderms zurückzuführen sind, so wird es immer wichtiger, die Menge von Zellen, welche schon in so frühen Stadien aus der Ganglienleiste in den Mandibular- und in die übrigen Visceralbogen herabsteigen, in ihren weiteren Schicksalen zu verfolgen und festzustellen, was aus ihnen wird, ob sie zu Grunde gehen oder ob aus ihnen dauernde Gebilde der Visceralbogengegend hervorgehen.

---

als Pseudobranchialrinne bezeichne — gebildet wird (Taf. 27 Fig. 22 Gz). Von beiden Ursprungsstellen schieben sich die proliferirten Zellen entweder ventral oder dorsal über den mesodermalen Muskelzellenschlauch an die Seite der Thyreoidea: diese Verbindung sieht man noch an Stadien von 5—7 mm Länge erhalten, später trennen sich die dort gelagerten Zellen von ihrem Erzeugungsort ab und bleiben neben der Thyreoidea liegen, so dass man in späteren Stadien nicht feststellen kann, von wo sie kamen. Außer am Mandibularbogen finden sich ähnliche Zellen auch am Hyoidbogen, wo ich sie bei Embryonen von 5—9 mm Länge gefunden habe (XXXVIII 100, 103, 149 u. 156).

Schon bei Embryonen von 4,5 mm Länge (XL 856) haben sich diese Zellen so außerordentlich vermehrt, dass sie ein dichteres Mesenchym bilden, als es sonst an irgend einer Stelle des embryonalen Körpers besteht (Taf. 28 Fig. 7 u. 8). Innerhalb der Mandibularbogen selbst aber giebt es wieder Localitäten, wo sie sich stärker anhäufen als an anderen. Solche Stellen sind die inneren Flächen des Ectoderms, besonders aber die entodermale Vorder- und Unterwand des Spritzlochsackes. An der letztgenannten Stelle, zwischen Spritzlocharterie und Darmwand liegen die Zellen schon so nah an einander, dass bei geringerer Vergrößerung kaum noch Zwischenräume zu sehen sind. Vergleicht man auf solchem Querschnitt die dorsale mit der ventralen Hälfte des Körpers, so zeigt die erstere zwischen Ectoderm, Medullarrohr und dorsaler Entodermwandung sehr locker angeordnete kleine Mesodermzellen, welche durch feine Ausläufer netzartig zusammenhängen; nur an der Stelle wo die ursprünglich vorhanden gewesenen Somite sich zu Mesenchym aufgelöst haben, also auf der Höhe der Chorda dorsalis, stehen die Zellen dichter, haben aber zugleich kleineren Umfang und kleinere Kerne. Die ventrale Hälfte, also der Querschnitt durch die Mandibularbogen, zeigt viel dichter gestellte, größere und abgerundete Zellen, die zwar auch durch Plasmaausläufer mit einander verbunden erscheinen, welche aber weniger dünnen Fäden als matt gefärbten breiteren Platten ähneln und von den dorsal gelegenen Mesodermzellen durchaus verschieden erscheinen.

Dieser einfache Vermehrungsprocess dauert fort, und man findet auch bei Embryonen von 5, 6, 7 (XXXVIII 149) (Taf. 28 Fig. 9 u. 10) und 8 mm Länge keine wesentliche Veränderung außer einer allgemeinen Größenzunahme und entsprechenden Vermehrung der Mesenchymzellen. Freilich darf nicht unerwähnt bleiben, dass auch der Muskelschlauch des Mandibularbogens stark an Zellen zunimmt; aber, so viel ich sehen kann, werden von ihm keine Zellen in das umliegende Mesenchym abgestoßen, die starke Zunahme erstreckt sich nur auf die eigenen, allmählich immer stärker werdenden Wandungen, deren Dicke aus einer zu mehreren Zellschichten angewachsen ist; diese Zellen convergiren aber fast alle noch mit ihren Längsachsen auf den länglich gezogenen inneren Hohlraum des Schlauches. Die Zunahme der Zellen geschieht auf der dem inneren Hohlraum zugewendeten Seite: dort finden sich fast auf allen Schnitten vielfach Mitosen. Es ist auch nicht zu verkennen, dass allmählich eine Ungleichheit in der Stärke der inneren oder dorsaleren Wand des

Schlauches gegenüber der der äußeren oder ventralen zu erkennen ist: die erstere wird zusehends stärker. Eben so sieht man auch, dass der Arterienbogen Sprossen treibt, welche sich später zu unabhängigen Gefäßen gestalten, und schließlich kann man wahrnehmen, dass an der Außen- oder Unterseite des Muskelschlauches langsam der Nervus maxillaris herabzuwachsen beginnt — und zwar sieht man das frei hinabwachsende Ende immer in einiger Entfernung von den Zellen des Muskelschlauches zwischen den Mesenchymzellen verschwinden. Alles dieses aber hat keinen Antheil oder Einfluss auf die Mesenchymzellen, welche sich auf ihre eigene Hand weiter vermehren.

Ich breche an dieser Stelle die Darstellung der Mesenchymentwicklung in dem Mandibularbogen ab, will aber die des Glossopharyngensbogens weiter verfolgen. Ich thue dies um den Complicationen aus dem Wege zu gehen, die die besonderen Verhältnisse des Mandibularbogens bieten, und weil die verticale Richtung des Glossopharyngensbogens eine genauere Beschreibung an Horizontalschnitten ermöglicht, welche für den Bogen selber, besonders für den mittleren Theil als Querschnitte erscheinen.

Ich beginne mit einem Stadium von 4 mm Länge. In demselben erreichen die Kiemensäcke eben erst das Ectoderm, die Kiemenspalten sind also noch nicht durchgebrochen. Die Zellen der Ganglienleiste reichen noch nicht bis auf die dorsale Entodermwandung des Glossopharyngensbogens hinab, der Innenraum desselben wird vielmehr einzig und allein von den Zellen der Seitenplatten eingenommen, die in unregelmäßiger Masse mehr dem Ento- als dem Ectoderm anliegen, dorsal von den schon in mesenchymatischer Auflösung begriffenen vordersten Occipitalsomiten herkommen und ventral in die Wandungen des Pericardialsackes übergehen. Weder von Blutgefäßen, noch von Nerven, noch von beginnenden Kiemenblättern ist eine Spur zu sehen (XXXVIII 146) (Taf. 29 Fig. 4 u. 5).

Bei einem zweiten, gleichfalls 4 mm langen Embryo (XXXVIII 147) reicht die Zellmasse der Ganglienleiste schon in den Glossopharyngensbogen hinein: es liegen einige Klümpchen derselben bereits hinter dem noch nicht durchgebrochenen Kiemensack der Hyoidspalte, zwischen Ectoderm und Mesoderm der Seitenplatte.

Ein 5 mm langer Embryo (XXXVIII 137) zeigt dagegen Zellen der Ganglienleiste schon in der ganzen Circumferenz des Seitenplattenschlauches, vorwiegend freilich an der Außenseite, zwischen ihm und dem Ectoderm; aber auch an der Innenseite ist eine Schicht

Ganglienleistenzellen zu sehen, die aber so dicht an einander und so nahe bei dem Mesodermschlauch liegen, dass man kaum eine Grenze zwischen ihnen wahrnimmt (Taf. 29 Fig. 6). Bis hinab zur Einmündung des Seitenplattenschlauches in die Pericardiallamellen findet man jetzt Ganglienleistenelemente — dort ventral freilich nur vereinzelt. Den Arterienbogen sieht man nur auf den untersten ventralen Schnitten auf der Innenseite des Bogens, weiter dorsalwärts verstreicht er schon nach wenigen Schnitten und erscheint auch nicht in der Nähe der Aorta wieder.

In dem nächsten Stadium von 6 mm Länge (XXXVIII 138) besteht im Wesentlichen nur die Veränderung, dass der Arterienbogen weiter dorsalwärts hinaufgewachsen ist, freilich auch nicht als ein continuirliches Rohr, sondern nur mittels der seine Wandungen bildenden Zellen, die nur in Intervallen ein deutliches Lumen erkennen lassen. Bis zur Einmündung in die Aorten ist derselbe indess noch nicht gelangt. Seine ursprüngliche Lagerung ist auf der ventralen Partie innen vom Muskelschlauch, in der Mitte rückt er aber mehr auf die Hinterseite desselben. Die Kiemenpalten, welche den Glossopharyngeusbogen umgeben, sind jetzt durchgebrochen, und zugleich sieht man eine leichte Verdickung des Ecto-Entoderms an der Stelle der Hinterwand, wo beide in einander übergehen. An den Zellen des Muskelschlauches eben so wenig wie an den Mesenchymzellen ist irgend eine sichtbare Veränderung vorgegangen, außer ihrer Zunahme an Zahl (Taf. 29 Fig. 7).

Embryo XXXVIII 142 von 6,5 mm Länge zeigt als wichtigste Veränderung die beträchtliche Zunahme des Lumens des Arterienbogens, der zugleich mehr und mehr nach außen vorrückt und einen ovalen Querschnitt gewonnen hat. Diese Zunahme geschieht indessen nur erst auf der ventralen Hälfte des Bogens, die bisher allein angelegt war. Die dorsale Hälfte ist jetzt zwar auch angelegt, immerhin aber erst als ganz kleines Gefäß, welches indess seinen Zusammenhang mit der Aorta erlangt hat. Diese dorsale Anlage liegt wiederum auf der Innenseite des Muskelschlauches, und erst, wenn die Ausbildung der Gefäßschlingen für die Kiemenblättchen erfolgen soll, rückt der Gefäßstamm weiter nach außen. Ich betone diese Umlagerung, weil die Beurtheilung eines phylogenetischen Verhältnisses davon wesentlich beeinflusst worden ist, wie wir weiter unten sehen werden.

In Stadien von 7—9 mm Länge bestehen die Veränderungen im Wesentlichen in der Bildung von Kiemenblättchen, welche als

Ausstülpungen der äußeren Wandung des Bogens dem Andringen des nach außen sich erweiternden Gefäßes folgen. Wie indess diese Gefäßbildungen in ihren Einzelheiten sich vollziehen, soll hier nicht dargestellt werden. Obsehon ich viele und interessante neue Beobachtungen den vor 18 Jahren gegebenen Beschreibungen hinzufügen könnte, will ich dafür doch eine andere Gelegenheit abwarten und mehr im Zusammenhang die ganze Phylogenie der Kopfgefäße erörtern: hier kommt es wesentlich darauf an, die Natur des Mesenchyms der Visceralbogen und die Formationen festzustellen, die aus ihm hervorgehen. Dazu gehören aber die Gefäße nicht.

Wichtig dagegen ist es, den Entwicklungsprocess des Muskelschlauches zu verfolgen, besonders im Hinblick auf die Frage, ob aus ihm Zellerivate sich dem Ganglienleistenmesenchym beimischen. Ich habe begreiflicher Weise nicht versäumt, in allen Phasen diese Entwicklung zu controlliren. Es ergiebt sich dabei, dass allerdings in Stadien zwischen 5 und 10 mm Länge die Bestimmtheit der Contouren dieser Schläuche auf ihrer entodermalen Peripherie mehrfach verloren geht, ja dass es oft den Eindruck macht, als nähme die proximale Partie des Muskelschlauches activen und sogar beträchtlichen Antheil an der Mesenchymbildung. Dieser Eindruck wird hervorgebracht durch das Verlorengelien oder Verwischtwerden des äußeren Contour der Schläuche, die in jenen Stadien gerade an dem proximalen Theile eine lebhaftere Vorbereitung zur Ausbreitung der Adductorpartie des gesammten Schlauches treffen. Da gerade auch in dieser Region die Unterbrechung des Muskelschlauches durch die Quereommissur und die ersten Spuren der Verdichtung des Mesenchyms zur Knorpelbildung stattfinden, so wäre es ja nicht unmöglich, das Verschwinden der Grenze zwischen Muskelschlauch und umgebendem Mesenchym so deuten zu wollen, dass eben eine Wucherung von Zellen des Schlauches selber hier stattfände, und dass gerade diese Zellen es seien, welche nachher zu Knorpelzellen werden. Indess muss man wohl, bei der Schwierigkeit durch directe Beobachtung die Zweifel zu zerstreuen, darauf hinweisen, dass die Knorpelstrahlen, welche etwas später als der eigentliche Knorpelbogen auftreten, durchaus nur in den Gebieten sich formiren, welche längst von Mesectoderm erfüllt sind, und dass die Strahlen nicht etwa durch Auswüchse des Bogens, sondern durch autochthone Verdichtung der Zellen und Angliederung an den Knorpelbogen entstehen. Und weiterhin lässt sich gerade durch die complicirteren Verhältnisse des Mandibularbogens erweisen, dass hier die gewaltigen

Knorpelmassen nur durch unmittelbare Verdichtung und Umwandlung des Mesectoderms entstehen; zumal da an dem Muskelschlauch des Mandibularbogens weder die Abtrennung eines besonderen proximalen Adductorabschnittes, noch auch eine beobachtbare Zellwucherung in die Erscheinung tritt, welche mit der Knorpelbildung in irgend welche Beziehung zu setzen wäre.

Verfolgt man die Entwicklung des Schlauches des Glosso-pharyngeusbogens, so zeigt er auch noch bei dem 9 mm Länge messenden Embryo keine Zunahme der Dicke seiner Wandungen (XXXVIII 117), wohl aber zieht er sich zu einem immer länger werdenden Oblong in der Richtung von rechts nach links resp. von außen nach innen aus. Von vorn nach hinten wird er dagegen immer schmaler, der Spalt, welcher seine vordere und hintere Wandung trennt, verstreicht in der Mitte, ja die vordere Wandung zeigt eine allmähliche Umlagerung ihrer Zellen, welche nicht mehr mit ihrem Längsdurchmesser radiär zu dem inneren Spalt- oder Hohlraum stehen, sondern mit ihm parallel gerichtet werden, sei es von oben nach unten oder auch von rechts nach links. Diese Veränderungen geschehen in der Mitte der Bogen, dorso-ventral gerechnet. Gelangt man gerade in die Mitte, so sieht man sogar noch andere Veränderungen: das innere Ende des Schlauches zeigt daselbst Tendenzen der Auflösung seiner Wandungen als compacte Lamellen, die Zellen brechen nach verschiedenen Richtungen aus dem geschlossenen Zusammenhang aus, ja einige Herde von ganz zu Grunde gehenden Mesodermzellen treten auf, so dass hier und da der Zusammenhang des einen Endes des Schlauches mit dem anderen unterbrochen zu werden und das innere Ende sich auflösen zu wollen scheint.

Bei Embryonen von 10—13 mm Länge geht in der That der Zusammenhang zwischen dem kleineren inneren und größeren äußeren Theil des Muskelschlauches verloren, und in die so entstandene Lücke schieben sich quer hindurch die Mesenchymzellen, mit ihnen gleichzeitig auch die erste Quercommissur der nun schon viel größer und complicirter gewordenen Kiemengefäße — Arterien sowohl wie Venen (Taf. 29 Fig. 8 u. 10). Was aber hier am meisten interessirt, ist die beobachtbare Thatsache, dass an dieser Stelle, wo die centrale Partie des Muskelschlauches, also des eigentlichen Mesoderms, sich auflöst, ohne dabei, so weit ich es constatiren konnte, anderen Antheil an der Mesenchymbildung zu nehmen, als histolytische Elemente in dasselbe abzustoßen, das bereits vor-

handene, von der Ganglienleiste herstammende Mesenchym sich in concentrischer Weise verdichtet. Diese Verdichtung erfolgt zunächst in der Umgebung der sich rasch zu bedeutender Stärke entwickelnden Quercommissur der Gefäße. Die inneren oder proximalen Theile des Muskelschlauches, welche sich schon vorher abgetrennt haben und aus den ursprünglichen Lamellen zu einer freieren Anordnung ihrer Zellen gelangt sind, bleiben in der Umgebung dieses sich verdichtenden Theiles der Mesenchymzellen, verbreitern sich mit ihm und werden in späteren Stadien zu demjenigen Theile der Visceralbogenmuskulatur, welcher als *Adductor arcuum visceralium* bekannt ist (Taf. 30 Fig. 1 *Add*). Die außen oder distal liegenden dagegen bilden das System der *Constrictoren* aus, wie ich schon in der 4. und 6. Studie in den Jahren 1884 und 1885 dargestellt habe, und liefern das Zellmaterial für das electrische Organ (Taf. 30 Fig. 1—4 *Constr*).

Wer mit der Entwicklungsgeschichte der Visceralbogen hinreichend bekannt ist, wird aus dem hier Mitgetheilten ohne Weiteres entnehmen, dass diese sich verdichtenden Mesenchymzellgruppen die ersten Andeutungen der späteren Kiemen- und Kieferknorpel (Taf. 30 Fig. 2—4 *Kn*) sind, deren weitere Anlage und Ausbildung von mir in der 4. und 7. Studie bereits dargestellt wurden, deren Ursprung aus dem Ganglienleisten-Zellmaterial aber damals noch nicht erkannt ward. Ob nun die Ganglienleiste die einzige ectodermale Localität ist, aus der das Mesenchym der Visceralbogen herstammt, ist freilich eine andere Frage: es ist keineswegs ausgeschlossen, dass auch andere Theile des Ectoderms sich an der Lieferung dieser Zellen betheiligen, so besonders die epibranchialen und lateralen Placoden. Es ist nicht ganz leicht, darüber Sicherheit zu gewinnen, da man die Derivate dieser Gebilde von denen der Ganglienleiste noch weniger unterscheiden kann, als etwa dem Mesenchym beigemischte Producte des eigentlichen Mesoderms. An der principiellen Bedeutung der Ableitung des Mesenchyms vom äußeren Keimblatt würde übrigens dadurch nichts geändert.

Ich stelle mich sonach in der Frage nach der Herkunft des Visceralskelettes durchaus auf den Boden der Anschauungen, die wir Miss JULIA PLATT verdanken, und adoptire ihren geschickt gewählten Ausdruck *Mesectoderm* für das in Rede stehende Zellmaterial. Es ist auch selbstverständlich, dass ich diesen Übertritt eum beneficio inventarii der gegen Miss PLATT's Angaben gerichteten kritischen Aufsätze und Bemerkungen vornehme, mich also auch für

verpflichtet ansehe, dieselben nach Kräften zurückzuweisen. Dabei gereicht es mir zu besonderer Befriedigung, auf Äußerungen CORNING's hinweisen zu dürfen, welche sich in seinem oben citirten Aufsatz pag. 179 finden: »— ich beschränke mich auf die Bespreehung der Funde von Miss PLATT, die sich auf Amphibien beziehen. Es sind derartigen Angaben, die in den letzten Jahren sehr häufig gegen die sogenannte Specificität der Keimblätter gemacht wurden, zweierlei Eigenschaften gemein. Erstens ihre Bestimmtheit, der jedoch, wie ich gleich bemerken will, bei Miss PLATT die Klarheit und Beweisfähigkeit der bildlichen Belege nicht entsprechen, und zweitens die Thatsache, dass sie sich auf Material stützen, das theils wegen der Schwierigkeiten der technischen Vorbereitung (Härtung, Färbung etc.), theils wegen der Feinheit oder sonstigen Eigenschaften der zelligen Elemente (z. B. Anfüllung der Zellen mit Dotterplättchen, bei *Petromyzon* und Amphibien) als ungünstig bezeichnet werden muss. Eine bestimmte Angabe über Entwicklungsvorgänge bei Selachiern, die von dem bisher Gesehenen und Angenommenen abweichen, erscheint mir glaubwürdiger, als eine ähnliche Angabe über Amphibien, da ich wohl annehmen darf, dass die Vorgänge bei Selachiern wegen der Größe der Elemente und ihrer für histologische Untersuchung günstigeren Beschaffenheit auch klarer und bestimmter zu sehen sind und auch eine klarere und bestimmtere Deutung zulassen, als dies z. B. bei Amphibien der Fall wäre. Man muss sich stets bei Bearbeitung eines ungünstigen Materials der Grenzen bewusst sein, welche der Beobachtung und in Folge dessen auch den Schlussfolgerungen gezogen sind. Der Vorwurf, dies unterlassen zu haben, trifft viele der neueren Abhandlungen über embryologische Gegenstände und ganz besonders auch, wie es mir scheinen will, manche der Arbeiten, welche gegen die Specificität des Mesoderms gerichtet sind.«

Die Übereinstimmung, welche in den hier niedergelegten allgemeineren Aussprüchen zwischen CORNING's und meinen eigenen Anschauungen besteht, lässt mich hoffen, dass CORNING die aus der Beobachtung der Selaehierentwicklung nun gewonnenen Resultate eben so vorurtheilslos prüfen wird, wie ich sie angestellt habe, da ich, wie schon früher bemerkt, an die Untersuchung keinenfalls als voreingenommener Parteigänger der PLATT'schen Anschauungen über das Mesectoderm heranging. Von den Schwierigkeiten, welche CORNING mit Recht als dem Amphibienmaterial inhärend ansieht, sind die Selaehier frei, und so erlauben sie über die Beziehungen der Ganglienleiste zu den Placoden sowohl wie zu dem Binde-

gewebe der Visceralbogen zuverlässige Beobachtungen, welche nach meinen Wahrnehmungen nicht mit den von CORNING pag. 224 ff. gelegten, sondern mit den von ihm verworfenen Auffassungen von Miss PLATT stimmen. Sollte CORNING meine hier gemachten Angaben an irgend einem Selachier nachprüfen — ich empfehle *Torpedo ocellata* als leicht zugängliches Material — und dann nochmals die Bilder durchmustern, welche er von *Rana esculenta* gegeben hat — z. B. l. c. Taf. 10 Fig. 22 — so wird er es vielleicht leichter finden, sich den Anschauungen von Miss PLATT anzuschließen. Die bestimmte Erklärung von Miss PLATT, welche auch CORNING wörtlich citirt: »I know the Mesectoderm of *Necturus* to be of ectodermic origin, because I have carefully followed the tissue from its origin, tracing the development through slight degrees of growth, in embryo after embryo, from the very beginning, until the stage now described«, mag ja an sich keine objective Beweiskraft besitzen, aber ich verstehe sie durchaus als Ausdruck der persönlichen Sicherheit, die Miss PLATT erlangt hatte, und könnte sie heute ohne Zögern auch in meinem Namen mit Bezug auf die Selachier abgeben.

Auf ganz anderem Boden steht aber eine Betrachtung, welche CORNING anstellt (l. c. pag. 227): »Ich habe noch einen Einwurf gegen die von Miss PLATT versuchte Ableitung des Stützgewebes der Kiemenbogen aus dem Ectoderm geltend zu machen. Er bezieht sich auf Folgendes: Am Rumpfe ist die Kopfganglienleiste in ihrer Fortsetzung als Spinalganglienleiste zu verfolgen, man würde also wohl, wenn man den Anschauungen von Miss PLATT zustimmte, fragen müssen, ob diese Spinalganglienleiste sich irgendwie an der Bildung des Mesoderms im Bereiche des Rumpfes betheilige. Das ist meines Wissens noch von Niemandem behauptet worden. Axiales Bindegewebe entsteht, wie das jetzt allgemein zugegeben wird, aus den Sclerotomdivertikeln oder Wucherungen der Urwirbel, daneben betheiligt sich das unsegmentirte Mesoderm des Rumpfes an der Bildung von Bindegewebe und liefert außerdem die Muskulatur des Darmes und des Herzens. Das Kopfmesoderm hängt nun continuirlich mit dem unsegmentirten Mesoderm des Rumpfes zusammen, und es existirt durchaus kein Grund, anzunehmen, dass dieses Kopfmesoderm eine Bildung sui generis sei, welches sich in Bezug auf die Entstehung von bindegeweblichen Elementen anders verhalte, als das unsegmentirte Mesoderm des Rumpfes; es wäre sogar unmöglich, die Grenze zwischen beiden festzusetzen. Eine gewisse Einheit muss in der Entwicklung der Gewebe oder der Organe vorhanden

sein, und schon aus diesem Grunde wird man dem Versuch von Miss PLATT, einen Theil des Kopfmesoderms vom Eetoderm abzuleiten, während erwiesenermaßen das ganze Mesoderm des Rumpfes sich durch Auswachsen von der Wandung des Urdarmes bildet, ein gewisses Misstrauen entgegensetzen.«

Hier handelt es sich nicht um Kritik thatsächlich angestellter Beobachtungen, sondern um rein theoretische Einwürfe, welche bei zweifelhafter Deutung schwieriger Beobachtungen allerdings einen berechtigten Einfluss auf Annahme oder Verwerfung solcher Deutungen auszuüben im Stande sind. Es leuchtet ein, dass CORNING a priori überzeugt ist, die Ganglienleiste sei vom Kopf bis zum Schwanz ein einheitliches und gleichartiges Gebilde, welchem deshalb auch *potentia* dieselben Bildungen zugeschrieben werden müssten. Ich bin im Grunde genau derselben Überzeugung, habe deshalb auch zum Ausgangspunkt dieser Darlegungen die Zurückweisung der FRORIEP'schen Auffassung von der Existenz zweier unterschiedener Ganglienleisten, einer Kopf- und einer Rumpfleiste, genommen. Schon auf pag. 581 betonte ich indess, dass ich trotz bestimmtester Ablehnung einer Doctrin, die einen von Anfang an bestehenden Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf festhält, dennoch einen größeren factischen Unterschied zwischen dem Kopftheil der Ganglienleiste und dem Rumpftheile annehme, als z. B. FRORIEP ihn gefunden zu haben glaubte. Und diesen Unterschied suche ich gerade darin, dass die Kopfganglienleiste außer peripherischen Ganglien und Nerven auch noch Knorpel und ähnliche Producte »bindegewebiger« Natur aus sich hervorgehen lässt, was, so weit bisherige Erfahrung reicht, bei der Rumpfganglienleiste nicht der Fall ist; denn Wirbelknorpel und Rippenknorpel gehen ohne Zweifel aus den Wucherungen der sog. Urwirbelselerotome hervor, während man die Knorpel der paarigen Flossen, Schulter- und Beckengürtel eingeschlossen, wohl mit Recht von den Wucherungen der parietalen Cöломwandung ableitet; ob die Knorpelstäbe der unpaaren Flossen eine andere Provenienz aufweisen können, ob besonders auch gewisse Hautknochen nach KLAATSCH'scher Auffassung auf eetoderma-tischen Ursprung zurückzuführen sind, möge hier einstweilen unentschieden bleiben. Soll nun für das knorpelige Skelett der gesammten Visceralbogen die Kopfganglienleiste den Mutterboden bilden, so bestände in der That ein großer Unterschied zwischen Kopf- und Rumpftheil der Ganglienleiste — und es könnte scheinen, dass FRORIEP's Doctrin von einem ursprünglichen Gegensatz dieser beiden

Körpertheile stärkere Grundlagen besäße, als er selbst vielleicht bisher anzunehmen geneigt war. Wie FRORIEP über die Frage des »Mesectoderms« denkt, weiß ich nicht: es sind mir seinerseits keine anderen, als nur referirende Äußerungen darüber zu Gesicht gekommen in den »Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte« 3. Band, 1893. In dem Aufsätze, den ich oben besprochen habe, ist diese Frage nicht berührt worden; sicherlich wird FRORIEP für diese Reserve seine guten Gründe gehabt und vielleicht für die von ihm verheißenen weiteren Mittheilungen auch diese Erörterungen aufgespart haben.

In der That kann man CORNING nicht Unrecht geben, dass er die schweren Bedenken hervorhebt, welche die Annahme einer Beteiligung des Ectoderms an der Bildung bindegewebiger Structuren hervorrufen muss. Nicht bloß, was ja sofort einleuchtet und von fast allen an der Discussion dieser Frage beteiligten Autoren hervorgehoben wird, erleidet die Keimblatttheorie, wenigstens in ihrer strengen Form, einen beträchtlichen Stoß — auch eine große Anzahl der bisher geltenden phylogenetischen Anschauungen, zumal die auf vergleichend-anatomischer Grundlage basirenden, müssten im Fundament erschüttert werden, wenn definitiv feststünde, dass die Knorpel der Visceralbögen ectodermatischer Herkunft seien. Wenn die Visceralknorpel ursprünglich nach GEGENBAUR's Doctrinen »abgegliederte untere Bögen« sein, ihre gelegentlichen Berührungen und Gelenkverbindungen mit dem Schädel aber beweisen sollten, dass dies als Urzustand, die völlige Unabhängigkeit der Knorpel aber als abgeleitet anzusehen sei, so müssten die entwicklungsgeschichtlichen Argumente in noch viel höherem Maße als *quantité négligeable* betrachtet werden, als die von mir in der 21. Studie gekennzeichneten Tendenzen GEGENBAUR's und FÜRBRINGER's es schon jetzt behaupten. Derivate mesodermaler Sclerotome können nun und nimmermehr homolog oder homodynam mit Derivaten der ectodermalen Ganglienleiste sein, so lange Gleichheit und Gleichartigkeit des Ursprunges, also Homogenie, als Fundament der Homologiebestimmung angesehen wird. Dass die Rippen von den Wirbelkörpern »abgegliedert« seien, ist bekanntlich nur eine auf dogmatischem Boden erwachsene Behauptung der GEGENBAUR'schen Schule: die Ontogenie liefert hinreichende Gründe für die Annahme des Gegentheils. Dass die Kiefer- und Kiemenknorpel ontogenetisch eben so wenig im Zusammenhang mit dem Schädelknorpel entstehen, ist gleichfalls festgestellt — wesshalb diese beiden Gebilde trotzdem und mit

Gewalt zu »Abgliederungen« gemacht werden sollen, ist gar nicht abzusehen; die darauf gerichteten Argumentationen, wie sie noch in GEGENBAUR'S letztem großen Werke, der Vergl. Anatomie der Wirbelthiere 1. Bd. pag. 416 u. 417, gefunden werden, sind denn auch von logisch-dialectisch sehr anfechtbarem Werthe<sup>1</sup>. Stellt sich nun aber noch heraus, dass die eine Kategorie dieser beiden für homodynam angesehenen Formationen vom Ectoderm, die andere vom typischen Mesoderm herkommt, so sollte die auf vergleichend-anatomischem Schematismus reinsten Wassers beruhende Vorstellung von einer Homodynamie der unteren Bogen, Rippen und Visceralknorpelbogen nachgerade in den wohlverdienten Ruhestand versetzt und darin dauernd belassen bleiben.

Aber die mesectodermatische Natur der Kiemen- und Kieferbogen hat noch weitere unangenehme Consequenzen für die bisherigen morphologischen Doctrinen. Das Schoßkind dieser Doctrinen ist bekanntlich die GEGENBAUR'sche Archipterygiumtheorie, welche durch FÜRBRINGER u. A. neuerdings wieder als ein besonderes Meisterstück vergleichend-anatomischer Combinationskunst angepriesen ward. Ihr zufolge sollen bekanntlich Schulter- und Beckengürtel umgewandelte Kiemenbogen darstellen, die Flossenstrahlen mit den Kiemenstrahlen identisch sein. Nach dem Satze, wenn zwei Größen einer dritten gleich sind, müssten also auch die Extremitätengürtel den Rippen homodynam sein und abgegliederte untere Bogenstücke vorstellen. Die Extremitätenknorpel entstehen nun aber in einem Blastem, das aus Mesenchymproducten der parietalen Lamelle der Cöломwandungen hervorgeht; dadurch wird also eine von den Ursprungsquellen der Rippe sowohl wie der Visceralbogen unterschiedene dritte Ursprungslocalität eingeführt. Man wäre also gezwungen, einen neuen Wechsel auf die Leistungskraft der Cänogenese zu ziehen, um annehmbar zu machen, dass Schultergürtel und Beckengürtel zwar ursprünglich auch Producte der Kopfganglienleiste gewesen seien, dass aber im Laufe der ungezählten Generationen vielleicht durch »Substitution« aus der Cöloomlamelle stammende Zellen die Abkömmlinge der Ganglienleiste verdrängt und sich an ihre Stelle gesetzt hätten. Wie man eine solche »Substitution« glaubhaft oder dann gar zwingend erscheinen lassen will, ist mir unerfindlich; — kann man das aber nicht, so vermag kein

<sup>1</sup> Auf dieselben näher einzugehen wird bei anderer Gelegenheit erforderlich werden.

Hinweis auf die Insertion des Trapezius oder irgend welches anderen Muskels die Archipterygiumtheorie von dem buchstäblichen »peccatum originis« zu befreien, das in der verschiedenen Herkunft der Knorpelzellen der Extremitäten von demjenigen der Knorpelzellen der Kiemenbogen liegt und sie daran für immer zu Grunde gehen lässt. (Siehe den Nachtrag auf pag. 627 ff.)

Aus all diesen Gründen stellt die Eigenschaft der Kopfganglienleiste, eine solche Fülle von Zellen herzugeben, um daraus einen so beträchtlichen Organcomplex herzustellen, wie ihn das Visceralbogen-skelett repräsentirt, einen stärkeren Gegensatz gegenüber der Rumpfganglienleiste dar, als die von FRORIEP behaupteten, aber, wie ich gezeigt zu haben glaube, nicht bewiesenen Unterschiede in der Verbindung mit dem Medullarrohr und die angenommene Übereinanderschichtung und Durchbrechung. FRORIEP könnte also, wie ich schon oben hervorhob, auf diese Eigenschaft der Kopfganglienleiste gestützt, mit wesentlich bündigerer Schlussfolgerung von einem uranfänglichen Unterschiede, d. h. genetischer Differenz des Kopfes zum Rumpfe sprechen.

Ein Unterschied ist schwerlich in Abrede zu stellen, aber was beweist er? Das Vorhandensein des Visceralbogenapparates ist sicherlich kein uranfängliches morphologisches Ereignis in der Geschichte des Wirbelthierkörpers, denn ehe es zur Knorpelbildung kommen konnte, mussten Muskeln in Thätigkeit treten, welche direct oder indirect die Knorpel hervorriefen; diese Muskeln mussten, falls sie nicht der Fortbewegung im Wasser, sei es schwimmend oder kriechend, dienten, irgend einer vegetativen Function dienstbar sein, indem sie die Nahrungsaufnahme oder Athmung erleichterten. Die Ontogenie lehrt, dass die Visceralmuskeln Differenzirungen der Cöломwandungen sind, aus denen auch die Herzmuskulatur und die Darmmuskeln hervorgehen. Letztere beiden Formationen haben keinen Antheil an mesectodermatischen Knorpelbildungen, sie werden aber schon zu einer Zeit bestanden haben, wo auch die vordersten Abschnitte der Cöломwandungen keine Stützpunkte an ectodermatischen Knorpeln fanden. Man muss also wohl ein Stadium der Phylogenese voraussetzen, wo die Visceralmuskulatur eben so wie die Herz- und Darmmuskulatur ohne spezifische Skelettgebilde existirte und operirte. Wie soll, nach den Anschauungen FRORIEP's oder nach denen GEGENBAUR's und FÜRBRINGER's und der ganzen mit ihnen einverstandenen Morphologenschule, der Körper des Urwirbelthieres ausgesehen haben, wenn, nach ihrer Theorie, der Kopf der

eranioten Wirbelthiere aus zwei differenten, secundär verschmelzenden Bestandtheilen, dem kiemenbogentragenden »cerebralen« und dem aus Urwirbeln bestehenden »spinalen« bestanden haben soll? Was aber berechtigt dazu, Kiemenbogen und Urwirbel als Gegensätze hinzustellen, die einander ausschließen? FRORIEP sagt, er sei zu einer solchen Auffassung geführt »einmal durch die Erkenntnis der fundamentalen Verschiedenheit der den beiden Abschnitten zugehörigen Nervencomplexe, des Glossopharyngo-Vago-Accessorius einerseits, der occipitalen Spinalnerven andererseits, sodann durch die Beobachtung, dass diese beiden Complexe da, wo sie in Berührung mit einander treten, Reductionen erleiden, die im Laufe der Ontogenese verfolgbar sind«. Was besagt der Ausdruck »fundamentale Verschiedenheit der Nervencomplexe«? Soll er bedeuten, dass beiden Nervencomplexen keine genetisch gemeinsame Grundlage zukommen könne oder zugekommen sei? Das scheint FRORIEP allerdings zu glauben, und er bemüht sich desshalb, den Nachweis zu führen, dass die Ganglienleiste des Kopfes anders entstände als die des Rumpfes. Er ist aber, wie ich zu beweisen gesucht habe, einer Täuschung verfallen, wenn er in dem Ursprung der Ganglienleiste des Kopfes und des Rumpfes irgend welche fundamentalen Unterschiede bemerken zu können glaubt. In ihrer Entstehung gleichen sie sich durchaus: es ist nur ein quantitativer Unterschied wahrzunehmen, und der braucht durchaus nicht fundamental zu sein. Nun gebe ich — und mit mir wohl auch Miss PLATT — zu, dass die Bildung von Mesectoderm, so weit unsere bisherige Kenntniss reicht, nur im Kopftheil der Ganglienleiste stattfindet, aber dies bedeutet einstweilen nur, dass ein factischer Unterschied zwischen Kopf- und Rumpftheil der Ganglienleiste constatirt werden kann in so weit, als aus gewissen, allerdings beträchtlichen Zellerivaten der Kopfganglienleiste dauernde, sehr beträchtliche und noch dazu bisher für streng mesodermatisch angesehene Gebilde hervorgehen, während ihnen gleiche aus der Rumpfganglienleiste hervorgehende bisher nicht nachgewiesen werden konnten. Ob aber in der Rumpfganglienleiste, sei es noch gegenwärtig oder sei es in der Vergangenheit, keinerlei homologe Zellgruppen bestehen oder bestanden haben, aus denen früher ähnliche mesectodermatische Gebilde hervorgingen, ist nicht ohne Weiteres zu präjudiciren, zumal da eine Menge Componenten derselben nachweislich zu Grunde gehen — z. B. all die Zellen, welche die ursprünglichen Verbindungsbogen zwischen den sich anlegenden dorsalen Spinalnerven bilden und

diejenigen, welche auf der Verschlussplatte des Medullardaches liegen bleiben und mit den ROHON'schen Zellen der Auflösung verfallen. Da wir erst beim allerersten Anfang richtiger Einsicht in den Bau und die Zusammensetzung der Ganglienleiste stehen und uns möglicher Weise noch ähnliche Überraschungen bevorstehen, wie der freilich nur theilweise richtige GORONOWITSCH'sche Nachweis der ectoblastogenen Natur des Visceralbogenmesenchyms und die völlig richtige PLATT'sche Ableitung der Visceralknorpel aus Ganglienleistenzellen, so brauchen wir noch keineswegs darauf zu verzichten, einen Ausgleich der neuen Thatsachen mit den herkömmlichen principiellen Annahmen zu finden.

Wenn aber FRORIEP die Reductionen, die einerseits der Glosso-pharyngeus-Vago-Accessorius, andererseits die occipitalen Spinalnerven da, wo sie in denselben Metameren gefunden werden, erleiden, nur durch die Annahme einer genetischen Differenz beider Complexe erklären zu können glaubt, weil dieselben »nur als Einschmelzung der Grenzzonen solcher differenter Körperbestandtheile einigermaßen verständlich werden«, so vermag ich den Zwang, der in diesem Argument liegen soll, nicht einzusehen. Was soll unter dem Ausdruck »Einschmelzen der Grenzzonen« verstanden werden? Betreffen die in Rede stehenden Reductionen denn nachweislich ganze Segmente mit all ihren Componenten oder beziehen sie sich nur auf einzelne Organe oder Organcomplexe, während andere Organe bestehen bleiben oder Umformungen durchmachen, welche ihre Existenz nicht aufheben? Ich habe diese Frage schon in der 21. Studie den FÜRBRINGER'schen sehr positiv klingenden Versicherungen gegenübergestellt: ich sehe auch jetzt keinen Grund, meine Skepsis diesen Versicherungen gegenüber aufzugeben. Dass a priori die Möglichkeit bestehe, in der Vagus-Accessorius-Region und zwischen den spinalen Occipitalnerven einige ausgefallene Segmente anzunehmen, die keine Spur ihrer Existenz hinterlassen haben, will ich durchaus nicht bestreiten, aber diese selbe Möglichkeit besteht an allen übrigen Localitäten des Körpers in demselben Maße — es fällt uns aber nicht ein, eine solche Möglichkeit ohne zwingenden Grund zu erörtern. Und gerade einen »zwingenden« Grund zu dieser Annahme in der Occipitalregion vermisste ich, wie früher bei der Discussion der GEGENBAUR-FÜRBRINGER'schen Anschauungen, so jetzt bei denen FRORIEP's. FRORIEP selbst erklärt auch freimüthig, »der eigentliche Ausgangspunkt dieser Reductionen sei ihm verborgen geblieben. In frühen Stadien schien eine scharfe Grenze nicht vorhanden, im

Gegentheil sprach die BALFOUR'sche Commissur zwischen der Ganglienanlage des Vagus und derjenigen der Spinalganglien laut und entschieden für die primitive Einheit beider Complexe, und ich gestehe, dass das Vorhandensein dieser Commissur mich während einer Reihe von Jahren an der Richtigkeit meiner Auffassung irre gemacht und von der weiteren Verfolgung des Kopfproblems, als einer aussichtslosen Unternehmung abgeschreckt hat.«

Erst durch den vermeintlichen Fund des Hinübergreifens einer besonderen Kopfganglienleiste über die von ihr von Anfang an getrennte Rumpfganglienleiste glaubt FRORIEP sich berechtigt, von Neuem für seine Theorie einzutreten. Dabei bleibt es »freilich eine complicirte Frage, welche Motive die treibenden seien« (nämlich bei dem Ineinanderschieben der Kiemenbogentheile und des angrenzenden Abschnittes der Urwirbelsäule). »Dieselbe braucht hier aber vorläufig nicht gestellt zu werden.« Wäre die Feststellung und die Deutung der betreffenden thatsächlichen Befunde wirklich eine so leichte, sichere und klare, wie sie es nach meiner Überzeugung durchaus nicht ist, so bliebe immerhin der Versuch, auch über die physiologischen Motive dieser morphologischen Verwicklungen so weit als möglich ins Klare zu kommen, nicht nur sehr werthvoll, sondern eine wesentliche Ergänzung jeder auf rein morphologische Beobachtungen oder Annahmen gestützten Deutung, deren etwa vorhandene Unzuträglichkeiten dabei gerade in die Augen fallen dürften. Ich kann deshalb auch meine auf physiologische Betrachtungen sich stützenden Bedenken über die von FRORIEP vorgeschlagene Auffassung nicht unterdrücken; denn, wenn es bei ihm heißt: »ersichtlich ist der Nutzen: eine Zusammendrängung der beiden Organ-complexe auf engeren Raum«, so scheint mir diese Vorstellung etwas sehr anthropomorphisch-teleologisch, eben so wie die darauf folgende: »in dem Concurrenzkampfe der beiderlei Nervencomplexe erweist sich die Ganglienleiste des Kopfes als die kräftigere, welche in festem, zielsicherem Vorgehen, wenn auch schließlich nicht ohne eigene Verluste, eine lange Reihe von Rumpfgliedern und eine noch längere von spinalen Ganglien niederwirft und der Vernichtung entgegenführt«. Gewiss ist diese Ausdrucksweise nicht buchstäblich zu nehmen: die Ganglienleiste ist kein »Organ« und spielt als solche überhaupt keine Rolle im Selachier-Organismus, welche sich etwa auf gleiches Niveau mit dem »Branchial-Apparat« oder dem »Locomotionsapparat« etc. stellen ließe; nach den von KASTSCHENKO,

GORONOWITSCH, MISS PLATT und mir hier gegebenen Aufklärungen beruht die größere Kraft — wenn dieser Ausdruck überhaupt zulässig ist — der Kopfganglienleiste größtentheils eben auf der Lieferung der mesectodermatischen Elemente und hängt zusammen mit Umfang und Ausdehnung des knorpligen Branchial-Apparates, wodurch die dorsal und besonders central gelegenen Körpergegenden eine entsprechende Reduction der hier ursprünglich gegebenen Einrichtungen erleiden. Es ist von entscheidender Wichtigkeit, wie man sich die ursprünglichen Zustände dieser occipitalen Region vorstellt und in welcher Reihenfolge und mit welchen correlativen Einflüssen man die theils progressiv, theils reductiv verlaufenen Vorgänge auftreten und sich abspielen lässt. Aber da die Occipitalregion keine Sonderstellung im Vertebratenkörper einnimmt, vielmehr von Umgestaltungen anderer Körpertheile correlativ mitbetroffen wird und auf sie umgestaltend einwirkt, so lässt sich auch nicht aus ihr allein — also auch nicht aus den auf sie allein gerichteten, vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Untersuchungen — ein erschöpfendes oder auch nur annähernd richtiges Bild ihrer phylogenetischen Vergangenheit gewinnen. Jede eingreifendere, an anderen Körpertheilen oder Regionen gewonnene Einsicht wird ihres Einflusses auf die Gestaltung unserer Auffassung dieser Vergangenheit sicher sein dürfen, wesshalb es auch von größter Bedeutung für die hier behandelten Probleme sein wird, definitiv festzustellen, dass der Kopftheil der Ganglienleiste die Materialien zu einem so fundamental wichtigen Apparat hergiebt, wie das ganze Kiemen- und Kiefergerüst es darstellt, der Rumpfteil aber nicht. Die unmittelbar sich aufdrängende Frage lautet dann naturgemäß: ist dieser Unterschied ein primitiver oder ist er ein erst durch allmähliche Differenzirung zu Stande gekommener? Hat die Kopfganglienleiste sich eines besonderen Abschnittes des Ectoderms bemächtigt, aus welchem in früheren Zeiten der Branchialknorpelapparat hervorging, welcher in aller Vergangenheit immer nur am Kopfe bestand, oder ist ein ähnlicher Bestandtheil auch der Rumpfganglienleiste früher eigen gewesen und nur allmählich im Laufe ungezählter Jahrtausende auf den Kopftheil eingeschränkt worden, nachdem die etwa auch am Rumpfe früher vorhanden gewesenen branchialen Einrichtungen — welcher Art und primitiven Gestaltung auch immer — zu Gunsten eines localisirten, aber höher ausgebildeten und mächtiger entfalteten Branchialapparates erst rückgebildet und dann völlig, auch aus der Ontogenese,

ausgemerzt wurden<sup>1</sup>? Es würde unter diesem Gesichtswinkel von großer Wichtigkeit sein, nachzuforschen, ob keine Spur mesectodermatischer Zellen mehr an irgend einer Stelle der Rumpfganglienleiste nachgewiesen werden kann, zugleich aber auch zu versuchen, die gewebliche Natur dieser Zellen der Kopfganglienleiste in ihrer Differenz gegenüber den aus gleicher Quelle fließenden Ganglien- und Nervenzellen festzustellen — was bisher von keinem der die Bildung des Mesectoderms schildernden Forscher unternommen worden ist und wahrseheinlich große Schwierigkeiten haben wird. Es wird ferner sehr wichtig werden, möglichst genau die Schicksale aller der Zellen zu erforschen, welche im Rumpf aus dem Medullardach hervorgehen, sei es, dass sie an dieser Stelle liegen bleiben und zu jenen großen Ganglienzellen sich umwandeln, welche als RONON'sche oder Hinterzellen bekannt und bereits eingehend aber nicht erschöpfend von BEARD behandelt sind, sei es, dass sie in den Verband der Ganglienleiste selbst übergehen, ohne zur Herstellung von Ganglienzellen oder SCHWANN'sehen Zellen benutzt zu werden — falls es solche Elemente in der Rumpfganglienleiste wirklich giebt.

Auf der anderen Seite ist es einleuchtend, von welcher Tragweite die weitere Erforschung des Branchialknorpelapparates sein muss, nachdem nun festgestellt ist, dass derselbe durch seine ectodermale Abstammung aus all den morphologischen Beziehungen heraustritt, in die ihn die bisherigen, auf vergleichend-anatomischer Basis ruhenden Anschauungen hineingezwängt hatten. Ich habe oben schon betont, dass die GEGENBAUR'sehen Lehren, die schließlich nur eine Fortsetzung CUVIER'seher Doctrinen waren, von der Homodynamie der Visceralbogen mit den Rippen und unteren Wirbelbogen durch diesen Nachweis noch weiter erschüttelt werden. Ich habe gleichfalls darauf hingewiesen, dass die Archipterygiumtheorie, der zufolge Schulter- und Beckengürtel serial homolog mit den Kiemenbögen sein sollten, durch diese Ursprungsverschiedenheit noch stärker abgewiesen wird, als schon durch alle früher gegen sie gerichteten, bisher keineswegs entkräfteten Argumente — es bleibt mir aber noch übrig, ein Verhältnis zu berühren, das gleichfalls von beträchtlicher, phylogenetischer Tragweite ist, und für welches der Nachweis des ectodermalen Ursprungs der Visceralknorpel ebenfalls von großer

<sup>1</sup> Etwa ähnlich wie, meiner Anschauung zufolge, die aber hier nicht näher begründet werden soll, die paarigen Flossen bei den Cyclostomen völlig unterdrückt worden sind.

Bedeutung ist. Ich knüpfte dabei an Erörterungen an, die sich schon in der 4. Studie (Mitth. Z. Stat. 5. Bd. 1884 p. 120—134) vorfinden, wo es sich darum handelte, die auf RATHKE'sche Präcedenz zurückzuführende Homologisirung des Cyclostomenkiemenkorbes mit den sog. äußeren Kiemenbogen der Selachier zu bekämpfen<sup>1</sup>. Ich wies damals diese Homologisirung zurück, gestützt auf die ontogenetische Untersuchung beider Gruppen, suchte zugleich aber festzustellen, es sei überhaupt ein Unding, das Kiemenskelett der Cyclostomen als ein äußeres im Gegensatz zu dem der Selachier als einem inneren aufzufassen: beide Skelettapparate seien ihrer Grundlage nach durchaus homolog und nur durch secundäre Einflüsse in ihrer verschiedenen Lagerung gegenüber den Muskeln, Kiemengefäßen und Kiemenblättchen beeinflusst worden. Und getreu meiner Grundanschauung von dem phylogenetischen Verhältnis der Cyclostomen zu den Gnathostomen suchte ich die Lage des Kiemenkorbes der ersteren als das Spätere gegenüber dem bei den Selachiern vorhandenen Ursprünglicheren zu begründen.

Diese Darlegungen fanden ausführliche Würdigung durch KUPFFER unter dem Titel: Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von *Ammocoetes* und die organogene Bestimmung des Exoderms (Verh. Anat. Ges. 9. Vers. 1895 pag. 105—122). KUPFFER an-

<sup>1</sup> Für wie entscheidend diese Homologie damals gehalten ward, und wie wichtig es sein musste, festzustellen, ob sie zu Recht bestand, kann man aus folgenden Worten in HAECKEL's Anthropogenie 3. Aufl. (1877) pag. 464 entnehmen: »Um den Stammbaum unseres Geschlechts innerhalb des Wirbelthierstammes richtig zu verstehen, ist es von großer Bedeutung, die maßgebenden Charaktere fest im Auge zu behalten, welche die Fische und die sämtlichen anderen Paarnasen von den Unpaarnasen und den Schädellosen trennen . . . Als solche systematisch-anatomischen Charaktere von höchster Bedeutung müssen namentlich folgende Eigenschaften der Amphirhinen oder Gnathostomen hervorgehoben werden: 1) die paarige Nasenbildung, 2) der innere Kiemenbogenapparat, 3) die Schwimmblase oder Lunge und 4) die beiden Beinpaare.« Und weiter auf pag. 465: »Nicht minder wichtig ist die höhere Ausbildung des Kiemenbogengerüsts und des damit zusammenhängenden Kieferapparates, die wir bei allen Paarnasen von den Fischen bis zum Menschen hinauf antreffen. Allerdings ist die uralte, schon bei den Ascidien vorhandene Umbildung des Vorderdarms zum Kiemendarm ursprünglich bei allen Wirbelthieren auf dieselbe einfache Grundlage zurückzuführen, und ganz charakteristisch sind in dieser Beziehung die Kiemenspalten . . ., allein das äußere Kiemengerüst, welches bei den Schädellosen und Unpaarnasen den Kiemenkorb stützt, wird bei sämtlichen Paarnasen durch ein inneres Kiemengerüst verdrängt, das an der ersteren Stelle tritt. . . . Das vorderste dieser Kiemenbogenpaare gestaltet sich zum Kieferbogen, aus dem unser Oberkiefer und Unterkiefer entstanden ist.«

erkannte die Tragweite meiner Argumente besonders auch mit Bezug auf die von BALFOUR betonte Kieferlosigkeit der Cyclostomen<sup>1</sup> und suchte zwischen den entgegengesetzten Auffassungen zu entscheiden; sein Ausspruch erfolgte zu Gunsten der RATHKE-GEGENBAUR-BALFOUR'schen Auffassung und zu Ungunsten der von mir verfochtenen völligen Homologie des Knorpelgerüsts des *Ammocoetes* und der Selachier. Den Hauptgrund für diese Entscheidung fand KUPFFER in der durch seine Untersuchungen festgestellten Thatsache, dass die Kiemenknorpel von *Ammocoetes* exodermaler Herkunft seien, da sie »nicht innerhalb der mesodermalen Kiemenbögen entstanden, auch nicht aus abgegliederten Zellen derselben, sondern aus und innerhalb einer epithelartigen Zellenlage sich bilden, welche wie eine Grundschiebt der Epidermis durch die ganze Kiemenregion continuirlich sich erstreckt, der Branchiodermis«. Auf den Ursprung dieser merkwürdigen Schicht, welche wohl keinem der früheren Beobachter der *Petromyzon*-Ontogenese ganz fremd geblieben sein dürfte, hatte KUPFFER schon früher hingewiesen, in der Meinung, von ihr leitete sich ein Theil der Kopfnerven ab, wesshalb er sie Neurodermis nannte. In dem oben erwähnten Vortrage auf dem Anatomencongress in Basel corrigirt er diese Vorstellungen und sagt (l. c. pag. 110): »Diese Schicht findet sich in der ganzen Ausdehnung der Branchialregion, vom Auge an bis zum Oesophagus, und zwar nur an der ventralen Seite. Sie erscheint auf den ersten Blick wie eine zweite tiefere Epidermislage, wie eine Grundschiebt. Die Zellen sind überwiegend cylindrisch und stehen senkrecht zur Oberfläche, aber es fehlt ihnen der enge epitheliale Verband unter sich und mit den Zellen der Epidermis. — In Berücksichtigung dessen, dass das Auftreten dieser Schicht mit dem Beginn der Entwicklung der branchialen Nerven zusammenfällt und Elemente derselben sich an der Nervenentwicklung betheiligen, hatte ich sie als

<sup>1</sup> Die von RATHKE, CUVIER bis auf GEGENBAUR verfochtene Ansicht von der Heterogenie des äußeren und des inneren Kiemenskelettes bemächtigte sich BALFOUR's, so dass er auf sie seine Hypothese der größeren Ursprünglichkeit eines Saugmauls gegenüber dem Beißmaul gründete. Seine Argumentation war die folgende: die Kiefer sind homolog den Kiemenbögen der Gnathostomen; das äußere Kiemenskelett der Cyclostomen ist nicht homolog den Kiemenbögen der Gnathostomen — folglich braucht die Kieferlosigkeit der Cyclostomen nicht auf einer Rückbildung der Kiefer zu beruhen (was ich im »Ursprung der Wirbelthiere« behauptet hatte), der Mangel ist vielmehr ursprünglich, und die Cyclostomen stammen von Urformen ab, die überhaupt erst ein äußeres und noch kein wahres inneres Kiemenskelett besaßen.

Neurodermis bezeichnet. Aber es gehen daraus auch Muskelfasern hervor, was namentlich leicht am Munde und seiner Umgebung zu constatiren ist<sup>1</sup>. Im Bereich des ersten Trigemini zunächst sichtbar, erstreckt sich diese Schicht allmählich nach hinten, mit dem successiven Hervortreten der Kiementaschen Schritt haltend, und ich ziehe es vor, dieselbe jetzt als Branchiodermis zu benennen.«

KUPFFER beschreibt dann auf pag. 118 die Entstehung dieser Schicht: »Die verlängerten Zellen der Ventralseite des Kopfes proliferiren lebhaft durch Längstheilung, verschieben sich gegen einander und unter gesteigertem Seitendruck schalten sich einzelne Zellen aus, die sich weiter theilen, bis eine continuirliche Lage entstanden ist . . .« Auch noch in einer späteren Publication (Studien zur vergleichenden Entwicklung des Kopfes der Cranioten. 3. Heft München 1895 pag. 10 ff.) hält KUPFFER an der Vorstellung fest, dass die Branchiodermis durch »Abspaltung« von der ventralen Partie der Epidermis entstehe.

In dieser Anschauung von der Entstehung der »Branchiodermis« kann ich nun KUPFFER nicht folgen, so sehr ich auch mit ihm darin übereinstimme, dass es sich um ectodermale Zellen handle, und dass aus ihnen nicht nur die eigentlichen Knorpel des Kiemenskelettes, sondern auch die sog. Schleimknorpel des Mundes hervorgehen, die ich für die Homologa der vermissten Kiefer halte. Ist einmal das Auge durch die Beobachtung des allmählichen Fortschritts der das Mesectoderm herstellenden Producte der Ganglienleiste bei Selachiern daran gewöhnt, dieselben langsam vom Rücken des Medullarrohres ventralwärts hinabsteigen zu sehen, so gelingt es auch, sich davon zu überzeugen, dass ein durchaus analoger Process bei *Ammocoetes* Platz greift, und dass die »Branchiodermis« dieser Proliferation der Ganglienleistenzellen ihr Zustandekommen verdankt. Ich verspare mir auf eine andere Gelegenheit die ausführliche Beschreibung und Abbildung dieses Processes, will aber hier auf die Consequenzen in morphologisch-phylogenetischer Beziehung hinweisen.

Wenn meiner Homologisirung des Kiemenkorbes der Cyclostomen mit den Kiemenkörben der Selachier widersprochen ward, weil die Knorpel des *Ammocoetes* exodermalen, die der Selachier aber mesodermalen Ursprungs seien, so erledigt sich dieser Widerspruch dadurch, dass ich den Beweis führen konnte, die bahnbrechende Ent-

<sup>1</sup> Diese Angabe hat KUPFFER später zurückgezogen: in der That sind die betreffenden Muskelfasern anderer Herkunft, wie unschwer nachzuweisen ist und bereits von NEAL festgestellt ward.

deckung von Miss PLATT, welche durch KASTSCHENKO und besonders durch GORONOWITSCH vorbereitet war, finde auch auf die Selachier (und damit wohl auf alle Vertebraten) Anwendung: nicht nur bei den Cyclostomen, sondern auch bei Selachiern und Amphibien entstehen die Kiemenknorpel aus ectodermatischen Zellen. Die herkömmliche Unterscheidung von äußeren und inneren Visceralbogenknorpeln fällt damit ein für alle Mal weg. Alle auf diese Unterscheidung basirten Schlussfolgerungen werden halt- und grundlos. Zu diesen Schlussfolgerungen gehört dann selbstverständlich auch die BALFOUR'sche These von der Ursprünglichkeit des Saugmauls der Cyclostomen gegenüber dem Beißmaul der Gnathostomen; die Folgerung: weil sie keine wahren inneren Kiemenbögen besäßen, sollten die Cyclostomen auch keine Kiefer haben oder gehabt haben, und aus diesem Grunde sei es unrichtig, die Cyclostomen von Gnathostomen abzuleiten, wird hinfällig. Wie sehr man sich aber mit diesem Satz vergriffen hatte, werde ich an anderer Stelle nachweisen, wenn ich die Ergebnisse meiner jüngsten Untersuchungen über den Vorderkopf von *Ammocoetes* darstellen werde. Hier möge es genügen, das Fundament der BALFOUR'schen Schlussfolgerung entkräftet zu haben.

Der neueste Bearbeiter der *Ammocoetes*-Entwicklung, GOETTE (Über die Kiemen der Fische in: Zeitschr. Wiss. Z. 69. Bd. 1901 pag. 572), verhält sich wiederum ablehnend gegen die KUPFFER'sche Entdeckung vom Ursprung der Kiemenknorpel der Petromyzonten aus ectodermatischen Zellen; dagegen ist er von der Homologie der Kiemenbögen durch alle Abtheilungen der Wirbelthiere überzeugt und will nichts von einer grundsätzlichen Gegenüberstellung äußerer und innerer Kiemenbögen wissen. Wenn er sich trotzdem gegen meine Ableitung der Cyclostomen von Gnathostomen erklärt, so stützt er sich auf andere Momente, z. B. das seiner Meinung nach ursprünglichere Vorhandensein von Darmkiemen bei den Cyclostomen, die sich noch am Spritzloch verschiedener Fische erhalten haben sollen, gegenüber den Hautkiemen der meisten übrigen wasserbewohnenden Wirbelthiere, denen er einen späteren Ursprung zuschreibt. Auch bekämpft GOETTE mit eingehender Argumentation die von mir betonte Umwandlung des Pseudobranchialsackes des *Ammocoetes* zur Schlundwimperrinne: er glaubt, beweisen zu können, dass beide Gebilde unabhängig von einander bestünden. Eben so abweisend verhält er sich gegen meine frühere Auffassung der Schilddrüse als eines Überrestes einer oder mehrerer vor dem Spritzlochsack bestanden habender Kiemensäcke. Gegen letztere von mir vor Jahren

aufgestellte Hypothese haben sich auch JULIN und andere Autoren in früheren Publicationen schon ausgesprochen; deshalb benutze ich diese Gelegenheit, um zu erklären, dass ich den mir gemachten Einwürfen schon seit geraumer Zeit durchaus beistimme: die Schilddrüse hat keinen Anspruch darauf, mit präoralen oder ausgefallenen oralen Kiemensäcken homologisirt zu werden. Was aber die Natur der Pseudobranchialrinne, ihr Hervorgehen aus dem Spritzlochsack des *Ammocoetes* und ihren phylogenetischen Zusammenhang mit der Schlundwimperrinne des *Amphioxus* und der Tunicaten angeht, so werde ich an anderer Stelle darauf zurückkommen und im Zusammenhang mit weiteren Darlegungen über die Entwicklungsgeschichte des *Ammocoetes*-Kopfes auch diesem merkwürdigen Gebilde seine rechte Stellung in dem umfassenden, auf ontogenetische Daten gegründeten Gebäude der gesamten Wirbelthierphylogenie anzuweisen suchen.

## Nachtrag.

### I.

Die vorstehende Studie war schon lange abgeschlossen und in den Druck gegeben, als mir das Heft des Morph. Jahrbuches in die Hände fiel, in dem FÜRBRINGER unter dem Titel »Morphologische Streitfragen« auf 190 Seiten meine und RABL's gegen ihn und die GEGENBAUR'sche Schule gerichtete Kritik beantwortet.

FÜRBRINGER vertheidigt zuerst seine Trochlearistheorie oder »Idee«, wie er seine Hypothese nennt. Ich will mich an dieser Stelle nicht darauf einlassen, seine ausführlicheren Argumente auf ihre logische Tragkraft zu prüfen: dazu wird sich vielleicht bei Behandlung der Mandibularhöhle als Ursprungsort des M. obliquus superior in der nächsten Studie oder an einer anderen Stelle die geeignete Gelegenheit finden<sup>1</sup>. Er giebt eine überaus umständliche Darstellung der vergleichend-anatomisch-embryologischen Sachlage, wie sie durch die Autoren der letzten Jahrzehnte zu Stande gekommen ist, und gelangt zu der wohl auch von Anderen getheilten Auffassung, dass die Natur

<sup>1</sup> In Folge der Nothwendigkeit, die von FRORIEP behauptete Überkreuzung von Kopf- und Rumpfganglienleiste und die daraus abgeleiteten Argumente zur Grenzbestimmung von Kopf und Rumpf auf ihre Tragkraft zu prüfen, hat sich die Publication der Studien über Mandibular- und Prämandibularhöhle der Selachier verzögert: die große Zahl der für dieselben erforderlichen Abbildungen ließ sich nicht rechtzeitig herstellen, so dass beide Studien erst im nächsten Bande der »Mittheilungen« erscheinen werden.

und morphologische Bedeutung des Trochlearis noch durchaus problematisch sei. Für diese fast philologisch genaue Darlegung des litterarischen Thatbestandes kann man nur dankbar sein, ja, man wird die gewissenhafte Berücksichtigung der verschiedenen Meinungen um so mehr anerkennen müssen, als aus ihr die Complication des morphologisch-phylogenetischen Problems auch Demjenigen vor die Augen tritt, der diesen Dingen sonst fern steht. Dann aber folgt auf pag. 134 plötzlich der Sprung in die »Idee«, gegen deren Zulässigkeit RABL und ich Protest erhoben haben. Da FÜRBRINGER mit der von embryologischer Seite behaupteten Umwandlung eines dorso-sensibeln Nerven in einen motorischen und mit dem angegebenen centripetalen Einwachsen motorischer Nervenfasern einstweilen nichts anzufangen wusste etc., »so blieb nur die Wahl, den dorsalen und gekreuzten Austritt dieses Nerven auf primordiale Vorgänge im Gebiete der motorischen Endorgane desselben zurückzuführen«. Das heißt mit anderen Worten, da FÜRBRINGER die verschiedenen X anderer Autoren nicht genügten, mit denen das morphologische Fragezeichen zu beantworten gesucht ward, so nahm er seine Zuflucht zu einem Y. Nun, dies wäre ja noch kein Grund gewesen, Protest zu erheben, und hätte sich FÜRBRINGER wirklich nur darauf beschränkt, wie er jetzt sagt, »aus der Vogelperspective« (l. c. pag. 88) über diese Dinge zu sprechen, so hätte ich wenigstens keinen Grund gefunden, »mit Kanonen nach Spatzen« zu schießen. Aber diese jetzt als Vogelperspective gedeuteten Excurse traten ursprünglich recht sehr mit der Prätension auf, gestützt auf vergleichend-anatomische Principien, der hin- und herschwankenden Ontogenie den Weg zu weisen und den Ontogenetikern, zumal auch dem Verfasser dieser Studien, den Standpunkt gründlich klar zu machen<sup>1</sup>. Weshalb FÜRBRINGER sich nicht vorstellen kann, wie aus Zellabkömmlingen der Ganglienleiste Nervenfasern sich herstellen, die auch in das Medullarrohr einwachsen und dort mit anderen, von motorischen Kernen ausgehenden Fasern verschmelzen, weiß ich nicht; dass solche Zellen der Ganglienleiste auf der höchsten dorsalen Kuppe des Mittelhirns von Anfang an sich finden und liegen bleiben und durch ihre Umwandlung zu Nervenfasern möglicher Weise Anlass zur Bildung auch des »peripherischen« Chiasmas des Trochlearis geben, scheint mir doch nicht eine gar so außerordentliche Zumuthung; keinenfalls rechtfertigt es sich aber, statt dessen die mit den embryologischen

<sup>1</sup> Siehe die Anmerkung l. c. auf pag. 671—675.

Thatsachen nicht nur in Widerspruch stehende, sondern nahezu unbegreifbare Annahme von dem Austausch der Ursprungszellen des *Obliquus superior* des einen Antimers mit denen des anderen zu machen. FÜRBRINGER indess hält eine solche Annahme für begreiflicher als die eben ausgesprochene über die Bildung der Trochleariskreuzung durch Ganglienleistenzellen auf dem Daeh des Mittelhirns, und erklärt zugleich (pag. 138ff.), dass er die Bildung sowohl des von ihm supponirten dorsalen Muskels als auch des dazu gehörigen Trochlearisvorfahren erst nach geschlossenem Neuralrohre annehme — wie denn natürlich das Parietalauge erst zu Stande kommen konnte, nachdem das Neuralrohr als solches existirte, in der That sogar sehr viel später sich bildet, wie es die Thatsachen der Ontogenie lehren. Nun liegen aber die Zellen, aus denen der *Obliquus superior* beider Antimeren hervorgeht, längst an Ort und Stelle der künftigen Mandibularhöhlenmetameren, wenn das Neuralrohr noch eine völlig offene Platte ist und nicht die geringste Spur einer Rohrbildung erkennen lässt, und sie liegen gerade an den lateral-distalsten Partien dieser Metameren, wo sie auch liegen bleiben, wenn die Umbildung der Medullarplatten zum Rohr erfolgt, wobei sie durch die gesammte Umbildung des Vorderkopfes zwar einigermaßen dorsalwärts geschoben werden, dennoch aber — wie das in der späteren Darstellung der Mandibularhöhlenentwicklung anschaulich gemacht werden wird — nicht als einfache Myotomzellen gedeutet werden dürfen. Von einer Bildung ultra-dorsaler, ins andere Antimer übergreifender Myotommuskelfasern ist dagegen nirgends eine Spur vorhanden; kein Austritt auch nur einer einzigen Zelle ist an der Mandibularhöhle zu sehen, der zu einer solchen Deutung Anlass geben könnte; die sich dorsalwärts aus der Mandibularhöhle loslösenden Mesenchymelemente bilden vielmehr die Gehirnhüllen und Schädelknorpel. Aus der frühen Anlage der gesammten Urwirbel- und Seitenplattenzellen, die Mandibularhöhlenmetameren mit einbegriffen, müssen wir aber mit Recht vermuthen, dass all diese Muskulatur phylogenetisch schon in Action trat, ehe bei den Vorfahren der Wirbelthiere die Medullarplatten die Umformung in ein Rohr vorgenommen hatten, deshalb müssen wir auch folgerichtig annehmen, dass diese Muskulatur innervirt war, ehe die Medullarplatten zum Rohr geschlossen waren. Damals wird wahrscheinlich die Augenmuskulatur noch nicht als solche oder in gleicher Weise bestanden haben wie jetzt, vielmehr werden die Vorfahren der Mandibular- und Prämandibularhöhle sich als Körpermuskulatur wenig von derjenigen der hinteren Segmente unterschieden haben.

In Folge dessen werden wir für die Muskelvorfahren der Mandibularhöhlenderivate — also für *Obliquus superior*, *Rectus externus* und die gesammte *Adductor mandibulae*-Gruppe — Nerven voraussetzen haben, die in ähnlicher Weise verliefen, wie die Homologa weiter caudalwärts liegender Segmente. Wenn wir also heute sehen, dass der *Rectus externus* auch an dem Stück seines Bauches, das aus den rostralsten Zellen der Mandibularhöhle hervorgeht, doch durch Fasern innervirt wird, die aus einer Wurzel stammen, welche unter der Ohrblase das Vorderhirn verlässt, nämlich dem *Abducens*, so werden wir ein Recht zu der Vermuthung haben, dass es sich hier um typische vordere Wurzeln und um die Reste eines *Collectors* handelt, der ursprünglich noch weitere vordere Wurzeln besaß, die indessen allmählich ausgefallen sind. Und wenn wir weiter sehen, dass aus den Seitentheilen der Medullarwülste Zellen hervorgehen, welche sich zwischen die parietalen Platten der Mandibularhöhle vertheilen, in einzelnen Gruppen vom Dach des Mittelhirns bis herab zur Ausbreitung ihres lateral-dorsalen Zipfels, des Mutterbodens eben dieses *Obliquus superior*, sich unregelmäßig anordnen und sich dann langsam zu allerhand unregelmäßig gestalteten Nervenfasern umwandeln, so werden wir wohl schließen dürfen, dass diese Zellen von Anfang an, ähnlich wie jene an mehr caudal gelegenen Metameren — also z. B. den *Vagusmetameren* — dazu bestimmt waren, die Zellen der *Obliquus superior*-Vorfahren zu innerviren, und werden berechtigt sein zu vermuthen, dass diese Zellen auch schon in irgend einer Form existirten, als die Vorfahren der *Selachier* noch offene Medullarplatten besaßen, und zur Verbindung des Centralnervensystems — so einfach es damals gewesen sein mag — mit den Seitenplatten der Mandibularmetameren dienten, wie immer diese auch beschaffen gewesen sein mögen. Dann aber konnte kein Austritts-Chiasma an den Vorfahren des *Trochlearis* existiren, vielmehr mussten die Fasern desselben mit den Kernen derselben Seite in Zusammenhang stehen. Das Chiasma muss also ein aus späteren phylogenetischen Stadien herrührender Erwerb sein und kann als solcher auch erst ontogenetisch nachträglich recapitulirt werden. Wann aber und wie soll bei solchem Structurverhältnis ein Austausch des Zellmaterials des späteren *Obliquus superior* des einen Antimers mit dem des anderen stattgefunden haben? Denn das ist doch das *Punctum saliens* in den Auseinandersetzungen der »Idee« FÜRBRINGER'S, dass das Zellmaterial, aus dem der *Obliquus superior* der rechten Seite aller

heutigen Wirbelthiere hervorgeht, in weit zurückliegenden Vorfahren-generationen in dem linken Antimere gelegen habe, das der linken Seite aber in dem rechten<sup>1</sup>. Ob es jemals einen dorsal gelegenen Muskel des parietalen Auges gegeben habe oder nicht, ob dieser Muskel ins andere Antimer »ultradorsal« übergegriffen habe oder nicht, das ist nicht die Hauptsache oder die Hauptfrage bei meiner Kritik der FÜRBRINGER'schen Vorstellungsweise, sondern wie es dieser übergreifende ultradorsale hypothetische Muskel angestellt habe, mit seinem Zellmaterial in den allerersten Anfangsstadien des embryonalen Lebens, wo die Kopflappen der Medullarwülste noch platt da liegen und neben ihnen das Zellmaterial der Mandibularhöhle bereits angelegt ist, in das andere Antimer zu gerathen — wie es zu jenem »Überwandern« aus dem einen Antimer in das andere gekommen sei, von dem FÜRBRINGER mit solcher Bestimmtheit und nicht bloß »aus der Vogelperspective« zu berichten weiß. Dies allein kann doch unter »primordialen Vorgängen im Gebiete der motorischen Endorgane des Trochlearis« verstanden werden, von denen in den »Morphologischen Streitfragen« jetzt auf pag. 131 gesprochen wird. Wenn FÜRBRINGER sich also auf mehr als fünfzig Druckseiten bemüht, über die Verhältnisse des Trochlearis-Chiasmas seine Leser aufzuklären, dabei aber kein Wort über den Kernpunkt des ihm von mir zur Last gelegten morphogenetischen Missverstehens sagt, so bin ich eben genöthigt, hier noch einmal diese Divergenz der Auffassung hervorzuheben und ihn aufzufordern, dieselbe aufzuklären. Vielleicht wird es ihn dann auch weniger wundern oder »Spaß machen« zu sehen, wie sein »bescheidener Gedanke« (pag. 89) von mir und RABL in den Mittelpunkt unseres Interesses gestellt worden sei, ich ihn sogar zum Gradmesser der modernsten Methode der vergleichenden Anatomie und ihrer Prätionen mache. Was FÜRBRINGER zu seiner Annahme des »primordialen Überwandern der Ursprungszellen der beiden Obliqui superiores aus einem Antimer in das andere« Anlass gegeben zu haben scheint, ist, glaube ich, die vergleichend-anatomische Lehre

<sup>1</sup> Cf. FÜRBRINGER l. c. pag. 704 u. 705: »Wie ich oben ausgeführt, kann ich hier nicht folgen, indem der Verlauf des N. trochlearis mir zeigt, dass sein Muskel der entgegengesetzten Körperhälfte entstammt und von dem dorsalen Bereiche derselben successive in das antimere laterale Gebiet eingewandert ist. Wenn der rechtsseitige M. obliquus superior mit den rechtsseitigen Mm. recti et obliquus inferior aus dem Material der rechten Seite sich ontogenetisch aufbaut, so ist das eine Cänogenie; die palingenetische Reconstruction hat ihn auf die linke Seite zu verweisen, dagegen den linken M. obliquus superior aus dem rechtsseitigen Somitenmaterial abzuleiten.«

von dem uranfänglichen Zusammenhang der Nerven mit ihrem contractilen Endorgan, dem Muskel. Von dieser Lehre getrieben und immer bereit, die Beweiskraft embryologischer Beobachtungen durch das bequeme Dogma der Cänogenie in Abrede zu stellen, hält FÜRBRINGER es für zulässig, »primordiale Vorgänge im Gebiet der Endorgane« anzunehmen, von denen zwar bisher keine Spur wahrgenommen worden sei, die aber doch vielleicht bei dem »Wirrwarr« der sich so sehr widersprechenden Angaben der Ontogenetiker irgendwo zum Vorschein kommen könnten. Sieh aber darüber einigermaßen Reehensehaft zu geben, wie beschaffen solehe primordialen Vorgänge waren, und welches ontogenetische Geschehen im Einzelnen durch die Annahme »primordialer Vorgänge« postulirt werde, versäumt FÜRBRINGER: wie ein »Überwandern« von Muskelzellen eines Antimers in das andere in frühesten — primordialen! — Stadien überhaupt stattfinden könne, erfahren wir nicht; dafür muss der Deus ex machina »Cänogenie« sorgen. Und so lange FÜRBRINGER uns nicht angiebt, wie die ultradorsalen Muskelfasern, welche seiner »Idee« nach die Parietalaugen bewegt haben sollen, es angefangen haben, in ihren ersten ontogenetischen Stadien allmählich auf das entgegengesetzte Antimer zu gerathen und dort sich genau so zu verhalten, als wären sie uranfänglich dort entstanden, so lange hat er einen »unmöglichen« Erklärungsversuch für das Zustandekommen des Trochlearis-Chiasmas gemacht. Dann aber liegt nicht mir die Pflicht ob, diesen Erklärungsversuch durch »Thatsachen« zu entkräften, vielmehr hat FÜRBRINGER dafür zu sorgen, dass er ihn aus der Region der »Worte« in die der »Begriffe« resp. der beobachtbaren Vorgänge überführe — wozu vielleicht, lägen solche Beobachtungen vor, eine oder zwei Druckseiten völlig ausreichen dürften.

Dass aber RABL eben so wie ich diesen »Erklärungsversuch« des Trochlearis-Chiasmas in so nachdrücklicher Weise hervorgehoben haben, darf FÜRBRINGER doch nicht in Erstaunen setzen. Handelt es sich doch dabei um ein Gedankenproduct des hervorragendsten Vertreters der »GEGENBAUR'schen Schule«, des Nachfolgers GEGENBAUR's selber in allen Ämtern und Würden! A tout Seigneur tout honneur! Dann aber beleuchtet dieser Erklärungsversuch auch viele andere, aus derselben Fabrik stammende phylogenetische Hypothesen, und man darf wohl sagen: Ex uno discere omnes! Einer Anschauungs- und Denkweise, die solehe »Ideen« als Programm für künftige Untersuchungen aufstellt, muss man im Interesse eben dieser künftigen Untersuchungen scharf auf die Finger sehen, sonst könnte leicht das,

was ich den prähistorischen Standpunkt einer mit vergleichend-anatomischen Anschauungen arbeitenden Phylogenie nenne, sich noch in infinitum weiter ausdehnen.

Eine zweite Probe eben dieses prähistorischen Standpunktes suchte ich durch die Studien 18—21 zu bekämpfen: die Lehre von der Dysmetamerie der Occipitalregion, die zugleich die Unmöglichkeit darthun soll, dass Spinalganglien und Spinalnerven mit Vagus- oder Glossopharyngeuswurzeln in demselben Metamer von Anfang an co-existiren könnten. Die vorliegende Studie ist recht eigentlich der letzteren Frage gewidmet. Auf dieselbe geht FÜRBRINGER in den »Morphologischen Streitfragen« ein, wenn auch erst ganz am Schluss (pag. 246 ff.). Leider kann ich auch hier nicht umhin, eine gewisse Enttäuschung zu empfinden. Mir schien es, als hätte ich den Gegensatz, in dem meine Auffassung zu der GEGENBAUR's und FÜRBRINGER's stünde, recht scharf bestimmt, hatte deshalb wörtlich die Stellen angezogen, in der Letzterer seine Meinung über die Unzusammengehörigkeit der visceralen Muskulatur der Vagus-Glossopharyngeus-Gruppe mit den darüber befindlichen Myotomen der Occipitalsomite als etwas längst Anerkanntes und Feststehendes ausspricht. Diese »primordiale« Unzusammengehörigkeit, nur cänogenetisch entstandene Verschmelzung ursprünglich heterogener, von einander weit getrennter Somite und Brachiomeren hatte FÜRBRINGER gerade auf Grund ihrer Innervirung als durchaus erwiesen angenommen: ich aber hatte mich bemüht, seine Argumente durch den Nachweis zu entkräften, dass von Anfang an Vagusganglien und Spinalganglien in demselben Metamer sich anlegen, wesshalb ich eben von Vagus-Spinalganglien sprach. Die GEGENBAUR-FÜRBRINGER'sche Argumentation ruhte ausschließlich auf vergleichend-anatomischer Basis: auf der in früheren Jahren gewiss ganz gerechtfertigten Auffassung der Homodynamie der Kopf- und Spinalganglien, die, was auch immer ihre späteren Umlagerungen anginge, doch von Anfang an hinter einander gelegen und metamerisch auf einander gefolgt seien. Diese Doctrin konnte allerdings zur Folgerung führen, dass Spinal- und Branchialnerven primordial nicht in demselben Metamer auftreten könnten, und dass, wenn die ontogenetischen Befunde doch solch locales Zusammenauftreten zum Vorschein brächten, es sich um cänogenetische Verschiebungen handeln müsse. Dass überhaupt Verschiebungen in der Kopfreion stattfänden, wobei die Kiemenregion und die Rumpfmuskulatur sich in der mannigfaltigsten Weise zu einander verlagern und durch Volumzunahme

die einen nach vorn, die andern nach hinten ausgreifen, habe ich keinen Augenblick in Abrede gestellt: derlei Erscheinungen sind bei den Selachiern wie bei andern Vertebraten, besonders aber auch bei *Petromyzon* so auffällig und mir natürlich so geläufig, dass es sonderbar erscheinen müsste, wollte ich sie ablenken. Was ich aber geleugnet habe, ist die Nothwendigkeit, einen völligen Ausfall ursprünglich vorhanden gewesener occipitaler Somite anzunehmen, wie GEGENBAUR und FÜRBRINGER es auf Grund eben jener Innervationsverhältnisse postuliren, wodurch sie ein tiefgreifendes phylogenetisches Geschehen, auf ausschließlich vergleichend-anatomische Argumente gestützt, erweisen zu können glauben. Die ontogenetische Beobachtung bot keinen Anhalt für solche Annahme; vielmehr ergab die Embryologie der Kopfnerven gegründeten Anlass, an ihrer Homodynamie mit den Spinalganglien zu zweifeln und damit das Argument, auf welches die vergleichende Anatomie ihre Anschauungen hauptsächlich basirte, seiner Wirksamkeit zu entkleiden. Waren die Kopfganglien nicht mehr den Spinalganglien homolog, dann konnten sie eben auch caeteris paribus zugleich mit ihnen in ein und demselben Metamer entstehen und vorkommen, und dann brauchte Niemand daran Anstand zu nehmen, dass die Myotom-muskulatur eines Metamers von einem vorderen Spinalnerven, die Visceral- oder Kiemenmuskeln desselben Metamers aber von einem Seitenhornnerven innervirt ward; die Behauptung, es müsse sich um eänogenetische Verschiebungen schon bei der Anlage dieser beiden Muskulaturen in demselben Metamer gehandelt haben, war dann irrig und überflüssig. Dies aber war gleichbedeutend mit einer kategorischen Zurückweisung der GEGENBAUR-FÜRBRINGER'schen, auf Argumente der vergleichenden Anatomie gestützten Hypothese vom Ausgefallensein occipitaler Somite, an deren Stelle andere, caudalwärts gelegene, vorgerückt seien. Hier giebt es kein Verwaschen der Standpunkte oder der Auffassungen: entweder die Visceralmuskulatur der Vagus-Glossopharyngeus-Region gehört von Haus aus zu den Myotomen, die schon in den ersten Embryonalstadien darüber liegen, oder sie ist eänogenetisch darunter geschoben, entweder die Kopfganglien sind den Spinalganglien homodynam, oder sie sind es nicht; ob GEGENBAUR, wie FÜRBRINGER rechtfertigend auf pag. 246 sagt, »den Hypoglossus bis auf den heutigen Tag der Vagusgruppe einverleibt«, oder nicht, ist völlig gleichgültig, — eben so, was auf pag. 247 geäußert wird, es wolle FÜRBRINGER scheinen, als ob »GEGENBAUR's alte, von ihm bis auf den heutigen Tag festgehaltene regionale Ein-

theilung der Kopfnerven, wonach er die Augenmuskelnerven zur Trigemini-Gruppe, den Hypoglossus zur Vagusgruppe rechnet, recht gut in den Rahmen der VON KUPFFER'schen Entdeckung [von Spinalnerven an den Kopfganglien] und ihrer Bestätigung durch DOHRN passt«. Wenn in der Auffindung echter und wirklicher Spinalganglien und Nerven<sup>1</sup> in denselben Metameren, welche die Kopfganglien liefern, wirklich etwas Neues vorliegt, wie FÜRBRINGER es anerkennt, so ist das gerade die Tragweite dieses »Neuen«, dass es die alten GEGENBAUR'schen Doctrinen über Homodynamie der Kopf- und Spinalganglien außer Kurs setzt: was soll es aber dann heißen, zu behaupten, irgend eine nebelhafte Wendung oder vieldeutige Ausdrucksweise GEGENBAUR's »passe recht gut in den Rahmen der KUPFFER'schen Entdeckung und ihrer Bestätigung durch DOHRN?« Dadurch kann nur bei den der Sache ferner Stehenden der Eindruck hervorgerufen werden, als handle es sich im Grunde nur um kleine Schwankungen der Auffassung, nicht aber um diametral entgegengesetzte Deutungen, von denen die eine die andere aufhebt und mit all ihren Consequenzen zurückweist. FÜRBRINGER beruft sich auf das Zeugnis von SEVERTZOFF, BRAUS und FRORIEP, welche als Ontogenetiker gleich ihm, dem vergleichenden Anatomen, für die rostral gehende Somitenwanderung eintreten. Ich habe schon gesagt, dass eine Verschiebung oder auch eine Concentration der Myotommuskulatur in der Occipitalregion auch von mir durchaus zugegeben worden sei: sie zu leugnen — zumal bei *Ammocoetes*, wo die postotische Muskulatur bis auf die Oberlippe hinübergreift! — wäre gleichbedeutend mit dem Leugnen des Lichtes bei vollem Sonnenschein. Aber nicht um die Bewegungen und Verschiebungen der Myotommuskulatur resp. des Kiemenapparates während der fortschreitenden Entwicklungsstadien handelt es sich, sondern um die erste Anlage der metotischen Somite und die Behauptung, dass schon bei dieser ersten Anlage eine cänogenetische Verschiebung der Myotomtheile gegen die Seitenplatten Platz gegriffen habe, weil so und so viel Somite in der Occipitalgegend überhaupt unterdrückt, und in ihre Stelle Rumpfmotome nach vorn vorgerückt seien. SEVERTZOFF, den FÜRBRINGER ohne Weiteres als auf seiner Seite stehend anführt, nimmt nur an, dass bei *Torpedo* Rumpfsomite in den Bereich der Occipitalgegend eingerückt seien, weil er sich sonst die größere Zahl

---

<sup>1</sup> Die von KUPFFER bei *Ammocoetes* gewonnenen Anschauungen habe ich durch Nachuntersuchung nicht bestätigen können.

derselben bei *Torpedo* gegenüber den Haien nicht erklären könne: wie sich SEVERTZOFF jetzt zu meiner Erklärung dieses Zahlenunterschiedes verhält, weiß ich nicht, da er sich darüber noch nicht geäußert hat. Was den Einspruch FRORIEP's angeht, so habe ich, was FRORIEP darüber bisher gedruckt hat, durch die vorstehende Studie gewürdigt — wenn er noch weitere Einsprüche machen sollte, so wird es mir von großem Interesse sein, seine auf ontogenetische Beobachtungen gestützten Gründe kennen zu lernen: es wird dann sicherlich an der Zeit sein, die beiderseitigen Beobachtungen von Neuem zu controlliren und die daraus abgeleiteten Schlussfolgerungen auf dialectischem Wege auf ihre Tragkraft zu prüfen<sup>1</sup>. Wenn aber FÜRBRINGER glaubt (pag. 251), er brauche sich gegenüber meiner Verurtheilung seiner Deutung der KILLIAN'schen Befunde auf keine theoretischen Erörterungen einzulassen, sondern könne lediglich die beobachteten und schon 1897 von ihm angegebenen Thatsachen wiederholen, so habe ich ihn darauf aufmerksam zu machen, dass man das, was er seine Thatsachen nennt, sehr wohl anerkennen könne, ohne doch die von ihm daraus gezogenen Folgerungen mit in den Kauf zu nehmen. Nicht seine Thatsachen habe ich bekämpft, sondern die Deutungen, denen er sie unterwirft, und die Folgerungen, die er daraus zieht. Und das thue ich heute noch genau in demselben Maße und finde nicht, dass die vorliegenden Erörterungen FÜRBRINGER's das Geringste dazu beigetragen hätten, die eigentlichen Gegensätze unserer Auffassung auszugleichen.

Ich komme nun zu dem dritten Thema der »Morphologischen Streitfragen«, der Archipterygiumtheorie, von der ich in der 21. Studie in einer Anmerkung gesagt hatte, die im Jahre 1897 von FÜRBRINGER als unwiderlegliche Stützen der Archipterygiumtheorie bezeichneten Insertionsverhältnisse des M. trapezius und intrascapularis seien als Argumente eben so irrig und phylogenetisch werthlos, wie die Archipterygiumtheorie selber. Dieses zweifellos scharfe Urtheil halte ich mich für verpflichtet, um so mehr zu rechtfertigen, als FÜRBRINGER in den »Morpholog. Streitfragen« auf pag. 170—172 von Neuem eine Darstellung davon giebt, wie er und die GEGENBAUR'sche Schule sich die der Archipterygiumtheorie zu Grunde liegende Umwandlung von Kiemenbogen und Kiemenstrahlen zu Schulter- und Beckengürtel und dazu gehörigem Flossenskelet entstanden denken. FÜRBRINGER sagt zwar von dieser Darstellung, sie sei »größtentheils

<sup>1</sup> Siehe weiter unten den II. Nachtrag.

noch Hypothese: feste Bausteine und speculative Bindeglieder lägen dabei neben einander« — dennoch verdient dieselbe hier um so mehr recapitulirt zu werden, als die Vorstellungsweise der GEGENBAUR'schen Schule in ihr besonders prägnant zur Erscheinung gelangt. Es heißt dort:

»GEGENBAUR und seine Schule leiten das Flossenskelet aus dem Kiemenskelet unter Wanderung in das spinale Gebiet ab; die Seitenfaltentheoretiker lassen es in loco im Rumpfe aus dem Mesoderm der Seitenfalte und, wie insbesondere RABL betont, durch die aufbauende Kraft der metameren spinalen Muskulatur als dieser genau entsprechendes metameres Gebilde entstehen.

»Für die GEGENBAUR'sche Schule ist somit das Skelett des Schultergürtels und der Brustflosse sowie des Beckengürtels und der Bauchflosse ein Abkömmling primitiver Kiemenbogen und Kiemenradien<sup>1</sup>, die unter frühzeitiger Aufgabe ihrer einstmaligen respiratorischen Function, sowie unter Rückbildung ihrer dieser Respiration dienenden, vom Nervus vagus versorgten Muskulatur in Verband mit der Rumpfmuskulatur und in das spinale Gebiet gelangten und dabei zugleich mehr und mehr zu locomotorischen Leistungen herangezüchtet wurden<sup>2</sup>. Dieser in sehr alter Zeit stattfindende Functionswechsel und diese morphologische Umbildung war mit mehr oder minder weitgehenden Wanderungen in das spinale Rumpfggebiet, vorwiegend in caudaler Richtung, hier und da aber auch mit rückläufigen rostral gerichteten Bewegungen verbunden; den bewegenden

---

<sup>1</sup> »Über das Ausgang gebende primordiale Verhalten dieser Kiemenradien, welche die stützenden Träger der Kiemenschleimhaut bilden, ist bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse nichts Sicheres zu sagen. Diejenige Anschauung, welche sie als ursprüngliche Sprossungen der Kiemenbogen betrachtet, die bei höherer Entfaltung der Kiemenathmung und Kiemenschleimhaut zu größerer und selbständiger Entwicklung gelangten, bei primitiverem Verhalten der Respiration aber gering entfaltet und unselbständig blieben, dürfte wohl die meiste Wahrscheinlichkeit für sich haben.«

<sup>2</sup> »Der Verband des visceralen Skelettes mit der Rumpfmuskulatur vollzog sich bereits in sehr früher Zeit; er fehlt auch nicht jenen vorderen Visceralbogen, die bei den niederen Vertebraten noch jetzt der Kiemenathmung dienen. Und hier lässt sich zugleich von diesen bis zu den höheren Wirbeltieren die ganze Entwicklungsreihe demonstrieren, welche unter Aufgabe der alten respiratorischen Function und unter immer weiter gehender Rückbildung der alten, von Kopfuerven versorgten Kiemenmuskulatur mehr und mehr unter den überwiegenden Einfluss der spinalen Muskulatur gelangte. Für diese Kiemen sind auch weitgehende caudalwärts gerichtete Wanderungen constatirt.«

Factor bildete hierbei die Rumpfmuskulatur. Zugleich erfuhr unter dem mächtigen Einflusse der neuen locomotorischen Function und der ihr dienenden und immer höher sich differenzirenden Rumpfmuskeln auch das alte aus dem Kopfbereiche übernommene Skelett eine weitgehende Umwandlung: der viscerale Bogen wurde unter erheblicher Umbildung zum Gliedmaßengürtel: die mit der Rückbildung des respiratorischen Actes immer rudimentärer gewordenen Träger der Kiemenschleimhaut (Reste der Kiemenradien) gelangten zu neuer, neuen Zwecken dienender hoher Ausbildung (Sprossenbildung mit secundärer Gliederung). So entstand in Correlation zu den die Flosse bewegendenden spinalen Muskeln das Flossenskelett, nach Volumen ganz überwiegend eine neue Heranzüchtung, aber doch kein völlig neues Element, das durch die spinale Muskulatur aus dem Bindegewebe des Rumpfes herausgebildet worden wäre, sondern ein Gebilde, welches aus den kleinen Relieten des visceralen Gebietes (Radienrudiment) übernommen und zu der neuen hohen Entfaltung geführt wurde. Da hierbei der spinalen Muskulatur eine sehr wesentliche Rolle zukam, geschah diese Skelettentfaltung unter dem regulatorischen Einflusse der Function auch bei zahlreichen Abtheilungen in einer dem ursprünglichen metameren Ausgange der Muskulatur sich mehr oder minder anpassenden Anordnung. — Dieser so dargestellte phylogenetische Bildungsprocess ist großentheils noch Hypothese; feste Bausteine und speculative Bindeglieder liegen dabei neben einander. Doch weisen gewisse Verhältnisse des Schultergürtels<sup>1</sup> und die theilweise Innervation des ihn umhüllenden Bindegewebes, sowie gewisse mit ihm in Verband stehende und vom N. vagus versorgte Muskeln (Trapezius, Interseapularis) auf die alten Beziehungen zum visceralen Skelett hin; das Brustflossenskelett aber ist auch ontogenetisch als eine Sprossung aus dem Schultergürtel erkannt worden,

<sup>1</sup> »Ich habe hierbei vorzugsweise die ganze Gestalt und Lage des Schultergürtels der Haie, sowie die bei gewissen Vertretern derselben sich findenden suprascapularen Abgliederungen des dorsalen Endes im Auge, während ich auf die ventralen, von den Autoren als Episternum, Omosternum etc. bezeichneten Abgliederungen jetzt noch weniger Werth lege als schon früher. Der Schultergürtel ist keinem der bekannten Visceralbogen complett homolog, sondern eine weitgehende Umbildung aus primordialen Formen derselben; es braucht hierbei nur auf die ganz veränderte Lage zu dem Nervus vagus, dem Herzen und den Kiemengefäßen hingewiesen zu werden, die gemeinhin außen auf den Kiemenbogen liegen, aber von dem Schultergürtel bedeckt werden. Bei so weitgehenden Veränderungen ist eine speciellere Homodynamisirung nur mit größter Vorsicht und Reserve in Angriff zu nehmen.«

gehört somit genetisch zu ihm. Bei dem von dem Kopfbereiche viel weiter entrückten Beckengürtel (dem die Bauchflosse gerade so angehört wie dem Schultergürtel die Brustflosse) ist von jenen Resten einer einstmaligen Zugehörigkeit zum visceralen Gebiete nichts mehr nachweisbar. Sein und seiner Flosse ganzer Bau spricht aber mit sehr großer Wahrscheinlichkeit für die Homodynamie mit dem Schultergürtel und der Brustflosse, aber nicht für eine secundär herangezüchtete Convergenzanalogie aus einem dem vorderen Bogen und seiner Flosse ursprünglich ganz heterogenen Gebilde.«

Dies die Construction aus »festen Bausteinen und speculativen Bindegliedern«, bei deren Darlegung nur zu bedauern ist, dass FÜRBRINGER uns nicht mitgetheilt hat, welches die festen Bausteine und welches die speculativen Bindeglieder seien: die Kritik der ganzen Theorie oder Hypothese würde sich dadurch wesentlich vereinfacht haben.

Getreu der Vorschrift, die Morphogenese eines Organs oder eines Gebildes so eingehend als möglich zu erforschen, um für ihre Phylogenie »feste Bausteine« zu gewinnen, habe ich schon vor nahezu 20 Jahren meine abweisende Kritik der Archipterygiumtheorie im Wesentlichen auf die beobachtbare Thatsache gegründet, dass von den drei Hauptelementen, aus denen sowohl die Kiemenbogen wie die Extremitäten bestehen: Muskel, Nerv und Knorpelskelett — zwei derselben durchaus heterogen seien: die Muskeln und die Nerven. Erstere leiten sich bei den Kiemen von den visceralen Seitenplatten ab, bei den Extremitäten dagegen von den dorsal gelegenen Myotomen; letztere, die diese Muskulatur innervirenden Fasern, stammen bei den Kiemen aus dem Seitenhorn, bei der Extremität aus dem Vorderhorn.

So kurz und einfach diese Feststellungen klingen, so tiefgreifend ist und bleibt doch ihre Wirkung mit Bezug auf die Fundirung der Archipterygiumtheorie, die ja von Hause aus auf ausschließlich vergleichend-anatomische Anschauungen gegründet ward und auch, so lange solche Anschauungen Geltung behielten, manches Verführerische besaß. Ihrer Grundidee, dem Functionswechsel von Kieme und Flosse, habe ich selber lange angehangen, wie ich denn auch unabhängig von GEGENBAUR auf den Gedanken gerathen war, den Ursprung der Extremitäten aus Kiemen herzuleiten<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Möge es gestattet sein, hier eine Episode zu erzählen, welche erweist, wie alt und fundamental meine Gegnerschaft gegen die specifisch GEGENBAURsche Theorie ist.

Es war, wenn ich nicht irre, am Ende der Sechziger Jahre, als Prof. HAECKEL

Da ich immer darauf ausging, anneliden-artige Thiere als Ursprung der Wirbelthierorganisation zu erweisen, so lag mir diese Auffassung sehr nahe, entfernte sich aber *toto coelo* von der eigentlichen Archipterygiumtheorie, welche durch Postulirung directer

eines Tages zu mir auf mein Zimmer kam — ich war damals noch Privatdocent an der Universität Jena — um mich aufzufordern, Abends in die Sitzung des medicinisch-naturwissenschaftlichen Vereins zu kommen; GEGENBAUR werde einen Vortrag über den Ursprung der Extremitäten halten, dessen Tragweite außerordentlich, und den anzuhören der höchste Genuss sein werde. Ich sagte mein Kommen natürlich zu; dass ich selbst über diese Frage mir eigene Gedanken gemacht hätte, verschwieg ich aber um so mehr, als ich die Unduldsamkeit HAECKEL's sowie GEGENBAUR's gegen meine von den ihrigen abweichenden Auffassungen zur Genüge kannte. Das Auditorium, das sich zu dem Vortrag eingefunden hatte, war vollzähliger, als es sonst in den Sitzungen des Vereins der Fall zu sein pflegte. Ich saß neben meinem Freunde W. PREYER (dem vor mehreren Jahren verstorbenen Physiologen), dem offenbar in derselben Weise wie mir von der Bedeutung des GEGENBAUR'schen Vortrags gesprochen worden war, so dass er in der ihm eigenen leicht erregbaren Art seine Spannung in besonders markirter Weise kund gab. Ich blieb um so ruhiger und sagte nur: »Ich weiß, was uns GEGENBAUR erzählen wird.« »Wie so?« antwortete PREYER, »hat er es Ihnen schon mitgetheilt?« »Ach nein,« erwiderte ich, »auf solchem Fuß stehen wir nicht. Aber ich weiß doch, was er sagen wird.« Auf das ungläubige Gesicht PREYER's hin nahm ich ein Stück Papier, schrieb mit Bleistift darauf: »Die Flossen sind aus Kiemen hervorgegangen«, faltete es zusammen und gab es PREYER mit den Worten: »Nach dem Vortrage sehen Sie zu, ob ich Recht hatte.« Nun sprach GEGENBAUR, und dabei kam die Theorie des uniserialen Archipterygiums zum Vorschein. In dem Vortrage, der hauptsächlich die Zurückführung des Knorpelskeletts der Brustflosse auf das Skelett eines Kiemenbogens zum Inhalt hatte, berührte GEGENBAUR natürlich auch das Problem der Beckenflosse und wies auf die Schwierigkeit hin, ihrer weiten Entfernung halber auch sie vom Kiemenapparat abzuleiten. Dieser Schwierigkeit zu begegnen, gäbe es indess zwei Möglichkeiten: entweder seien zwischen den beiden, ursprünglich neben einander und dicht hinter den Kiemen befindlichen Extremitäten neue Metameren eingeschaltet worden, wodurch die Beckenflosse allmählich nach hinten verschoben sei, oder sie sei selbstthätig von vorn nach hinten gewandert. Als ich diese, für meine Vorstellung gleich unmögliche Alternative hörte, sagte ich zu PREYER: »Bitte, geben Sie mir das Papier noch mal her«, entfaltete es und schrieb dazu: »GEGENBAUR übersieht eine dritte Möglichkeit: dass zwischen Brust- und Beckenflosse an allen Segmenten Kiemen gesessen haben, die bei der Umwandlung derjenigen, aus denen jene beiden hervorgingen, zurückgebildet wurden und ausfielen; diese dritte Möglichkeit deckt sich wahrscheinlich mit der Wirklichkeit.« Dann faltete ich das Papier wieder zusammen und gab es PREYER zurück. Als GEGENBAUR geendet, eine kurze Discussion sich daran geschlossen hatte, öffnete PREYER das Papier und war höchlichst erstaunt, nicht nur das Wesen des GEGENBAUR'schen Vortrags, sondern sogar noch eine Verbesserung eingefügt zu sehen. »Woher wussten Sie das?« »Weil ich mir erlaubt habe, über die Frage meine eigenen Gedanken zu haben.«

Umwandlung bereits localisirter und differenzirter Kiemenskelette zu noch complicirteren Flossenskeletten nicht in meinen phylogenetischen Kram passte. Damals freilich fehlte mir noch jedes selbstthätige Studium in dieser Frage; ich konnte nur die Resultate älterer Forschungen zu neuen Combinationen verbinden; es sollte noch anderthalb Jahrzehnte dauern, bis ich Zeit und Gelegenheit gewann, auf eigene Untersuchungen gestützt, die Archipterygiumtheorie, die nun schon von THACHER-MIVART und BALFOUR in anderer Weise durch die Gegenüberstellung der Seitenfaltentheorie in Zweifel gezogen war, in der bekannten Weise anzugreifen, wodurch ich mir den Zorn GEGENBAUR's und seiner Schule und nach langen Jahren auch noch den bekannten Ausbruch der Entrüstung FÜRBRINGER's zuzog.

Nun habe ich mich heute wieder mit der Archipterygiumtheorie zu beschäftigen und wieder dieselben Wege einzuschlagen, die ich vor fast 20 Jahren ging, als ich die Heterogenie der Nerven und Muskeln betonte, durch welche zwischen Kiemenapparat und Extremitätengürtel nach meiner Auffassung eine unüberbrückbare Kluft geschaffen ward. Die Auslegekunst GEGENBAUR's und seiner Schule hat es zu Stande gebracht, mittels allerhand nothdürftig hergestellter Planken und Bretter vergleichend-anatomischer Natur, die durch ontogenetische Stricke verbunden wurden, eine interimistische Brücke über diese Kluft zu bauen, auf welche arglose Gemüther, im Vertrauen auf den soliden Ruf und das zur Schau getragene Sicherheitsgefühl der Baumeister, den Fuß setzten, ohne auch nur gewahr zu werden, wie tief die Kluft und wie gebrechlich die Brücke sei, zumal seit zwei der Hauptpfeiler, die der Muskeln und Nerven, zusammengebrochen waren, und das ganze Gewicht der Brücke ausschließlich auf dem dritten Pfeiler ruhte, der Natur und Homogenie der knorpeligen Bogen.

In den »Morphologischen Streitfragen« ist nun die Construction dieser Nothbrücke möglichst genau beschrieben und dargelegt worden: einzelne der dabei benutzten Planken und Bretter auf ihre Festigkeit zu prüfen, vor Allem aber Gewissheit darüber zu erlangen, ob der dritte Grundpfeiler der Archipterygiumtheorie, ihr letzter »fester Baustein«, sich wirklich als solid erweist, ist die Aufgabe der nachfolgenden kurzen Kritik.

Wie wir oben sahen, heißt es bei FÜRBRINGER: »Bereits im Vorhergehenden wurde angegeben, dass hinsichtlich der Abstammung des Skelettes der paarigen Fischflossen zwischen der GEGENBAUR'schen Archipterygiumtheorie und der Seitenfaltentheorie, der RABL

anhängt, eine fundamentale Differenz besteht. GEGENBAUR und seine Schule leiten dieses Skelett aus dem Kiemenskelett unter Wanderung in das spinale Gebiet ab; die Seitenfaltentheoretiker lassen es in loco im Rumpfe aus dem Mesoderm der Seitenfalte und, wie insbesondere RABL betont, durch die aufbauende Kraft der metameren spinalen Muskulatur als dieser genau entsprechendes metameres Gebilde entstehen.«

Hier haben wir also den bestimmtesten Hinweis auf die Herkunft des Knorpels der Extremitäten als entscheidendes Kriterium für die Wahrheit der einen oder der anderen Theorie.

Auf pag. 171 lasen wir (s. oben pag. 629), »dass unter dem Einfluss der neuen locomotorischen Function und der ihr dienenden Rumpfmuskeln das alte, aus dem Kopfbereich übernommene Skelett eine weitgehende Umwandlung erfuhr: der viscerale Bogen ward unter erheblicher Umbildung zum Gliedmaßengürtel, die mit der Rückbildung des respiratorischen Actes immer rudimentärer gewordenen Träger der Kiemenschleimhaut (Reste der Kiemeradien) gelangten zu neuer, neuen Zwecken dienender Ausbildung (Sprossenbildung etc.). So entstand in Correlation zu den die Flosse bewegenden spinalen Muskeln das Flossenskelett, nach VOLUM ganz überwiegend eine neue Heranzüchtung, aber doch kein völlig neues Element, das durch die spinale Muskulatur aus dem Bindegewebe des Rumpfes herausgebildet worden wäre, sondern ein Gebilde, welches aus den kleinen Relicten des visceralen Gebietes (Radienrudiment) übernommen und zu der neuen hohen Entfaltung geführt wurde.«

Die von mir gesperrt gedruckten Worte beweisen zur Genüge, dass FÜRBRINGER in der That an einer morphologischen Umbildung des in seiner cellulären Structur als Visceralbogen constituirten Schultergürtels festhält. Denken wir uns den Process Schritt für Schritt aus, den FÜRBRINGER uns dargestellt hat (wobei wir die Schwierigkeiten, die FÜRBRINGER selbst auf pag. 172 in der Anmerkung über die Lagerung des Schultergürtels zum Herzen, den Kiemengefäßen und dem N. vagus hervorhebt, hier übergehen wollen), nehmen wir aber dabei an, es handle sich um einen der jetzt noch fungirenden Kiemenbögen, so würden wir zunächst zu fragen haben: wie begann denn der Functionswechsel, welcher aus der Kieme eine Flosse, aus dem Athmungsorgan ein locomotorisches macht? Nach der von mir vor bald 30 Jahren gegebenen Definition des Begriffes Functionswechsel müsste eine quantitative Veränderung der

Neben- und Hauptfunctionen stattgefunden haben, d. h. also die Nebenfunction des Bewegtwerdens der Kieme zu respiratorischen Zwecken (also etwa um das umgebende, an Sauerstoff erschöpfte Wasser zu wechseln) müsste sich so gesteigert haben, dass die Bewegung die Hauptsache würde, die Muskulatur sich entsprechend vermehrte, hierdurch auch die Knorpel, an denen sie sich inserirt, sich vergrößerten, die Innervation ebenfalls proportional zunähme, durch all das aber an der Grundlage der ursprünglich verwendeten Materialien keine andere als quantitative Änderung bewirkt würde.

Nun haben wir aber durch BALFOUR's und meine Forschungen und hinterher durch die fast aller nachfolgenden Autoren gelernt, dass nicht die ursprüngliche Kiemenmuskulatur, d. h. also nicht umgewandelte Seitenplattenabschnitte, sondern Myotommuskeln und die aus ihnen hervorsprossenden Muskelknospen die Flossenmuskulatur sowohl, wie die der Extremitätengürtel herstellen. (Von den durch FÜRBRINGER nachdrücklich hervorgehobenen *M. trapezius* und *intercapularis* wird nachher die Rede sein.) Wir haben weiter gesehen, dass nicht Seitenhornnerven des Kopfes, sondern Vorderhornnerven des Rumpfes die Flossen innerviren. Die Erkenntnis, dass es einen wichtigen genetischen Unterschied zwischen Kiemen- und Flossenmuskeln und -Nerven gäbe, bestand aber noch nicht, als die Archipterygiumtheorie ausgedacht ward — auch meine eigene oben angedeutete und im »Ursprung der Wirbelthiere« etwas weiter ausgeführte Ursprungshypothese der Flossen fußte auf dem Glauben, dass Extremitäten und Flossenmuskeln aus einer und derselben Localität herstammten — sie konnte also in gutem Glauben behaupten, durch relative Zunahme der Muskulatur und entsprechende Abnahme der Respirationselemente sei der Functionswechsel erfolgt, von dem die Rede ist.

Im Augenblick aber, wo erkannt ward, dass zwei Kategorien von Muskeln im Spiel waren, Seitenplatten- und Myotommuskeln, änderte sich der Stand des Problems und damit die Brauchbarkeit der Hypothese. Sie musste nun entweder fallen oder dadurch erweitert werden, dass man nachwies, wie die eine Kategorie der Muskeln allmählich der andern Platz gemacht habe. Ich sah zu letzterer Alternative weder einen Grund noch eine Möglichkeit — GEGENBAUR aber bemühte sich, im Zusammenhang mit seiner ursprünglichen Wanderungshypothese der hinteren Extremität bis in die Gegend des Afters, alle ontogenetischen Befunde umzudeuten und sie wohl oder übel sogar als Bestätigung dieser Wanderungshypothese erscheinen

zu lassen. Gegen diese Versuche richtete ich meinen Widerspruch um so entschiedener, als sie mir die Grundlagen des phylogenetischen Forschens zu erschüttern schienen — eine Anschauung, die ich auch noch heute habe, und die auch den eigentlichen Grund meiner gegen FÜRBRINGER gerichteten Kritik und Polemik bildet. GEGENBAUR und FÜRBRINGER sind anderer Meinung: da bleibt denn nichts übrig, soll nicht eine Seite die andere durch bloße traditionelle Autorität oder durch das Gewicht von allgemein verbreiteten Hand- und Lehrbüchern mundtot machen, als *coram publico* in eine scharfe logisch-dialectische Debatte einzutreten. FÜRBRINGER freilich hält nichts von Dialectik<sup>1</sup>; darin unterscheidet er sich aber von dem Begründer des großen morphologischen Kopfproblems, um das wir seit einem Jahrhundert kämpfen, von GOETHE, der in »Sprüche in Prosa« 7. Abth., sagt: »Die Dialectik ist die Ausbildung des Widerspruchsgeistes, welcher dem Menschen gegeben, damit er den Unterschied der Dinge erkennen lerne.« Ganz im Einklang mit dieser Definition habe ich mich in den »Studien zur Urgeschichte« an mehr als einer Stelle bemüht, diesem Unterschied der Dinge so scharf, als es mir möglich war, zu Leibe zu gehen, und will nun auch hier den dialectischen Apparat zur Kritik der zum Beweise der Wanderung und Umwandlung der Kiemenbogen gebrauchten neuen Argumente in Bewegung setzen.

FÜRBRINGER beruft sich zur Unterstützung der Ansicht, dass die Extremitätengürtel ursprünglich Kiemenknorpel gewesen seien, auf die Beziehungen, in denen bei den niederen Vertebraten noch jetzt die der Kiemenathmung dienenden vorderen Visceralbogen zur Rumpfmuskulatur stehen. Dabei exemplificirt er offenbar auf die hypobranchiale Muskulatur, welche bis vorn an die Kieferbogen herandrückt, resp. auf die epibranchiale, welche als M. interbasales mit den mittleren Kiemenbögen verbunden ist. Ich acceptire diese Exemplification *cum beneficio inventarii* — eines Inventars, dessen genauere Feststellung indessen erst nachher vorgenommen werden soll. Weiter aber argumentirt er (pag. 171 Anm.): »Und hier lässt sich zugleich von diesen [scil. niederen] bis zu den höheren Wirbelthieren die ganze Entwicklungsreihe demonstrieren, welche unter Aufgabe der alten respiratorischen Function und unter immer weitergehender Rückbildung der alten von Kopfnerven versorgten Kiemenmuskulatur mehr und mehr unter den überwiegenden Einfluss der spinalen Muskulatur gelangte. Für diese Kiemen sind auch

<sup>1</sup> Cf. in FÜRBRINGER's Werk über die Occipitalnerven pag. 675 Anm. seine sehr eigenthümlichen Erklärungen.

weitgehende caudalwärts gerichtete Wanderungen constatirt.« Man sieht es dem ganzen Tenor dieser Anmerkung an, dass sie als ein Paradigma für die Umwandlungsweise der zu Extremitätengürteln avancirten ehemaligen Kiemenbogen gelten soll: ähnlich soll man sich auch die allmähliche Verdrängung der ursprünglich vorhandenen Kiemenseitenplatten-Muskulatur durch die Myotom-Rumpfmuskulatur an den Extremitäten denken.

Wir haben nun zunächst festzustellen, dass — so weit ontogenetische Processe als beweisend anerkannt werden — die Kiemen- und Kieferknorpel anfänglich ohne Myotommuskulatur bestanden haben müssen, da die Ausdehnung der Occipitalsomite als hypobranchiale Muskulatur erst ziemlich spät bis an die vorderen Visceralbogen und nur an ihre ventralsten Partien gelangt. Wenn sie sich dennoch so oder so an die Knorpel inseriren, so ist das nicht gerade zu verwundern, sondern eher recht natürlich, da sie zu ihrer Action einen festen Stützpunkt, wenn er erreichbar war, auch sehr gut brauchen konnten. Aus dieser Insertion myotomer Muskeln an Unterkiefer resp. Hyoidknorpel wird man indess nicht zu schließen brauchen — auch FÜRBRINGER wird wohl solchen Schluss ablehnen — die Visceralknorpel seien überhaupt durch die Myotommuskeln hervorgerufen — sei es nun direct durch Insertion, sei es indirect durch Spannungswiderstände gegen Contraction — vielmehr werden wir zufolge der ontogenetischen Indicien annehmen, dass Visceralknorpel, durch die viscerale Muskulatur hervorgerufen, nachträglich auch der hypobranchialen Myotommuskulatur dienten, d. h. mit anderen Worten, mit Muskeln in Zusammenhang traten, die ihnen von Hause aus durchaus fremd waren und sie weder direct noch indirect hervorgerufen hatten.

Wenn aber die Insertion der hypobranchialen — und eben so die der epibranchialen — Muskulatur an Visceralknorpeln nicht beweist, dass dieselben als durch Myotommuskulatur hervorgerufen, resp. gleichzeitig und gleichörtlich mit ihr entstanden zu denken seien — wesshalb soll die Insertion einiger Trapezius- und Interseapularis-Bündel am Schultergürtel für die ursprüngliche Visceralbogennatur desselben beweisend sein? Konnte nicht — zumal bei den von FÜRBRINGER und Genossen so stark betonten Vorwärtswanderungen der Rumpfsomite — auch der Schultergürtel in die immer größere Nähe der ursprünglich beträchtlich vor ihm entstandenen Trapeziusmuskulatur gerathen sein, oder auch letztere bei gleichzeitiger caudalwärts gerichteter Ausdehnung des

Kiemenapparates nach und nach einige Bündel an den bereits vorhandenen, mit starker Myotommuskulatur versehenen, ja wahrscheinlich von ihr hervorgerufenen Schultergürtel inseriren? Was dem Einen recht, ist dem Anderen billig: die Insertion einiger Bündel oder selbst des ganzen Restes eines Visceralmuskels an dem Schultergürtel beweist eben so wenig die ursprüngliche Natur und Herkunft der letzteren als Visceralknorpels, wie die Insertion der epin- und hypobranchialen Muskulatur die Sklerotomnatur der Kiemen- und Kieferknorpel beweist, und die von FÜRBRINGER so scharf und so oft wiederholten, auf die Insertion des Trapezius poehenden Argumente sind, wie ich es auf pag. 218 der 21. Studie aussprach »irrig und phylogenetisch werthlos«, so lange FÜRBRINGER nicht den Beweis führen kann, dass der Schultergürtel auch in seiner Entstehung zum Trapezius in ähnlichen Beziehungen steht, wie die eigentlichen Visceralknorpel zu der visceralen Kiemen- und Kiefermuskulatur, ein Beweis, den er — das kann ich ihm aus genauer Kenntniss der Sachlage erwidern — uns schuldig bleiben wird.

Selbst wenn aber auch der Trapezius in uralten und sogar älteren Beziehungen zu dem Schultergürtel stünde, als die Myotom-Muskulatur der ganzen vorderen Extremität, oder recht eigentlich dann, müsste doch die knorpelige Grundlage des Schultergürtels mit der der eigentlichen Kiemenknorpel übereinstimmen, mit ihr homogen sein. Dass FÜRBRINGER diese Nothwendigkeit gefühlt hat, geht aus der Betonung der »kleinen Relikten des visceralen Gebietes (Radienrudiment)« hervor, die ausdrücklich nicht aus dem Bindegewebe des Rumpfes durch die spinale Muskulatur herausgebildet, sondern aus dem Bereich der Visceralbogen übernommen und zu der neuen hohen Entfaltung geführt sein sollen.

Wenn nun aber die Entstehung der Extremitätengürtel und des Flossenskelettes nachweislich in einem Zellmaterial vor sich geht, das aus der parietalen Cölomlamelle her stammt — was bleibt dann für die Anhänger der Archipterygiumtheorie allein übrig?

Sie stehen vor der unausweichlichen Aufgabe, innerhalb dieses Zellmaterials, aus welchem Extremitätengürtel und Flossenstrahlen ihren Aufbau im Embryo herleiten, Elemente des Mesectoderms nachzuweisen, die als »Relikte des visceralen Gebietes« angesehen werden können, da nur durch einen solchen factischen Nachweis sich der letzte, noch übrig gebliebene vermeintliche Pfeiler der Archipterygiumtheorie als »fester Baustein« erweisen ließe. Misslingt dieser Nachweis — und das ist nicht zweifelhaft — so stürzt

dieses mit so fanatischem Eifer festgehaltene und vertheidigte Gedankenwerk der mit vergleichend-anatomischen Elementen arbeitenden Morphologie vor den Angriffen der Ontogenie definitiv zusammen und dürfte wohl unter seinen Trümmern auch ein gutes Stück der Präntensionen begraben, mit der die vergleichende Anatomie im Sinne der GEGENBAUR'sehen Schule sich als überlegene Führerin für die in Irr- und Wirrsalen befangene Ontogenie ansah und anpries.

## II.

Die vorstehenden Seiten der Antikritik der FÜRBRINGER'schen Schrift waren bereits für den Druck fertiggestellt, als ich nach mehrmonatiger Abwesenheit von Neapel bei meiner Rückkehr zwei kleine Aufsätze von FRORIEP vorfand, auf die schon eine Anmerkung in FÜRBRINGER's Schrift hingewiesen hatte, die mich begreiflich gespannt darauf machte, wie FRORIEP sich zu der Frage des »Vorwanderns der Rumpfsomite« verhalten würde, zumal da nach FÜRBRINGER's Darstellung (l. c. pag. 249) »dieser Autor für eine in viel erheblicherem Grade stattfindende ontogenetische Vorwanderung der Rumpfsomite eintrete, als je zuvor von ihm oder BRAUS behauptet wurde«. Der Aufsatz, auf den FÜRBRINGER hinweist, ist der Abdruck eines unter dem Titel »Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes« auf der Anatomen-Versammlung in Halle 1902 gehaltenen Vortrages, während ein zweiter »Einige Bemerkungen zur Kopffrage« im 21. Bande des Anatomischen Anzeigers erschienen und zur Erläuterung des ersteren zu dienen bestimmt ist.

Ich habe nun freilich in diesen beiden Aufsätzen FRORIEP's eine Anschauungsweise dargestellt gefunden, die mit der von mir in der vorliegenden Studie bekämpften Auffassung von der doppelten Natur der Ganglienleiste und ihrem Sich-über-einander-Schieben in Einklang steht, aber nichts weniger als das »Vorwandern der Rumpfsomite«, vielmehr das Gegentheil behauptet, nämlich eine secundäre caudalwärts gerichtete Ausdehnung eines präspinalen Kopfabschnittes, welcher die Rumpfsomite in rostro-caudaler Richtung sogar zurückdrängt.

Ob die in diesen Aufsätzen dargelegten Anschauungen FRORIEP's wirklich Aussicht haben, allgemeingültig zu werden, möchte ich bezweifeln — sie sind aber sehr originell, und dürften die für alle Außenstehenden kaum mehr erfassbare Mannigfaltigkeit und Schwierigkeit der Interpretationen des »Kopfproblems« so steigern,

dass es geboten erscheint, schon an dieser Stelle einige kritische Betrachtungen vorzunehmen, die sich mir bei der Lectüre sofort aufgedrängt haben und aus der genauen Bekanntschaft mit den Entwicklungsphänomenen des Vorderkopfes der Selachier hervorgehen, wie sie die nächsten »Studien zur Urgeschichte« über Mandibular- und Prämandibularhöhle im Einzelnen darlegen werden.

In der That kommt FRORIEP'S Vorstellungsweise mit derjenigen FÜRBRINGER'S so weit überein, dass am Kopf Visceralbogen bestehen sollen, welche keine zugehörigen dorsalen Mesoblasttheile haben, sich vielmehr secundär unter dorsale Urwirbelreihen drängen und mit dem aus deren Auflösung hervorgehenden parachordalen Mesenchym unmittelbar verbinden. Nach FRORIEP'S Auffassung sind es aber die visceralen Theile, welche sich unter die dorsalen schieben, während GEGENBAUR, FÜRBRINGER und BRAUS die dorsalen sich über die visceralen hinüberschieben lassen. FRORIEP sagt in seinem zweiten Aufsatz (Anat. Anz. pag. 550):

»Es entsteht dadurch der Anschein, als ob sie [nämlich die als secundäres Kopfmesoblast zusammengefassten Visceralbogen, vom dritten ab] die primitive Seitenplatte zu jenen Urwirbelbezirken darstellten. Bei genauerer Prüfung zeigt sich, dass dies eine Täuschung ist. Das dichtgefügte Gewebe der Visceralbogen setzt sich gegen das Parachordalgewebe stellenweise recht scharf ab; besonders die Zellenstränge, in deren Achse später die Visceralbogenhöhlen erscheinen, bilden je an ihrem dorsalen Ende eine tamponähnlich abgerundete Verdickung, welche, dem caudal gerichteten Wachsthum entsprechend, in dieser Richtung um die nächstfolgende Visceraltasche ein wenig umgebogen, ihre differente Natur gegenüber dem im dorsalen Gebiet sich anschließenden Mesenchym deutlich bewahrt.

»Schwieriger ist die Analyse innerhalb des ventralen Gebietes selbst. Was aus der zu der occipitalen Urwirbelreihe hinzugehörigen Seitenplatte wird, ob sie von dem sich ausbreitenden präspinalen Mesoblast absorbirt, so zu sagen in Dienst genommen, oder aber einfach caudalwärts verdrängt wird, das ist nicht klar ersichtlich. Da aber die beiderlei Bildungen zunächst nur aus Mesenchym bestehen, so wird man eine gegenseitige Abgrenzung derselben kaum erwarten dürfen. Eine solche kommt erst später zu Stande durch die Differenzirung der Visceralbogenhöhlen mit ihren Wandungen einerseits, andererseits durch die ventral auswachsenden Urwirbelfortsätze zur Hypoglossusmuskulatur. In diesen späteren Entwicklungsperioden erhält man den sehr überzeugenden Eindruck, dass die

occipitale Seitenplatte in ihrer Totalität caudalwärts verdrängt ist und sich nur in rudimentärer Existenz erhält, den Visceralbogencomplex in caudal-convexem Bogen umgreifend, als eine Mesenchymbahn, in der die genannten rudimentären Muskelknospen sowie die zu diesen gehörigen occipitalen Spinalnerven ihren Weg nehmen, so weit sie überhaupt noch zur Entwicklung oder wenigstens zur Anlage gelangen.«

In den vorstehenden Worten ist die Essenz des vermeintlich Thatsächlichen enthalten, worauf — meiner Meinung nach — die ganze Auffassung FRORIEP's sich stützt, an welche deshalb auch die Kritik anzuknüpfen hat, um sie auf ihre Richtigkeit zu erproben, eventuell zu bekämpfen und zu widerlegen.

FRORIEP erblickt den Beweis für die Annahme, dass die Visceralbogen nicht zu den darüber liegenden Urwirbelbezirken gehören, in der Thatsache, dass das dichtgefügte Gewebe der Visceralbogen sich gegen das Parachordalgewebe stellenweise recht scharf absetze. Nun giebt es aber zu einer Zeit, da die Urwirbel mit den Seitenplattenelementen unzweifelhaft in Zusammenhang stehen, noch kein »dichtgefügtes Gewebe der Visceralbogen«, wohl aber »Parachordalgewebe«. Ersteres tritt erst auf, wenn mesectodermatische Zellmassen auf der Außenseite und auch rostral- und caudalwärts neben den mesodermatischen Zellmassen sich hinabschieben, welche durch die Vorwölbung der Kiemensäcke überhaupt erst zu »Visceralbogen« gemacht werden. Die Untersuchung hätte also einsetzen müssen, ehe überhaupt »dichtgefügtes Gewebe der Visceralbogen« zu Stande kommt, d. h. bei *Torpedo ocellata*-Embryonen von weniger als 4 mm Länge; setzt sie dann ein, so würde sie zweifellos feststellen können, dass eine Verschiebung der Seitenplattenelemente gegenüber den darüber liegenden Urwirbeln nur in so fern stattfindet, als durch die halbkugligen Vorwölbungen der Kiemensäcke und ihre Verbindung mit dem Ectoderm zur Bildung der Kiemenspalten das ursprünglich zwischen beiden liegende Mesoderm verdrängt und theils frontal, theils caudal »verschoben«, d. h. zu den eigentlichen Visceralbogen zusammengedrängt wird, dass aber die Seitenplatten ohne Unterbrechung mit der darüber liegenden Urwirbelreihe, resp. dem allmählich sich ausbreitenden Sklerotomesenchym am Kopfe eben so wie am Rumpfe in Zusammenhang stehen. Erst in späteren Stadien (von wenigstens 4 mm Länge), wenn das Mesectoderm aus der Ganglienleiste in die Visceralbogen hinabwandert, lösen sich die Seitenplattenabschnitte langsam von den darüber befindlichen, ihnen zugehörigen Urwirbel-

gruppen ab und erlangen jene selbständige Gestalt, welche sie noch später durch die tamponähnlich abgerundete Verdickung auszeichnet, von der FRORIEP spricht. Sind sie einmal abgelöst von den ihnen ursprünglich zugehörigen Urwirbeln, und haben sie ihre Zellen zu den epithelartig erscheinenden Röhren oder Schläuchen angeordnet, aus denen später die Kiemen- und Kiefermuskulatur hervorgeht, so schieben sie sich allerdings mit der Vergrößerung der Kiemensäcke, der Ausgestaltung der Muskulatur und der colossalen Zunahme des Mesectodermgewebes caudalwärts und verschieben sich in ihrer Lagerung gegenüber den ihnen ursprünglich zugehörenden Urwirbeln um so stärker, je mehr diese sich verkleinern oder aber völlig auflösen, ohne Muskeln aus sich zu bilden. Diese Verschiebung gebe ich also bereitwillig zu, sehe aber als actives Element, eben so wie FRORIEP, die Kiemenregion, nicht wie GEGENBAUR, FÜRBRINGER und BRAUS die Urwirbel an, welche freilich eine Concentration hauptsächlich dadurch erleiden, dass ihre Elemente sich zu Mesenchym auflösen, da sie als Muskeln an der festen Schädelbasis keine Verwendung mehr finden.

FRORIEP hat mit Recht betont, dass zwischen dem »dichtgefügtten Gewebe der Visceralbogen« und dem »Parachordalgewebe« stellenweise recht scharf betonte Grenzen oder Gegensätze sich zeigen; das liegt aber meines Erachtens nicht an der horizontal vor sich gehen sollenden »Verschiebung«, sondern an dem völlig geschiedenen Ursprunge der beiden Zellmassen: die einen sind ectodermatisch und stammen von der Ganglienleiste her, die anderen sind mesodermatisch und stammen von den Sklerotomen der Urwirbel ab; ihr plasmatisches Gefüge dürfte sich bei feinerer histologischer Untersuchung als verschieden herausstellen, wie sie denn auch, äußerlich betrachtet, einen verschiedenen Anblick gewähren, zumal in den Anfangsstadien.

Wenn FRORIEP es im weiteren Verlauf seiner Argumentation schwierig findet, nachzuweisen, was aus den ursprünglich den Urwirbeln des Kopfes zugehörigen Seitenplatten wird, nachdem die als secundärer Kopfmesoblast angesehenen Visceralbogen sich caudalwärts unter eben diese Urwirbel geschoben haben sollen, so glaube ich gern, dass er über den Verbleib dieser Seitenplatten nicht Auskunft geben kann. Wenn aber Schritt für Schritt die Entwicklung jedes einzelnen Visceralbogens rückwärts verfolgt wird, so lässt sich mit vollster Sicherheit feststellen, dass die späteren Muskelschläuche eben dieser Visceralbogen aus den mesenchymatösen Elementen eben dieser ursprünglichen Seitenplatten selbst sich aufbauen, somit aller-

dings »in Dienst genommen«, aber nicht »absorbirt« werden und noch weniger zu verschwinden brauchen. Verdrängt werden diese Muskelschläuche mitsammt den übrigen Elementen der Kiemenregion: ihr am weitesten caudalwärts liegender Abschnitt ist der M. trapezius, der sich später indess, nachdem er mit der gesammten Kiemenregion erst caudalwärts verschoben ward, von Neuem rostralwärts bis in die Kiefergegend ausdehnt, worüber ich gelegentlich an anderer Stelle genauere Angaben zu machen gedenke.

Ich hoffe, FRORIEP wird bei erneuter Untersuchung finden, dass die Hypothese eines sich über den Rumpf hinüber stülpenden präspinalen Kopfabschnittes einen, wie ich glaube, überflüssigen Umweg zur Erklärung der allerdings unerhört complicirten Veränderungen, Verschiebungen und Concentrationen der morphologischen Elemente des Wirbelthierkopfes, dieses complicirtesten aller organischen Gebilde, bildet, wird aber deshalb die Hoffnung nicht aufgeben, dass das Kopfproblem doch lösbar sei und auf dem Wege unermüdlicher, ontogenetischer Analyse gelöst werden kann, und gelöst werden wird.

Auf eine Reihe anderer, z. Th. sehr wichtiger Angaben FRORIEP's gedenke ich ausführlich einzugehen in den umfangreichen Studien über die Mandibular- und Prämandibularhöhlen, deren Vorbereitung für den Druck mich jetzt beschäftigt.

### III.

Vor dem Abschluss des Druckes dieser Studie geht mir noch das Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou (2) Tome 15 No. 3 u. 4 zu, in welchem N. K. KOLTZOFF unter dem Titel »Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*, ein Beitrag zur Lehre von der Metamerie des Wirbelthierkopfes« eine bereits in russischer Sprache gedruckte, ausführliche Arbeit durch Übersetzung ins Deutsche allgemein zugänglich macht.

Gleich im Anfang (pag. 261) nimmt KOLTZOFF mit folgenden Worten Bezug auf meine im vorigen Jahre erschienenen Studien 18—21: »Mein Werk war bereits in russischer Sprache gedruckt, als die Untersuchungen DOHRN's über die Entwicklung der Occipitalregion bei verschiedenen Selachiern erschien. . . DOHRN verwirft das Schema des Selachierkopfes, welches VAN WIJHE gegeben hat und findet, wie früher, mehrere Sonite dort, wo VAN WIJHE und dessen Anhänger nur ein Somit abbilden . . . DOHRN sieht diejenigen Gebilde, welche VAN WIJHE für Kopfsomite hält; doch beobachtet er

größtentheils in diesen Somiten Spuren des Zerfalls in kleinere segmentale Gebilde. Daraus folgt der Schluss: folglich sind die Somite v. WIJHE's Polymere. Beim Neunauge finde ich ebenfalls die v. WIJHE'schen Somite in voller Zahl und in vollkommen deutlicher Form — einer so deutlichen, dass in der Mehrzahl der Fälle man von einer Polymerie derselben nicht reden kann. Und ich schließe daraus: folglich sind die Eintheilungen, welche DOHRN findet, secundären Ursprungs.«

»Mir scheint, dass meine Arbeit zu gelegener Zeit neben der Arbeit DOHRN's erscheint. Nach der Untersuchung DOHRN's könnte es scheinen, dass die Theorie v. WIJHE's verworfen werden müsse, als unanwendbar auf die Selachier, die einzigen Vertebraten, bei welchen bis jetzt eine vollständige Reihe von Kopfsomiten festgestellt war. Doch stelle ich noch ein neues Object ins Feld — das Neunauge, bei welchem ich eine vollständige Reihe von Kopfsomiten sehe, welche für dieses Mal, wie ich denke, nicht polymer sind. Vom Leser hängt es ab, welchen Gründen — den negativen DOHRN's oder den meinigen, positiven, eine größere Bedeutung beizumessen ist.«

Ich habe in den letzten Jahren von Neuem, wie KOLTZOFF, der Entwicklungsgeschichte von *Ammocoetes* eingehendstes Studium gewidmet und werde seiner Zeit die Resultate desselben vorlegen: sie differiren sowohl was die thatsächlichen Befunde, als in noch höherem Grade, was ihre Auffassung angeht, recht beträchtlich von den Ergebnissen des russischen Forschers, nicht nur in Bezug auf die Mesoderm-Somite, sondern auch in anderen wichtigen Fragen. Der Leser, an dessen Entscheidung KOLTZOFF appellirt, wird aber auf die Darlegung dieser Arbeitsresultate nicht warten wollen, deshalb möchte ich mir schon hier erlauben, darauf hinzuweisen, dass KOLTZOFF den Unterschied seiner und meiner Auffassung nicht ganz der Sache gemäß ausdrückt, wenn er sagt: ich beobachtete in den Gebilden, welche VAN WIJHE für Kopfsomite hält, »Spuren des Zerfalls in kleinere segmentale Gebilde«. Nicht Zerfall habe ich beobachtet, sondern die Anlagen und Andeutungen zahlreicherer kleiner ursprünglicher Somite, welche bei anderen Selachiern zu wenigeren größeren zusammengefasst werden. Ich habe mich dabei wesentlich auf *Torpedo* gestützt. KOLTZOFF widmet den Verhältnissen bei *Torpedo* nur die Bemerkung: »Einige Forscher (DOHRN 1890, KILLIAN 1891, PLATT 1891, zum Theil SEVERTZOFF 1898, BRAUS 1899) meinen, dass das von v. WIJHE als einzelnes, viertes Somit beschriebene Gebilde thatsächlich als Homologon zweier und sogar mehrerer Somite erscheint. Jedoch

sorgfältigere Untersuchungen HOFFMANN'S 1898 und NEAL'S 1898 zwangen uns, zu den Ansichten v. WIJHE'S zurückzukehren.« Und in einer Anmerkung auf derselben Seite heißt es: »SEVERTZOFF drückt sich in dieser Hinsicht sehr vorsichtig aus, indem er nur in dem Fall es für möglich hält, eine Polymerie des vierten Somites bei den Haien einzuräumen, wenn die Beobachtungen Miss PLATT'S über dessen Polymerie bei *Acanthias* bestätigt werden würden, was in der That nicht geschehen ist. Er behauptet nur, dass bei *Torpedo* topographisch dem vierten Somit der Haie zwei Somite entsprechen, unter der Voraussetzung, dass als hauptsächlichste Ursache dafür bei den Rochen eine secundäre Verschiebung der Somite nach vorn stattfindet. Da aus der Arbeit SEVERTZOFF'S erhellt, dass die Entwicklung des Kopfes der Rochen zweifellos einige secundäre Eigenthümlichkeiten besitzt, so werde ich mich in meiner weiteren Darstellung hauptsächlich auf die Vergleichung des Kopfes der Neunaugen mit dem Kopfe der Haie beschränken, die Rochen bei Seite lassend.«

Diese Argumentation ist ursprünglich russisch und zu einer Zeit geschrieben worden, als meine Studien 18—21 noch nicht veröffentlicht waren; dass aber KOLTZOFF seitdem keinen Grund gefunden hat, seine Meinungen zu ändern, geht aus dem Anfangs citirten Appell an den Leser hervor. Was die »zweifellos secundären Eigenthümlichkeiten« der Entwicklung des Kopfes der Rochen betrifft, so wäre ich recht neugierig, zu erfahren, wann und wo KOLTZOFF dieselben gefunden, und wie er sie als »zweifellos secundäre« erweisen zu können glaubt: dass es seiner Auffassung von der Gliederung des Kopfes von *Petromyxon* bequemer ist, sich auf die Haie zu beziehen, will ich gern glauben, und vergleiche er sie z. B. mit Embryonen von *Galeus canis*, der die größten und abgerundetsten Occipital-Urwirbel aufweist, die ich bisher gesehen, so würde er meine Zweifel an der Ursprünglichkeit derselben gar nicht begreifen können.

Aber die Verhältnisse von *Torpedo* lassen sich nicht so cavalièrement bei Seite schieben, um so weniger, als FRORIEP in seiner letzten Publication die große Zahl der von mir beschriebenen und von KILLIAN bestätigten Kopf-Urwirbel bei *Torpedo* von Neuem bestätigt und darin keineswegs »secundäre Eigenthümlichkeiten« erblickt. Vielleicht wird allmählich das Studium der *Torpedo*-Entwicklung allgemeiner und damit dann auch eine Änderung in der Auffassung der ursprünglichen Anlage des Kopfmesoderms herbeigeführt werden. Dann würde die Concentration der Somite bei den Haien als das »Secundäre«,

ihre von Hause aus größere Anzahl bei den Torpedines aber als das Primäre zu gelten haben.

Indess, auch intra muros der *Ammocoetes*-Entwicklung dürfte die KOLTZOFF'sche Auffassung und Zählung nicht unbeanstandet bleiben; das geht aus der Differenz in der Zählung der Vorderkopfsomite hervor, die zwischen GOETTE's Darstellung aus dem Jahre 1890 und der KOLTZOFF'schen besteht, wie KOLTZOFF selbst in durchaus unparteiischer Weise angiebt (l. c. pag. 292). Es wird dort von dem dritten Somit (also dem des Rectus externus) gesagt: »GOETTE hält dasselbe für das Homologon nicht eines sondern zweier Somite aus dem Grunde, weil man auf tieferem Schnitt, wie auch in einem früheren Stadium hier zwei Erweiterungen im Lumen der noch nicht in Somite gegliederten vorderen Mesodermmasse bemerkt. Ähnliche unregelmäßige und unbeständige Erweiterungen bemerkte auch ich hier und da auf meinen Präparaten. Doch ich denke, dass wir nur dann berechtigt sind, von echten Somiten zu reden, wenn wir solche deutlich gesonderte Gebilde vor uns haben, wie in meiner Fig. 22a und in Fig. 23 und 25b späterer Stadien und in Fig. 44 GOETTE's; in solchem Falle können wir nicht zweifeln, dass zwischen dem Dorsalende des ersten Visceralsackes und dem vierten Somit einzig und allein das dritte Somit liegt.«

Es sind eben gerade solche Fälle, die den Zweifel und eventuell verschiedene Auffassungen über das, was wir berechtigt sind, als echte Somite anzusehen, hervorrufen: wer nur die Segmentierung von *Pristiurus* oder gar *Galeus canis* gesehen hat, wird, wie gesagt, nicht begreifen, wie man von verschmolzenen Somiten im Vorderkopf reden kann; wer *Acanthias* und *Scyllium catulus* untersucht hat, wird sonderbare Variationen finden und nicht wissen, was er davon zu halten hat; wer aber *Torpedo ocellata* und *marmorata*, womöglich auch einige *Raja*-Embryonen in den richtigen Stadien beobachtet hat, der wird eben über den Zweifel weg zu einer anderen Auffassung gelangen, aus der sich dann ergeben dürfte, dass nur durch Vergleichung vieler benachbarter Arten und Stadien überhaupt die Einsicht gewonnen werden kann, ob Verschmelzung ursprünglich geschiedener oder Theilung ursprünglich einheitlicher Metameren anzunehmen sei. Wäre aber auch bei den Embryonen von *Ammocoetes* kein unmittelbarer Anlass geboten, an der primären Einheitlichkeit der drei Vorderkopf-Metameren, die KOLTZOFF beschreibt, zu zweifeln, so bliebe doch immer noch zu untersuchen, ob nicht aus der Anlage und

Gestaltung anderer Organe auf eine Concentration auch des Kopfmesoderms geschlossen, dieselbe wenigstens als nicht unwahrscheinlich angenommen werden könne. Solchen Concentrationserscheinungen anderer Organe würde eine gewisse Bedeutung auch für die Beurtheilung der Befunde des Mesoderms beizumessen sein, sobald ein begründeter Zweifel entsteht, ob der unmittelbar vorliegende, beobachtbare Thatbestand verschiedenartige Interpretation zulässt. Dass aber solche Concentrations- und Reductionsprozesse in außergewöhnlichem Maße bei der Gestaltung des *Ammocoetes*-Kopfes eingewirkt haben und schon in den frühesten Stadien der Entwicklung nachweisbar sind, das gedenke ich an anderer Stelle ausführlich zu begründen.

Ich muss es mir hier versagen, auf andere Gesichtspunkte und Angaben der inhaltreichen Arbeit KOLTZOFF's einzugehen, möchte aber noch hervorheben, dass KOLTZOFF sich durchaus für die Existenz des aus der Ganglienleiste herstammenden Mesectoderms erklärt, wenn er auch nicht mit Bestimmtheit behauptet, dass die Branchialknorpel daraus geformt seien, für welche er vielmehr, wie KUPFFER, eine »Abspaltung« vom Ectoderm annimmt.

### Buchstabenerklärung.

<i>Add</i> Adductor der Kiemenmuskulatur.	<i>III.Kopfh</i> dritte Kopfhöhle der Autoren.
<i>Ao</i> Aorta.	<i>Md</i> Mundspalte.
<i>Ch</i> Chorda.	<i>Md.H</i> Mandibularhöhle.
<i>Comm</i> Commissur der Ganglienleiste zwischen Vagusplatte und Rumpf.	<i>Mesect</i> Mesectoderm.
<i>Constr</i> Constrictor der Kiemenmuskeln.	<i>M.F</i> Muskelfasern.
<i>D</i> Darm.	<i>N.H</i> Nachhirn.
<i>Fac.Pl</i> Facialisplatte.	<i>O.Bl</i> Ohrblase.
<i>Gef</i> Cerebrospinalgefäße.	<i>Pl.Ac</i> Acusticus-Placode.
<i>Gl.B</i> Glossopharyngeusbogen.	<i>Praem.H</i> Prämandibularhöhle.
<i>Gz</i> Ganglienzellen.	<i>Ps.Br</i> Pseudobranchialrinne.
<i>H</i> Herz.	<i>Qu.Comm</i> Quercommissur der Branchialvenen.
<i>Hy.H</i> Wandungen und Höhle des Hyoidbogens.	<i>s-w</i> gleichnamige Occipitalsomite.
<i>Kn.Str</i> Knorpelradien des Kiemen skeletts.	<i>Sin.ceph</i> Sinus cephalicus.
	<i>IV.Som</i> IV. Somit der Autoren.
	<i>Sp.Ggl</i> Spinalganglion.

*Spr.Art* Spritzlocharterie.  
*Spr.Sp* Spritzlochspalte.  
*Thy* Thyreoidea.  
*Tr.Pl* Trigemiusplatte.

*V.D* Vorderdarm.  
*Vd.H* Vorderhirn.  
*V.K* Vorderkopf.

## Tafelerklärung.

### Tafel 24.

Fig. 1—16. *Torpedo ocellata*. Querschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge.  
 XXXVIII 205.

Diese Schnitte zeigen zugleich den Ursprung der Kopfganglienleiste und das allmähliche Hinabsteigen ihrer Zellen in die Visceralbogen.

Fig. 1. XXXVIII 205, I 15. Querschnitt durch Vorder-, Zwischen- und Mittelhirngegend, frontalwärts von der Augengegend. Bei *a* ist eine Partie der Ganglienleistenzellen zu sehen, welche dem von Miss PLATT sogenannten Nerv. thalamicus entspricht. Bei *Tr.Pl* hat man es schon mit dem vordersten Theil der Trigemiusplatte zu thun. Man sieht, wie diese Zellen aus dem Medullardach hervorquellen und zu gewissem Theile auch die äußersten Zellen der Medullarwülste zur Mitwirkung an der Bildung der Ganglienleiste bringen. Vergr. 130.

Fig. 2. II 8. Dieser Schnitt geht durch Nachhirn (*N.H*), Sinus cephalicus (*Sin.ceph*) und Vorderhirn (*Vd.H*). Er trifft die durch die Hirnbeuge umgebogene Chordaspitze (*Ch*) und die zwischen Sinus cephalicus und dem Vorderhirn in der späteren infundibularen Gegend lagernden Zellmassen der Prämandibularhöhle (*Praem.H*). Von der Mandibularhöhlenzellmasse sind die hinteren Reihen getroffen (*Md.H*), welche theils zu dem späteren *M. rectus externus* sich umwandeln, theils durch Histolyse zu Grunde gehen, und die vorderen (*Md.H<sub>2</sub>*), welche in die Seitenplatten übergehen und zum Bezirk des späteren *Adductor mandibulae* gehören. Außen von ihnen liegen Ganglienleistenzellmassen (*Tr.Pl*), welche zur Trigemiusplatte, resp. zum Mesectoderm des Kieferbogens gehören. Das Nachhirn (*N.H*) ist frontalwärts von der Ohrblase getroffen, aus ihm geht die *Facialisplatte* (*Fac.Pl*) hervor, wiederum aus dem Medullardach. Vergr. 130.

Fig. 3. II 12. Dieser Schnitt liegt nicht weit hinter dem vorigen. Er trifft bei *V.D* die vorderste Wand des Kopfdarmes, rechts und links von ihm die Durchschnitte der Gefäße des Mandibularbogens (*Spr.Art*), die später als Spritzlocharterien zu erkennen sind, daneben bei *Md.H* Theile der Seitenplatte der Mandibularhöhle, bei *Praem.H* das vorderste unpaare Stück der Prämandibularzellmasse, davor die Kuppe des Vorderhirns (*V.D*). Bei *III.Kopfh* ist ein Stück der von den Autoren als 3. Kopfhöhle beschriebenen Urwirbelreihe des Vorderkopfes getroffen, dazwischen bei *Ch* die Chorda. Bei *Tr.Pl* sieht man

die Ganglienleistenzellmasse der Trigeminiplatte neben den Zellen der Mandibularhöhlenseitenplatten in die Mandibularbogen als Mesectoderm hinabsteigen. Vergr. 130.

- Fig. 4. II 17. Der Schnitt ist durch den Anfang der Ohrverdickung (*O.Bl*) gegangen, daneben trifft er die Facialisplatte (*Fac.Pl*). Neben der Chorda liegen die bereits in mesenchymatöse Auflösung übergegangenen Urwirbelreste (*So.IV*), welche nach VAN WIJHE'schem Schema mit IV bezeichnet werden müssten. Der Darm (*D*) ist vor dem Durchbruch des frontalen Endes der Mundspalte getroffen, auf beiden Seiten will die Spritzlochspalte (*Spr.Sp*) durchbrechen. Vom Vorderkopf (*V.K*) ist nur noch die äußerste Kuppe des Ectoderms getroffen. Bei *Md.H* sieht man den Muskelschlauch der Seitenplatten der Mandibularhöhle, nach innen davon das Gefäß (*Spr.Art*) der Spritzlocharterie; außen, also zwischen Muskelschlauch und Ectoderm, ist das (*Mes*) Mesectoderm der Trigeminiplatte weiter vorgeschritten und beginnt so eben von außen und oben her den Muskelschlauch und den Arterienbogen zu umwachsen, was besonders deutlich auf der linken Seite bei *Mes.1* und bei *Mes.2* zu erkennen ist. Vergr. 130.
- Fig. 5. II 20. Wenige Schnitte weiter trifft man dieselben Verhältnisse, sieht aber, wie die Ohrverdickung das Herabsteigen der Zellmassen der Ganglienleiste unterbricht, sodass sie zum Theil auf und neben dem Dache des Medullarrohres liegen bleiben. Die Mundspalte (*Md*) ist noch geschlossen, eben so die Spritzlochspalte (*Spr.Sp*). Das Mesectoderm setzt sich noch in der Umgebung des Muskelschlauches der Mandibularhöhle fort. Vergr. 130.
- Fig. 6. II 26. Das Auszeichnende dieses Schnittes gegenüber dem vorigen besteht neben den Placodenzellen (*Pl.Ac*) des späteren Acusticus aus dem Aufhören der Mesectodermzellen des Mandibularbogens, welche, auf beiden Seiten ungleichmäßig fortschreitend, rechts aufhören, während sie links noch in größerer Zahl vorhanden sind. Vergr. 130.
- Fig. 7. IV 19. Dieser Schnitt geht durch die Occipitalregion und zeigt die Kopfganglienleiste an ihrer hinteren Grenze; es laufen aber noch auf beiden Seiten Mesectoderm- oder Nervenzellen außen von den Urwirbelwandungen ventralwärts. Der Ursprung der Ganglienleiste bleibt nach wie vor auf das Medullardach und die benachbarten Kuppen der Medullarwülste beschränkt. Vergr. 130.
- Fig. 8. IV 23. Der Schnitt geht durch die Occipitalgegend und trifft links die Commissur (*Comm*), d. h. also den Theil der Kopfganglienleiste, welcher den Übergang zur Rumpfganglienleiste bildet, und aus dem später die Fasern des Accessorius hervorgehen, welche den M. trapezius innerviren. Rechts geht noch eine letzte Reihe Mesectodermzellen ventralwärts außen von dem Urwirbel. Vergr. 130.
- Fig. 9. IV 27. Der Schnitt geht wiederum durch die Occipitalgegend: auf beiden Seiten ist die Commissur (*Comm*) getroffen, keine Spur ventralwärts gerichteter Mesectodermzellen ist mehr vorhanden. Die Ganglienleistenzellen nehmen sämtlich ihren Ursprung aus dem Medullardache und den unmittelbar benachbarten terminalen Partien der Medullarwülste. Vergr. 130.
- Fig. 10. V 18. Der Schnitt geht durch den eigentlichen Rumpf, wie die verkleinerte Fig. 10b durch die Conformation von Urwirbeln und Darm-

stiel erweist. Die Zellen der Ganglienleiste sind auf Fig. 10 a genau copirt: man wird keinen Unterschied in der Constitution oder im Ursprung gegenüber den vorhergehenden Figuren, welche die Kopfganglienleiste darstellen, finden. Fig. 10 b Vergr. 47, Fig. 10 a Vergr. 360. Dasselbe gilt von

- Fig. 11. V 27, welcher Schnitt durch die Mitte des Rumpfes geführt ist. Die Ganglienleistenzellen reichen auf beiden Seiten erst bis auf das obere Drittel des Medullarrohrs. Fig. 11 a Vergr. 360, Fig. 11 b Vergr. 47.
- Fig. 12. VI 1. Dieser Schnitt zeigt die Ganglienleiste im Beginn ihrer Wucherung; ihre Zellen gehen aber ausschließlich aus dem Medullardach hervor. Vergr. 360 resp. 47.
- Fig. 13. VI 13. Noch weiter caudalwärts liegender Schnitt, an dem eine Beteiligung der terminalen Zellen der Medullarwülste an der Production der Ganglienleistenzellen wahrzunehmen ist. Es bleibt aber zweifelhaft, ob die bei *a* sich findende Wucherung nicht etwa ein Eingesperretwerden der vom Medullardach herstammenden Zellen in den Contour der Medullarwülste bedeutet, wie das auch an der Kopfganglienleiste, zumal in der Ohrgegend, beobachtet wird. Vergr. 360 resp. 47.
- Fig. 14—16. VI 17, 21, 32. Zeigen die Abnahme der Ganglienleistenbildung, welche die Gegend der Vornierenbildung caudalwärts eben erst erreicht hat. Vergr. 360 resp. 47.

#### Tafel 25.

- Fig. 1—4. Querschnitte durch den Vorderkopf eines *Torpedo ocellata*-Embryos XXXVIII 208 von 3 mm Länge, den Anfang der Ganglienleistenbildung zeigend. Medullarrohr bereits durchgehend geschlossen, nur der vordere Neuroporus (Fig. 3 u. 4) ist noch offen. Die Wucherung des Medullardaches zur Erzeugung der Ganglienleiste reicht nur bis in die Occipitalgegend. Vergr. 130.
- Fig. 1. I 11. Schnitt durch Zwischenhirn und Vorderhirn. Die Wucherungen der Ganglienleiste zeigen sich am weitesten vorgeschritten auf dem Dache des Zwischen- und Mittelhirns, die vorderen Partien (M. thalamicus von Miss PLATT) haben aber, wie
- Fig. 2. I 22 erweist, noch nicht die Augenwölbungen des Vorderhirns erreicht. Bei
- Fig. 3. I 28 sieht man die Zellen der Ganglienleiste bis an die vordersten Zellen der Mandibularhöhle herabsteigen, aus welcher theils der M. obliquus superior, theils bindegewebige Producte hervorgehen. Während die Facialisplatte bis auf  $\frac{3}{4}$  der Höhe des Medullarrohrs hinabgestiegen ist, zeigt
- Fig. 4. II 23 die Vagusplatte erst im Entstehen begriffen.
- Fig. 5—7. Querschnitte durch einen noch jüngeren *Torp. ocellata*-Embryo XXXVIII 211 von kaum 3 mm Länge, dessen Medullarrohr fast durchgehends noch offen ist und nur am Zwischenhirn und an den mittleren Rumpfpartigen hier und da den Anfang der Schließung aufweist. Vergr. 130.
- Fig. 5. I 13 zeigt den Beginn der Ganglienleiste am Zwischen- und Mittelhirn.

- Fig. 6. I 25. Lässt noch eine Spur von Lockerung und Wucherung des Hirndaches erkennen, aber in die Nähe der auf der linken Seite erkennbaren vordersten Zellen der Mandibularhöhle (*Md.H*) ist keine Ganglienleistenzelle vorgedrungen.
- Fig. 7. II 20. Ein Schnitt aus der vorderen Vagusgegend, noch ohne jede Spur von Ganglienleitenbildung.
- Fig. 8—13. Querschnitte durch einen Embryo von *Torp. ocellata* (XXXVIII 189) der ca. 3 mm Länge misst, in seiner Entwicklung aber zwischen den Embryonen XXXVIII 208 und 205 (Taf. 25 Fig. 1—4 u. Taf. 24) steht. Vergr. 130.
- Fig. 8. I 18. Schnitt durch die obere Augengegend. Die Zellmassen des sog. *N. thalamicus* reichen bis über die Augenblase hinab.
- Fig. 9. II 5. Schnitt durch Nachhirn und Vorderhirn, Mandibular- und Prämandibulargegend. Der Schnitt gleicht demjenigen auf Taf. 24 Fig. 2.
- Fig. 10. II. 20. Schnitt durch die Facialisgegend. Keine Mesectodermzellen an den Seitenplattenschläuchen der Mandibularhöhle.
- Fig. 11. III 5. Schnitt durch die Ohrblasengegend. *Spr.Sp* Spritzlochsack, der aber noch nicht durchbricht. *Md* Mundspalte, die auch noch nicht durchbricht. *Hy.H* Seitenplattenzellen des Hyoidbogens. *So.V* Prootisches Somit V der Autoren.
- Fig. 12. III 27. Schnitt durch die mittlere Vagusgegend. *H* Herz.
- Fig. 13. IV 27. Schnitt durch die vorderste Rumpfggend. *Ao* Aorta. Beide letzteren Schnitte zeigen keine Verschiedenheiten im Ursprung der Ganglienleiste.

## Tafel 26.

- Fig. 1—8. Horizontalschnitte durch die Occipitalgegend eines Embryos von *Torpedo ocellata* (XXXVIII 124) von 7 mm Länge zur Demonstration eines Vagus-Spinalganglions.
- Fig. 1. II 1. Horizontalschnitt durch die linke Seite der Occipitalsomite *s—w* und zugehörigen Theile der Ganglienleiste. Situationsbild. *Vg* Vagusplatte, *Comm* Commissur von der Vagusplatte zur *Sp.Ggl* Spinalganglienleiste, *u.v.w* Occipitalsomite. Vergr. 190.
- Fig. 2. II 4. Dieser Schnitt zeigt den Übergang der Commissur *Comm* in den hintersten Theil der Vagusplatte. Der Urwirbel *u* ragt mit seiner caudalen Partie außen und hinten von der Vagusplatte vor (vgl. Fig. 1), zieht aber, die Commissur kreuzend und ventral von ihr verlaufend, mit seinen vorderen Theilen (vgl. Fig. 3—8) auf die Innenseite der Vagusplatte. Dicht vor der Kreuzungsstelle nimmt das Occipital-Spinalganglion *u* seinen Anfang in der Commissur, was sich durch eine Zellvermehrung der Commissur an dieser Stelle ausspricht. Vergr. 360.
- Fig. 3. II 5. Dieser, auf den vorigen unmittelbar folgende Schnitt zeigt die Commissur bereits verschwunden, nur die Zellen *Sp.Glu* lassen erkennen, dass das Ganglion *u* sich ventralwärts fortsetzt. Die innere Lamelle des Somites *u* zeigt die Umwandlung zu muskelbildenden Zellen (*M.F*). An der Vagusplatte (*Vag*) macht sich die Absonderung der hinteren Theile (*Vag<sub>1</sub>*) geltend: Zellen der äußeren Lamelle des Somites *u* drängen dasselbe von dem Rest der Vagusplatte ab. An

dem vorderen Theil der Vagusplatte sieht man einen nach innen gerichteten Zapfen (*Vg.Sp.Gls*), welcher zur Vagusplatte sich ähnlich verhält, wie das Spinalganglion *u* zur Commissur. Vergr. 360.

- Fig. 4. II 6. Dieser Schnitt zeigt das Vagus-Spinalganglion als runde Scheibe, deren gangliöse Natur nicht zweifelhaft sein würde, könnte man auch nicht den Ursprung aus der Vagusplatte unmittelbar nachweisen. Auch das Spinalganglion *u* ist noch durch einige Zellen deutlich. Die beiden Stücke der Vagusplatte sind weiter von einander getrennt.
- Fig. 5. II 7 lässt die besprochenen Gebilde ebenfalls noch wahrnehmen. Bei *t* sieht man die mit *u* fast untrennbar verbundenen Zellen des vorhergehenden Somites *t*.
- Fig. 6. II 8 fügt den bisherigen Gebilden noch das an zwei Stellen angeschnittene Gefäß (*Gef*) hinzu, das als Arteria cerebro-spinalis schon in der 19. Studie erwähnt ward.
- Fig. 7. II 9. Auch dieser Schnitt zeigt noch Spuren beider Ganglien, die aber bei
- Fig. 8. II 10 aufgehört haben sichtbar zu sein. Die Vagusplatte ist hier von Neuem durch Cutiszellen des Somites *t.s* unterbrochen.
- Fig. 9. zeigt den Querschnitt eines Embryo von *Torp. ocellata* (XI 857, VI 15) von 4—5 mm Länge, auf welchem jederseits durch mehrere, freilich nur 5  $\mu$  dicke Schnitte Zellklümpchen gefunden werden, welche wahrscheinlich ähnlichen Ursprung wie das *Vg.Sp.G* in Fig. 2—8 haben, aber nicht im Zusammenhang mit der Vagusplatte nachgewiesen werden können. Dieselben finden sich etwa auf der Querschnittshöhe des Somites *t*. Vergr. 160.

### Tafel 27.

Fig. 1—17. Horizontalschnitte durch einen 7 mm langen Embryo von *Torp. ocellata* (XXXVIII 128, II 6—22), um die gegenseitige Lagerung der Spinalganglien und zugehörigen vorderen (motorischen) Nerven der Somite *v* und *w* zu erläutern. Die Abbildungen zeigen auf der linken Seite einen Abschnitt des Medullarrohres (*M*), auf der rechten das Ectoderm (*E*), zwischen beiden Theile der Ganglienleiste (*G*), die hellgrau sind, und die motorischen Wurzeln (*N* und *N*<sub>1</sub>), die schwarz sind, ferner neben dem Ectoderm die drei Somite *u*, *v* und *w*, deren innere (muskelbildende) Lamelle gleichfalls hellgrau, die äußere (cutisbildende) Lamelle dunkelgrau ist.

Man erkennt an diesen Abbildungen, wie sich die Lagerung der sensiblen und motorischen Nerven gestaltet, und wie sich die Nerven- und Ganglienzellen zu einander und zu den Somiten oder Urwirbeln verhalten, welche bei Embryonen dieser Größe in der Occipitalgegend vorkommen. Man kann daraus beurtheilen, wie weit es wahrscheinlich sei, dass die auf Taf. 26 Fig. 2—8 dargestellten Producte der Vagusplatte vielmehr Zellen der motorischen Wurzeln darstellen möchten, wie es FRORIEP für möglich zu halten scheint.

Fig. 18—22. Querschnitte durch einen Embryo von *Torp. marmorata* von 7 mm Länge (XXXIII weiß 945, VI 8, 10, 12, 14, 15).

Diese Schnitte zeigen die Lagerung der Ganglienzellen und ihren

Ursprung im Ectoderm an, welche meist in der Nähe der Thyreoidea anzutreffen sind. *Gz* Ganglienzellen, *Thy* Thyreoidea, *Psbr* Pseudobranchialrinne, *Md.H* Muskelschlauch der Mandibularhöhle.

### Tafel 28.

- Fig. 1—6. Querschnitte durch den Vorderkopf eines Embryos von 4 mm (XXXVIII 209) von *Torpedo ocellata*, um die Zunahme der Mesectodermzellen zu zeigen. Vergr. 130.
- Fig. 1. Durch die Augengegend (etwas schräg ausgefallen).
- Fig. 2. Durch Nachhirn (*N.H*), Vorderhirn (*V.H*), Mandibularhöhle (*Md.H*), Prämandibularzellmasse (*Praem.H*), Sinus cephalicus (*Sim.ceph*).
- Fig. 3. Durch die Facialisgegend (*So.IV*) 4. Somit VAN WIJHE's.
- Fig. 4. Durch den Anfang der Ohrblasengegend. *Spr* Spritzlochsack, noch geschlossen. *Md.Sp* Mundspalte, noch geschlossen.
- Fig. 5. Durch die Mitte der Ohrblase.
- Fig. 6. Durch das Ende der Ohrblase.
- Fig. 7 u. 8. Querschnitte durch den Mandibularbogen eines Embryos von *Torpedo ocellata* (XL 856) von 5 mm Länge, um die Zunahme der Mesectodermzellen zu zeigen. Da die Schnitte keilförmig geführt und der Kopfbeuge radiär gefolgt sind, so lässt sich die Localität nicht in herkömmlicher Weise feststellen. Indessen kann man sagen, dass Fig. 7 auf der Höhe des hinteren Randes des späteren Durchbruchs des Spritzloches läge, während Fig. 8 vor dem Beginn der Thyreoidea liegt, was sich schon durch die bei *Ggg* befindlichen Ganglienzellklümpchen erweist.
- Fig. 7. X 12. (a Vergr. 130, b Vergr. 20). *Md.Sp* die noch geschlossene Mundspalte. *Spr* der noch geschlossene Spritzlochsack. *Mesect* Mesectoderm.
- Fig. 8. X 22. Vergr. 130. Schnitt vor dem Beginn der Thyreoidea (*Thy*). *Gz* die Ganglienzellklümpchen des Ectoderms. *Psbr* Pseudobranchialrinne.
- Fig. 9 u. 10. Weitere Fortschritte der Mesectodermbildung im Mandibularbogen bei einem Embryo von 7 mm Länge von *Torpedo ocellata* (XXXVIII 149).
- Fig. 9. IV 6. Querschnitt durch die Mandibularbogen. *Spr.Sp* offene Spritzlochspalte. *Mdsp* offene Mundspalte. Fig. 9a Vergr. 130, Fig. 9b Vergr. 20.
- Fig. 10. V 14. Querschnitt durch Hyoid- und Mandibularbogen. *Hy.Sp* Hyoidspalte. *Psbr* Pseudobranchialrinne. *Mdsp* geschlossenes Ende der Mundspalte dicht vor der Thyreoidea. *Hy.H* Hyoidhöhle. Fig. 10a Vergr. 130, Fig. 10b Vergr. 20.

### Tafel 29.

- Fig. 1—3. Schräge Frontalschnitte durch einen Embryo von *Torpedo ocellata* (XXXVIII 161) von 4—5 mm Länge, um das Umgreifen des Mandibularschlauches durch die Mesectodermzellen anschaulich zu machen. Die Mundspalte ist noch geschlossen. Vergr. 95.

- Fig. 1. XXXVIII 161, II 1. Der Schnitt geht durch den Vordertheil (ventral) des Sinus cephalicus und trifft die ectodermale Mundeinbuchtung dicht vor ihrem Zusammentreffen mit dem entodermalen Vorderdarm, dessen zur Prämandibularzellmasse führende vorderste Partie bei  $x$  zu erkennen ist.
- Fig. 2. 161, II 5. Dieser Schnitt zeigt den Mandibularschlauch in ganzer Länge, auf beiden Seiten Mesectodermzellen. Die Mundspalte ist geschlossen, in der Mitte erkennt man schon die durch den Schnitt getroffenen Entodermzellen.
- Fig. 3. 161, II 11. Der Schnitt liegt weiter dorsal, trifft den Vorderdarm (*V.D*) und die vom Sinus cephalicus nach hinten laufenden Aortenstämme. Das Mesectoderm umgreift dorsal den Mandibularschlauch.
- Fig. 4 u. 5. Horizontalschnitte durch einen *Torpedo ocellata*-Embryo von 4 mm Länge (XXXVIII 146, II 4 u. 16). Beide Schnitte zeigen, dass im Glossopharyngeusbogen noch keine Spur von Mesectodermzellen zu erkennen ist, während bei Fig. 4 im Hyoidbogen schon solche Zellen vorhanden sind. Vergr. 95.
- Fig. 6 a u. b. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines 5 mm langen Embryo von *Torpedo ocellata* (XXXVIII 137, II 14). Man erkennt, wie die Mesectodermzellen bereits den Muskelschlauch von allen Seiten einschließen. Vergr. a 130, b 20.
- Fig. 7 a u. b. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines Embryo von 6 mm Länge (XXXVIII 138, III 9). Beträchtliche Zunahme der Mesectodermzellen. *Hy.B* Hyoidbogen, *Gl.B* Glossopharyngeusbogen. *Vag<sub>1</sub>.B* u. *Vag<sub>2</sub>.B* Vagus 1- und Vagus 2-Bogen. Vergr. a 130, b 20.
- Fig. 8 u. 9. Horizontalschnitte durch die beiden Glossopharyngeusbogen eines *Torpedo ocellata*-Embryos von 13 mm Länge (XXXVIII 133). Vergr. 130.
- Fig. 8. Der Schnitt liegt dorsal von der Quercommissur der Venen.
- Fig. 9. Der Schnitt geht gerade durch die Quercommissur.
- Fig. 10. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines 15 mm messenden Embryos (XXXVIII 340, II 10). Vergr. 130.

### Tafel 30.

- Fig. 1. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines 17 mm messenden Embryos (XL 416, I 3). Vergr. 130.
- Fig. 2 u. 3. Horizontalschnitt durch die beiden Glossopharyngeusbogen eines 19 mm messenden Embryos von *Torp. ocellata* (XXXIX 395, II 5).  
 Fig. 2 ist dorsaler gelegen und zeigt nur die oberen Theile des *M. constrictor*, welche noch nicht zu electrischen Anlagen gelangt sind, was aber auf dem medialer gelegenen Schnitt Fig. 3 geschehen ist (*El.Org*).
- Fig. 4. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines 25 mm messenden Embryos von *T. ocellata* (XXXIX 426, II 2). Die Verdichtung der Mesectodermzellen zu scharf umschriebener Gestalt des Kiemenbogens ist erfolgt, und die Umbildung zu wirklichen Knorpelzellen hat begonnen. Bei *Kn.Str* sind Kiemenstrahlen in Ausbildung begriffen. *Constr<sub>1</sub>* ist ein Theil des Constrictors des vorhergehenden Hyoidbogens.

654 Anton Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 22.

- Fig. 5. Keilquerschnitt aus der Trochlearisregion eines 5 mm langen *Torp. ocellata*-Embryos von 5 mm (XL 856, V 20), um den Ursprung der Ganglienleiste zu erläutern. Vergr. 360.
- Fig. 6. Dasselbe bei einem Embryo von 3,5 mm Länge (XL 872, IV 3). Vergr. 360.
- Fig. 7. Dasselbe bei einem Embryo von 5 mm (XXXVIII 137, III 30). Vergr. 360, mit Situationsbild 7 a Vergr. 20.
- Fig. 8. Schnitt durch das Medullarrohr dicht hinter dem Abgang der Trigeminiplatte, um den Ursprung der Kopfganglienleiste aus dem Medullardach zu zeigen (XL 856, IX 10). Vergr. 360.
-

























