

## Die Entwicklung des Oculomotorius und seiner Ganglien bei Selachier-Embryonen.

Von

**Reinhard Gast.**

---

Mit Tafel 12—16.

---

Die 3 Augenmuskelnerven der Wirbelthiere haben eine hohe phylogenetische Bedeutung. Trotz der durch ihre Funktion gegebenen scheinbaren morphologischen Gleichwerthigkeit beim erwachsenen Thier sind die 3 Nerven ihrer ursprünglichen Bedeutung nach sehr verschieden zu bewerthen. Der Abducens entspricht wahrscheinlich einer Summe ventraler Wurzeln, die zu den sensiblen Elementen der entsprechenden Metameren keinerlei Beziehung haben. Die Stellung des Trochlearis ist von DOHRN (1907) in einer eingehenden Studie erörtert worden; dieser Nerv entspricht wahrscheinlich 2 vollständigen segmentalen Seitenhornnerven, deren sensible Elemente bei einigen Selachiern noch als Ganglien angelegt werden, im Laufe der ontogenetischen Entwicklung aber zu Grunde gehen, während sie bei anderen Selachiern im Zusammenhang mit dem Ganglion Gasseri als Ophthalmicus minor ohne Beziehung zu dem motorischen Trochlearis erhalten bleiben. Über den Oculomotorius und seine Beziehung zu sensiblen Elementen und seine morphologische Stellung sind in der umfangreichen Literatur die verschiedensten Ansichten ausgesprochen worden, und ihre Nachprüfung an einem günstigen Material, wie es die Embryonen der Selachier darstellen, war deshalb nothwendig. Die Anregung zu dieser in Folgendem niedergelegten Arbeit verdanke ich ebenso wie das gesammte umfangreiche Untersuchungsmaterial Herrn Professor DOHRN; ich spreche ihm dafür wie für die fortdauernde Unterstützung während der Arbeit auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus.

Der Gang meiner Arbeit wird der sein, dass ich zunächst die

bei den einzelnen Species gefundenen Facta nach den Species und innerhalb der Species nach den Entwicklungsstadien geordnet mittheile und dann in einer Zusammenfassung unter der nothwendigen Berücksichtigung der Literatur die erhaltenen Einzelresultate verarbeite. Einige Bemerkungen über die angewendeten Bezeichnungen will ich hier vorausschicken.

Die Bezeichnung Ganglion mesocephalicum habe ich im Anschluss an BEARD (1887) gewählt, da durch diese Bezeichnung die Zugehörigkeit des Ganglions zu dem Mittelhirnabschnitt des Centralnervensystems gekennzeichnet wird. An dem Ganglion unterscheide ich den »Kern«, d. h. die Masse der zu Ganglienzellen differenzirten Zellen (zum Theil Ganglienleistenzellen, zum Theil Placodenzellen) und den »Mantel«, der von undifferenzirten Zellen der gleichen Herkunft gebildet wird. Die undifferenzirten Zellen, die von dem Ganglion mesocephalicum an den Oculomotorius wandern und hier theils als Scheidenzellen, theils als Ganglienzellen der proximalen und distalen Ganglien Verwendung finden, bezeichne ich im Anschluss an KUPFFER (1890) als »Neurocyten«. Die Bezeichnung »proximaler Oculomotorius« gilt für den Nervenabschnitt vom Hirnboden bis zu der Abgabe der ersten Muskelnerven (an den Rectus superior und internus), »distaler Oculomotorius« für den weiteren Verlauf des Nerven nach der Abgabe dieser Äste. Statt der üblichen Bezeichnung »Ciliarnerven« wähle ich »Bulbarnerven«, da ohne besondere Nervenfärbungsmethoden sich der Verlauf dieser meist feinen Nerven nicht bis zu ihren Endorganen verfolgen lässt und nur zu constatiren ist, dass die Nerven an oder in den Augenbulbus treten, nicht aber, wie sie sich hier verhalten. Die Bezeichnung »Ganglion ciliare« behalte ich dagegen bei.

### **Torpedo ocellata.**

Bei der Schilderung der Entwicklung der Vorderkopfganglienleiste will ich mich kurz fassen, da alles Wesentliche darüber von DOHRN in seiner 25. Studie (1907) wiedergegeben ist. Ich wiederhole nur das, was für das Verständnis des in der vorliegenden Arbeit behandelten Ganglienleistenabschnittes, der vom Mittelhirn stammt und aus dem sich das Ganglion mesocephalicum differenzirt, nothwendig ist: Von der Medianlinie des Medullarrohres aus wandern in der Trigemini-region die Ganglienleistenzellen zwischen dem Ectoderm und dem Medullarrohr entlang ventralwärts in den Mandibularbogen. Auch an dem Mittelhirndach findet in seiner ganzen

Länge eine Proliferation von Ganglienzellen statt, aber die hier entstehende Ganglienleiste findet durch die Aufblähung des Mittelhirnes, das dadurch in engen Contact mit dem Ectoderm kommt, den Weg in ventraler Richtung versperrt und drängt in Folge dessen in zwei Strömen caudad und frontad an dieser Sperre vorüber; ventral von ihr vereinigen sich diese Zellen der Mittelhirnganglienleiste zu der Mesocephalicumplatte, wobei sich natürlich nicht feststellen lässt, wieviel Material zu der Platte von dem caudalen und wieviel von dem frontalen Strom geliefert wird. In frontaler Richtung schließt sich die den Augenbulbus umgreifende Zwischenhirnganglienleiste an die Mesocephalicumplatte an. Ein Stadium, in dem alle Zellen der Ganglienleistenplatte noch einheitlichen Charakter haben, bilde ich Taf. 12 Fig. 1 ab. Die schematische Figur, die durch Projection von Sagittalschnitten des 4 mm langen Embryo XXXVIII 25 in eine Ebene erhalten ist, zeigt vom frontalen Ende des Mittelhirns an die Ganglienleiste in continuirlicher Verbindung mit ihrem Ursprungsgebiet. Während sie seitlich von den Trigemini-Neuromeren als compacte Masse das Hirn verdeckt, liegt das Mittelhirn frei da; die oben erwähnte Ursache dieser Erscheinung erläutert der Taf. 12 Fig. 2 abgebildete Querschnitt: die Seitenflächen des stärker wie die übrigen Hirnabschnitte ausgebuchteten Mittelhirns stoßen direct an das Ectoderm. Ventral von dem Mittelhirn haben sich die von dem Dach dieses Hirnabschnittes stammenden Ganglienleistenzellen, deren Wanderungsrichtung durch die Pfeile angedeutet ist, zu der Mesocephalicumplatte vereinigt, während sich ein großer Zellcomplex als peribulbäre Ganglienleiste um die primäre Augenblase legt; diese Zellen stammen vermuthlich zum größten Theil von dem frontal das Mittelhirn umgreifenden Zellstrom. Lateral von der Mandibularhöhle ist das Gefüge der Platte weniger fest; sie zeigt verschiedene Durchbrechungen, die bei den einzelnen Embryonen entsprechend der variablen Zahl der lateralen Ausbuchtungen der Kopfhöhle sehr nach Form und Größe variiren. Die Zellen, die die Ganglienleiste zusammensetzen, haben wie erwähnt alle den gleichen Charakter: sie sind kurz-spindelförmig, rundlich oder polygonal und haben einen der Form der Zelle entsprechend rundlichen oder ovalen Kern mit kräftig gefärbtem Kernkörperchen und dunklen Granulationen. Das Gefüge der Zellen ist theils sehr dicht (z. B. in der Region des späteren Trigemini-Ganglions, wo sie eine compacte Masse bilden), theils lockerer, wie z. B. in der Mesocephalicumplatte, wo die Zellen in Strängen und Gruppen liegen, so dass die Platte

ein maschiges Aussehen erhält. Auf eine Erscheinung, die DOHRN ebenfalls in seiner 25. Studie (p 180) eingehender behandelt hat, will ich hier schon aufmerksam machen, trotzdem sie in diesem Stadium (4 mm Embryolänge) noch kaum ausgeprägt erscheint: auf die Ectodermeinsenkung lateral-ventral vom Mittelhirn. Betrachtet man nämlich Horizontalschnitte durch die Mittelhirnregion bei Embryonen von genannter Größe (in Folge der Kopfbeuge, durch die der Vorderkopf rechtwinklig zur Längsachse ventrad abgebogen wird, treffen die Schnitte die Mittelhirnregion schräg-quer), so sieht man, dass die breiteste Körperstelle des Kopfes seitlich über der Mandibularhöhle liegt, während der größte Querdurchmesser des Mittelhirns etwas geringer ist. Zwischen diesen beiden Regionen spannt sich nun das Ectoderm nicht in ebener Fläche aus, sondern senkt sich etwas muldenförmig ein; in dieser Mulde entwickelt sich in späteren Stadien das dem Mesocephalicum zugehörige Sinnesorgan. Zunächst ist von einer distincten Anlage einer Placode in der Vertiefung noch nicht die Rede; sie wird nur angelegt dadurch, dass sich die lateral vom Mittelhirn cubischen Ectodermzellen in der Einsenkung zu hohen Cylinderzellen umformen, deren langovale Kerne an der inneren Ectodermfläche liegen und außen einen breiten Plasmasaum freilassen; hier tritt auch starke Vermehrung der Zellen ein, und zwar rücken die zur Theilung bestimmten Kerne nach außen über das Niveau der Kernreihe hinaus in den Plasmasaum und theilen sich hier parallel zur Oberfläche. Taf. 13 Fig. 16 gibt diese Verhältnisse von der linken Seite eines 4-5 mm langen Embryos wieder. Die Verdickung des Ectoderms greift indessen in ventraler Richtung continuirlich auf den Mandibularbogen über, so dass, wie schon bemerkt wurde, von einem distincten Sinnesorgan noch nicht gesprochen werden kann. Wie Taf. 13 Fig. 16 zeigt, sind die Ganglienleistenzellen auch bei diesem Embryo ihrer histologischen Beschaffenheit nach noch gleich. In der Gruppierung der Zellen kann man, wenn auch nur undeutlich, eine Anordnung in 2 Zellplatten, eine äußere und eine innere erkennen; diese Andeutung einer doppelten Schichtung der Vorderkopfganglienleiste finde ich bei allen Embryonen, meist aber, wie gesagt, nur sehr undeutlich. Sie hat aber, meines Erachtens, eine sehr weittragende Bedeutung, die ich später im allgemeinen Theil näher erörtern will. Hier will ich nur das zum Verständnis Nothwendige vorausnehmen. Am Aufbau der Kopfganglien betheiligen sich 2 Zellcomplexe verschiedener Herkunft: centrogenes Ganglienleistenmaterial und dermatogene Zellen.



Die letzteren stammen aus der Placode (ich verwende den Ausdruck im Sinne v. KUPFFER's) und bilden das Lateralis-Ganglion, während die ersteren aus dem Hirndach stammen und in 2 Zellplatten ventralwärts wandern, wobei in typischen Segmenten die mediale Platte (Spinalganglienleiste) medial, die laterale Platte lateral von dem Urwirbel zu liegen kommt. Mit dieser lateralen Platte resp. mit dem aus ihr sich differenzirenden Ganglion verschmilzt das dermatogene Zellmaterial, bei dem Ggl. mesocephalicum leider meist von Anfang an so, dass man nur in seltenen Fällen (abgesehen vom ersten Entwicklungsstadium) die Zellen der lateralen Ganglienleiste und die aus der Placode stammenden Zellen auseinanderhalten kann. Ich werde im Folgenden die Zellbrücke, die sich zwischen der Placode und dem Körper des Ggl. mesocephalicum ausspannt und von einem Gemisch von Zellen der lateralen centrogenen Ganglienleiste und von Zellen, die sich aus der Placode abspalten, gebildet wird, als Placodenstrang bezeichnen. Es hat sich bei der Untersuchung gezeigt, dass bei den einzelnen Species die Anlage des Placodenstranges insofern variirt, als für den Placodenstrang entweder zuerst die Placode Zellen liefert, oder das Ganglienleistenmaterial sich schon an das Ectoderm anschmiegt, ehe dieses Zellen abgibt; ein dritter Fall ist dann der, dass beide Vorgänge gleichzeitig stattfinden. Bei *Torpedo oc.* finde ich nun, dass die Anlage des Placodenstranges zuerst von dem Ectoderm ausgeht; ich treffe dieses erste Entwicklungsstadium bei dem 4 mm langen Embryo XXXVIII 212 (Horizontalschnitte), von dem ich Taf. 13 Fig. 10–13 einige Abbildungen gebe. Das Ectoderm der flachen Einsenkung lateral-ventral von dem Mittelhirn ist theils durch Verlängerung seiner Zellen senkrecht zur Ectodermfläche, theils durch Übereinanderschieben der Zellen verdickt. Ein Theil der Zellen des verdickten Ectodermbezirkes ist in den verschiedenen Stadien des Austritts aus dem Ectoderm getroffen: Das erste Stadium besteht darin, dass sich die einzelne Zelle aus dem regelmäßigen Epithelverband der Nachbarzellen auslöst und an der Ectodermbasis, aber noch innerhalb der Haut, abrundet. Dann schiebt sie sich mehr und mehr aus dem Ectoderm über das innere Niveau heraus und kommt schließlich zwischen die dicht unter der Haut liegenden Ganglienleistenzellen zu liegen. Da die austretenden Zellen gleichzeitig mit ihrem Austritt aus dem Zellverbände eine bestimmte, durch ihre Färbbarkeit charakterisirte Differenzirung ihres Plasmas erleiden und dadurch den Ganglienleistenzellen vollständig gleichen, so läßt sich bei *Torpedo oc.* nicht feststellen, wie sich die austretenden

Ectodermzellen zu der Ganglienleiste verhalten; sie bilden mit diesem centrogenen Material einen breiten Placodenstrang. Die gleichen Differenzierungsvorgänge finden im Ectoderm auf der Höhe der epibranchialen Trigemiusplacode statt. Auch hier lösen sich aus dem regelmäßigen Verband der hohen cylinderförmigen Ectodermzellen einzelne Zellen, runden sich ab und schieben sich aus dem Ectoderm in die darunter liegende Ganglienleiste. Eine dorsale Trigemiusplacode fehlt, ebenso ein directer Zusammenhang zwischen der Placode der Mesocephalicumanlage und der epibranchialen Placode; das zwischen beiden Territorien liegende Ectoderm ist zwar, wie erwähnt, auch erhöht, aber es werden keine Zellen abgespalten.

Bei 5 mm langen Embryonen ändert sich das Gesamtbild der Vorderkopfganglienleiste (beide centrogenen Leisten zusammengekommen) in mehrfacher Beziehung. Die Verbindung der Leisten mit dem Mutterboden im medialen dorsalen Bezirk des Hirns bleibt zwar noch erhalten; aber es treten in den lateralen Theilen schon verschiedene Concentrationen in die Erscheinung. In der Wurzelregion des späteren Ggl. maxillo-mandibulare sammeln sich die Ganglienleistenzellen lateral am ersten Trigemius-Neuromer (vergl. DOHRN 1907) zu einer compacten Masse, wodurch dorsal von dieser Wurzelanlage eine Verschmälerung der Platte eintritt. Die zwischen dem ersten Trigemius-Neuromer und der bauchigen Mittelhirn-ausbuchtung liegende Platte ist durch die eben erwähnte Reduction im caudalen Theil und außerdem durch die Ausdehnung des Mittelhirns auch im frontalen Theil eingeengt und stellt nur noch einen breiten Strang, den primären Trochlearis, dar, der von der Trigemius-Mesocephalicumplatte dorsalwärts bis auf das Hirndach greift, wo die Ganglienleiste in ihrer ursprünglichen Längsausdehnung noch erhalten ist. In den lateralen Partien der Ganglienleiste treten dadurch Einschränkungen ein, dass die Mandibularhöhle durch Volumzunahme einen stärkeren Seitendruck ausübt und dadurch die zwischen Kopfhöhle und Ectoderm eingeschobene Ganglienleiste zum Schwinden bringt resp. zu einem dorsal über dem Dach der Mandibularhöhle verlaufenden breiten Strang zusammendrängt. Frontal vor der Mandibularhöhle, lateral von der Prämandibularhöhle breitet sich dann die Ganglienleiste zu der kräftigen peribulbären Platte aus. Der frontal vor dem Mittelhirn die peribulbäre Ganglienleistenmasse mit dem dorsalen Ursprungsgebiet verbindende Zellstrang wird aufgelöst; seine bisweilen erhaltenen Reste sind in der Literatur (siehe Miss PLATT 1891) als Nervus thalamicus bekannt. Alle Zellen der

ganzen Vorderkopfganglienleiste sind in diesem Stadium anscheinend noch gleichwerthig; eine Anlage des Ggl. mesocephalicum innerhalb der Leiste, an der eine Schichtung nicht mehr erkennbar ist, existirt noch nicht. Wohl aber hebt sich (wenigstens auf Horizontalschnitten) die Mesocephalicumplacode in ihrem frontalen Theil von dem benachbarten Ectoderm durch größere Zellhöhe etwas stärker hervor. Bedingt wird diese Höhendifferenz im Ectoderm theils durch Dickenzunahme der Placode, theils durch Verflachung des umgebenden Ectoderms, da offenbar dessen Zellvermehrung nicht in dem entsprechenden Tempo vor sich geht, um die durch das Wachstum des Hirns bedingte Dehnung durch Vermehrung der Elemente auszugleichen. Die Ausdehnung der Placode erstreckt sich in frontaler Richtung bis zur primären Augenblase, caudad bis über den frontalen Theil der Mandibularhöhle. Ihre dorsale Begrenzung liegt etwa auf demselben Niveau, indem die Seitenflügel des Mittelhirns sich zur Bodenplatte abrunden, die ventrale Grenze etwas dorsal von dem Niveau des Mandibularhöhlendaches. In caudaler Richtung ist die Placodengrenze sehr undeutlich, da hier das Ectoderm ebenfalls aus hohen Cylinderzellen besteht. Außer den Taf. 13 Fig. 10, 12 abgebildeten differenzirten Ectodermzellen finden sich (auf anderen Schnitten) noch zahlreiche Zellen, die ebenfalls durch ihre Gestalt und Plasmadifferenzirung als auswandernde Zellen kenntlich sind.

Die erste Anlage des Ggl. mesocephalicum finde ich bei Embryonen von 5–6 mm Länge. Der Gesamthabitus der Vorderkopfganglienleiste ist in diesem Stadium folgender (der Beschreibung lege ich den Embryo XXXVIII 22, 6 mm lang, in Horizontalschnitte zerlegt, zu Grunde; vergl. Taf. 12 Fig. 3). Die Trigemiusplatte hat die Verbindung mit ihrem Ursprungsgebiet vollständig verloren und liegt, dorsal quer abgeschnitten, dem Trigemius-Neuromer 2 mit breiter Fläche lateral an; der caudale Rand der Platte erscheint ebenfalls glatt abgeschnitten und entspricht etwa der Hinterfläche des Mandibularbogens, den die Ganglienleiste, so weit neben dem Mandibularhöhlenstiel Platz ist, ganz ausfüllt. An einer Stelle ist die breite Trigemiusplatte durch ein laterad vorspringendes Mandibularhöhlenbläschen durchbrochen. In frontaler Richtung schließt sich der Trigemiusplatte dorsal unmittelbar die breite Platte des primären Trochlearis an, die zunächst verjüngt, dann aber wieder flächenhaft verbreitert bis an ihre Ursprungstelle auf das Hirndach hinaufragt (in der Figur sind nur laterale Schnitte wiedergegeben; von dem primären Trochlearis sind demnach nur die ventralen Partien

gezeichnet). Frontal vor dem primären Trochlearis verschmälert sich die Ganglienleiste, wie oben bemerkt in Folge der Entwicklung der Mandibularhöhle, zu einem Strang, um frontal vor der Mandibularhöhle breit in die peribulbäre Ganglienleiste überzugehen. Die Stelle, wo sich die Anlage des Ggl. mesocephalicum findet, liegt frontal über der frontalsten Partie der Mandibularhöhle ventral von der Placode, mit der die Ganglienleiste durch eine breite Zellbrücke verbunden ist. Der Ganglionkörper zeigt in der Sagittalebene annähernd die Figur eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen Hypotenuse in der Richtung der Trigemino-Mesocephalicum-Commissur liegt, während die Spitze ventrad gerichtet ist (in der Zeichnung ist die Contur übertrieben scharf angegeben). Zwischen dem gleichzeitig angelegten Körper des Trigeminalganglions und dem des Ggl. mesocephalicum hat die Ganglienleiste ihren ursprünglichen indifferenten Charakter beibehalten; die Anlage des Mesocephalicums erfolgt demnach vollständig unabhängig vom Trigemino. Der kleine Ganglionkörper ist in undifferenzierte Ganglienleistenzellen eingebettet; bei *Torpedo ocellata* kann ich deshalb nicht angeben, ob die erste Anlage des Ganglions in der medialen oder lateralen Leiste erfolgt. Die Differenzierung der Zellen ist an dem Verhalten ihrer Kerne kenntlich; diese erscheinen etwas größer und blasser als die Kerne der undifferenzierten Zellen und verhalten sich histologisch wie die Kerne der centralen Neuroblasten; als Neuroblasten kennzeichnet sie auch ihr späteres Verhalten. Die Lagerung der Kerne (von dem Zellplasma ist kaum etwas zu erkennen) der Ganglionanlage scheint regellos zu sein; nur einige Kerne im Centrum sind parallel zur Richtung der Trigemino-Mesocephalicum-Commissur geschichtet.

Ich werde die differenzierte Ganglionanlage als Kern des Ggl. mesocephalicum bezeichnen, die undifferenzierten Ganglienleistenzellen, zwischen die sich die Placodenzellen mischen, als Ganglionmantel.

Die Placodenplatte erscheint an vielen Stellen mehrschichtig; zum Theil ist aber diese Schichtung nur dadurch vorgetäuscht, dass in Folge der dichten Stellung der Zellen die Kerne wegen Raummangels nicht in gleichem Niveau liegen, sich vielmehr unter- oder übereinanderschieben. Zwischen der Platte und dem Ectoderm bestehen mehrere Verbindungen, die von verschiedenen Proliferationsstellen im Ectoderm ausgehen; die am stärksten Material liefernde Ectodermstelle liegt dorsal über der Anlage des Ganglionkörpers und geht in einen ziemlich compacten Strang von Zellen über, der bis zu dem



Kern des Ganglions reicht. Auf Taf. 13 Fig. 6 gebe ich von einem 5 mm langen Embryo XXXVIII 103 (Horizontalschnitte) einen Schnitt durch die Ganglionanlage und den Hauptplacodenstrang wieder. Welche Zellen von der Ganglienleiste stammen und welche Zellen aus dem Ectoderm abzuleiten sind, muss ich dahingestellt sein lassen. Das Entwicklungstadium der Ganglionanlage ist das gleiche wie bei dem vorher beschriebenen Embryo: die Ganglionanlage liegt isolirt in der Mesocephalicumleiste ohne jede gangliöse oder faserige Beziehung zum Trigeminus.

Die Placodenplatte hebt sich als verdickte, flach eingewölbte Ectodermplatte von dem umgebenden Ectoderm ab und hat die typische Form eines flachen Grubenorgans, kann deshalb von jetzt an als Sinnesorgan bezeichnet werden, wenn auch kein faseriger Nerv entwickelt und die Verbindung mit dem Ganglion nur zelliger Natur ist.

In dem nächsten Stadium (ich lege der Beschreibung den 7½ mm langen, in Sagittalschnitte zerlegten Embryo XXXIX 625 zu Grunde) nimmt der Ganglionkern sehr stark besonders in caudaler und frontaler Richtung an Volumen zu, so dass er die Form einer kurzen dicken Spindel erhält, die von einem dicht gefügten Mantel nicht zu Ganglienzellen differenzirter Zellen umbüllt ist. Die Mehrzahl dieser Mantelzellen stammt wohl von der Ganglienleiste, der kleinere Theil von der Placode. Die Ganglienzellen des Ganglionkerns sind parallel zur Längsachse der Spindel, d. h. in die Richtung der Trigeminus-Mesocephalicum-Commissur und des Ophthalmicus prof. eingestellt. Die Anlage dieses Nerven besteht aus langen spindel-förmigen Ganglienzellen, die mit ihrer Längsachse parallel zur Richtung des späteren Nerven angeordnet sind und sich dadurch aus dem Gewebe der regellos angeordneten peribulbären Ganglienleiste herausheben; hier findet demnach in diesem Stadium die Sonderung der Elemente, die zum Aufbau des Nervensystems Verwendung finden, von dem Rest der Ganglienleiste statt, die einen großen Theil des peribulbären Mesenchyms (Mesectoderm) liefert. Vermuthlich differenziren sich die Ophthalmicuszellen in loco und werden nicht von der Mesocephalicumanlage frontad vorgeschoben. Gleichzeitig wachsen von dem Ganglion aus Fasern zwischen die Ganglienzellen der Nervenanlage; sie sind aber in dem vorliegenden Stadium nur sehr wenig weit vorgedrungen. Ventral von dem Ophthalmicus und der frontalen Ganglionspitze, mit beiden in directem Zusammenhang, fallen Zellgruppen durch festeres Gefüge auf; wie sich in



späteren Stadien zeigt, gehen diese verschieden gestalteten Gruppen früher oder später unter Degenerationserscheinungen zu Grunde. Ich halte die Zellen für Anlagen von Nerven, die nicht mehr oder wenigstens nur in sehr seltenen Fällen zur Ausbildung kommen. Die caudale Verlängerung des Ggl. mesocephalicum ist gangliöser Natur; die Ganglienzellen differenzieren sich offenbar in loco, legen sich zu einem compacten Strang zusammen, der rings von indifferenten Ganglienleistenzellen eingehüllt ist. Bemerkenswerth ist die Richtung dieses gangliösen Stranges, aus der meines Erachtens hervorgeht, dass wir in seiner Anlage nicht die Anlage der späteren Wurzel des Ganglions zu sehen haben: der Zellstrang biegt um die Mandibularhöhle in ventraler Richtung herum und verschmilzt im Mandibularbogen mit einer Gruppe von Ganglienzellen der Trigemusanlage (vergl. Taf. 12 Fig. 4, 29). Ich erwähnte schon oben, dass der Trigenus eine epibranchiale Placodenanlage, wenn auch mit sehr verschwommenen Umrissen, zeigt. Ich halte es nun für nicht unwahrscheinlich, dass die in den Mandibularbogen abbiegende caudale Verlängerung des Ggl. mesocephalicum Anschluss an die epibranchiale Placode des Trigenus erhält; ich komme im allgemeinen Theil auf diesen Punkt zurück. Dass diese Verbindung zwischen Mesocephalicum und dem genannten Trigenusbezirk allgemeinere Bedeutung hat, geht aus identischen Befunden bei Embryonen der gleichen Art (z. B. XXXVIII 379) und von *Torpedo marmorata* hervor. — Die Art der Verbindung zwischen Sinnesorgan und Mesocephalicum ist auf den Sagittalschnitten nicht analysirbar, man erkennt nur ein festgefügttes Polster von Zellen, das das Ectoderm mit dem Kern des Ganglions fest verbindet, ohne dass man erkennen kann, aus welchem Mutterboden die einzelnen Zellen stammen.

Zur Demonstrirung der Art der Verbindung zwischen Sinnesorgan und Ganglion bei etwas älteren Embryonen bilde ich Taf. 13 Fig. 19 und 20 zwei Schnitte ab, welche die Ganglionanlage und das Sinnesorgan quer treffen (Embryo XXXVIII 141, 7 mm lang, Horizontalschnitte). Die Sinnesplatte ist nur noch in ihren Randbezirken einschichtig, sonst aber mehrschichtig, so dass bis zu 4 Kerne übereinanderliegen. Fast die ganze Basis des Sinnesorganes ist an der Zellproliferation betheiligt; besonders im frontalen Theil (vergl. Taf. 13 Fig. 20) scheint sich die basale Zellschicht des Ectoderms in toto von dem Sinnesorgan abzuspalten. Wie Fig. 14 a zeigt, legt sich die vom Ectoderm stammende Zellmasse dicht auf

die dorsale Fläche der Mesocephalicumanlage, so dass eine Grenze zwischen den beiden Zellcomplexen nicht erkennbar ist, da beide in der Färbung übereinstimmen (die Mehrzahl der langovalen Kerne der Ganglienzellen sind mit ihrer Längsachse senkrecht zur Schnitt- richtung orientirt, deshalb im Schnitt quergetroffen und erscheinen darum klein und, infolge der Schnittdicke von  $7,5 \mu$ , dunkler als Ganglienzellenkerne in der Flächenansicht). Die undifferenzirten Ganglienleistenzellen sind im vorliegenden Fall durch ihre etwas kleineren Kerne deutlich von der Ganglionanlage und dem Placoden- strang, an dem sie sich hier vielleicht überhaupt nicht betheiligen, zu unterscheiden. Wie die Mitosen zeigen, findet in der gesammten Anlage (Sinnesorgan, Placodenstrang, Ganglion, Kern und Ganglion- Mantel) lebhafte Zellvermehrung statt. Das Sinnesorgan liegt am ventralen Rande der Ectodermeinsenkung, springt aber durch die starke Verdickung seiner Wandung etwas nach außen vor. Bei der Mehrzahl der Embryonen existirt dicht caudal hinter dem Ggl. meso- cephalicum eine Verbindung zwischen der Trigemini-Mesocephali- cum-Commissur und dem Ectoderm, die im Gegensatz zu der dorsad- ventrad gerichteten Hauptverbindung zwischen Ganglion und Sinnes- organ laterad annähernd senkrecht an das Ectoderm verläuft. Wie bei dem Hauptplacodenstrang scheint das Zellmaterial dieser Ver- bindung theils aus dem Ectoderm, theils von der Ganglienleiste zu stammen. Das letztere scheint der Fall auf der linken Seite des Embryo XXXVIII 124 zu sein; hier kann ich (s. Taf. 13 Fig. 15) einen Zellaustritt aus der schwach verdickten Ectodermstelle nicht constatiren, während der 9 mm lange Embryo (XXXVIII 116, Hori- zontalschnitte) einen Beweis liefert, dass sich Ectodermzellen differen- ziren und aus dem Ectodermverbande auslösen. Taf. 13 Fig. 22 zeigt die linke Seite des Embryo; hier liegen 3 Zellen noch halb in der Ectodermbasis, mit der anderen Hälfte ragen sie über das innere Ectoderniveau vor und stehen hier in Connex mit der Trigemini- Mesocephalicum-Commissur. Die verbindenden Zellen scheinen eben- falls aus dem Ectoderm zu stammen, stimmen wenigstens histologisch nicht vollständig mit den Ganglienleistenzellen überein. Auf der rechten Seite (vergl. Taf. 13 Fig. 14) haben sich im Ectoderm offen- bar die gleichen Differenzirungsvorgänge abgespielt; ein Austritt der differenzirten Zellen aus dem Ectoderm und eine Verbindung mit der Trigemini-Mesocephalicum-Commissur ist aber dadurch ver- hindert worden, dass sich der weit dorsad vorgeschobene dorsal- laterale Zipfel der Mandibularhöhle, der die erste Anlage des

Obliquus superior darstellt, zwischen Commissur und Ectoderm eingeschoben hat; der Mesodermzipfel liegt, wie Taf. 13 Fig. 14 zeigt, dem Ectoderm fest an und hält dadurch die differenzirten Zellen, die ohne Zusammenhang mit der Ganglienleiste und unabhängig von ihr sich entwickeln und vermehren (die Mitose beweist das letztere), in dem Ectoderm fest. Ich werde später bei *Scyllium catulus* auf ganz ähnliche Differenzierungsvorgänge näher eingehen, nur dass dort die im Ectoderm entstehenden Zellkugeln nicht am Austritt aus dem Ectodermverbände verhindert werden und sich weiter zu Ganglien differenziren. Taf. 13 Fig. 23 gibt von dem vorliegenden *Torpedo*-Embryo noch ein Übersichtsbild der beiden Seiten. Die kleine Placode caudal von der Hauptplacode erscheint in einzelnen Fällen vollständig getrennt von der letzteren, in anderen Fällen wieder geht sie continuirlich in das Sinnesorgan über und entspricht nur dessen caudalen Randbezirken.

Die erste Anlage der definitiven Wurzelverbindung des Ggl. mesocephalicum mit dem Trigeminus glaube ich auf der linken Seite des 8 mm langen, in Sagittalschnitte zerlegten Embryo XXXVIII 28 zu finden. In der allgemeinen Configuration der Ganglienleistenplatte des Vorderkopfes steht der Embryo, von dem ich Taf. 12 Fig. 5 ein Bild dieses Ganglienleistenabschnittes gebe, auf einem Entwicklungsstadium, das gegenüber dem oben beschriebenen und in der Fig. 13 abgebildeten Stadium nur wenig weiter fortgeschritten ist. Der Fortschritt zeigt sich hauptsächlich in stärkerer Concentration der Anlage des Trigeminus-Ganglions und Reduction des primären Trochlearis; außerdem ist jetzt in den ventralen Partien das Ganglienleistengewebe, das nicht für den Aufbau nervöser Organe, sondern als Mesectoderm im Körper Verwendung findet, von der Anlage der nervösen Organe deutlich abgegrenzt. Nur ventral-frontal vom Ggl. mesocephalicum ragt in das peribulbäre Mesectoderm eine compactere Zellmasse hinein, die ich, wie schon oben bemerkt, für eine rudimentäre Anlage von Nerven halte; bei dem vorliegenden Embryo entspricht dieser Anlage am Ganglienkörper eine kleine zipfelförmige Anhäufung von Ganglienzellen. In caudaler Richtung zieht sich der Körper des Mesocephalicums außer in den ventrad in den Mandibularbogen umbiegenden und hier an das Trigeminusganglion Anschluss findenden Ganglionstrang in eine zweite kurze Spitze aus, die dorsal von dem erstgenannten Strang liegt und der Lage und Richtung nach (in der Figur durch einen Pfeil angegeben) nur als Anlage der definitiven Trigeminus-Mesocephalicum-

Commissur aufzufassen ist. Leider ist in der ganzen mir zur Verfügung stehenden Sammlung dieses Präparat das einzige, das diesen Weg der Entwicklung der Trigeminus-Mesocephalicum-Commissur anzeigt. In den weiteren Stadien ist der gangliöse Strang schon bis zur Trigeminus-Wurzel vorgedrungen; Zwischenstadien fehlen mir. Über das Schicksal des ventrad abbiegenden Ganglienstranges habe ich keinen Anschluss erhalten können. Der Embryo, bei dem ich die erste Anlage des Oculomotorius feststellen kann, hat 7 mm Länge (XLI 446) und ist in Horizontalschnitte zerlegt. Sein histologischer Erhaltungszustand ist leider nicht besonders gut: bei der Fixirung oder Conservirung sind die Gewebe geschrumpft, besonders stark das zarte Mesenchym, so dass zwischen diesem und dem Hirn eine breite Lücke klafft. An dem quer getroffenen Mittelhirn erkennt man nun am Hirnboden lateral von der Medianlinie den »Kern« des Oculomotorius an einigen wenigen Neuroblastenkernen, die durch ihre blasse Färbung und ein wenig rundlichere Form sich aus der Masse der dunkleren länglichen Kerne der anderen undifferenzirten Zellen des Hirnbodens hervorheben. Auf der linken Seite ragt (abgesehen von einigen kurzen Plasmastiftchen, deren Zugehörigkeit zu Neuroblastenkernen ich nicht feststellen kann) in den Raum zwischen Hirn und Mesenchym ein plasmatischer Ausläufer eines Neuroblasten, der sich zu einer feinen, stark lichtbrechenden kurzen Faser verjüngt; die Faser ist im Schnitt hakenförmig umgebogen, was wohl nur als Folge der Fixirung anzusehen ist, wobei die Faser erst gedehnt, dann zerrissen wurde und zurückschnellte. (In der schematischen Fig. 20 auf Taf. 12 habe ich die Faser ohne diese, meiner Ansicht nach, künstliche Umbiegung wiedergegeben.) Auf der rechten Seite des Embryo verlässt an der entsprechenden Stelle den Hirnboden ein breiter Plasmakegel, der central als Ausläufer mehrerer Neuroblasten erscheint und im Mesenchym durch eine feine Plasmafaser fortgesetzt wird, die schräg ventrad-laterad auf das Ggl. mesocephalicum zu verläuft, das Ganglion aber noch nicht erreicht hat. Die glattrandige Faser ist in ihrem distalen Theil stark lichtbrechend, am Hirnboden weniger lichtbrechend und gleicht hier der Färbung nach dem Plasma der Neuroblasten. Das Präparat zeigt jedenfalls mit aller Deutlichkeit, dass nackte Ausläufer centraler Neuroblasten die erste Anlage des Oculomotorius bilden. Das gleiche Verhalten zeigen die beiden Embryonen XLI 449 und XXXVIII 379, beide von 8 mm Länge. Der erstere ist in Horizontalschnitte zerlegt und lässt auf seiner linken Seite nur ein kurzes

Faserstück erkennen, während rechts eine Faser von derselben Länge wie bei dem vorher beschriebenen Embryo auf das Ganglion zu gewachsen ist, ohne dasselbe zu erreichen. Von dem zweiten Embryo, der in Sagittalschnitte zerlegt ist, bilde ich einen Schnitt der rechten Seite ab (Taf. 12 Fig. 21), um die Lage des sehr undeutlich umschriebenen Oculomotoriuskernes in der Längsrichtung des Mittelhirns zu zeigen. Die 3 getroffenen Plasma-Ausflüsse verschmelzen zu einer für das Auge einheitlichen Faser.

Während bei den beschriebenen Stadien die Ausläufer der centralen Neuroblasten noch nicht bis zu dem Ggl. mesocephalicum vorgedrungen waren, ist dieses Stadium bei dem 8 mm langen, in Horizontalschnitte zerlegten Embryo XXXIX 560 erreicht: bei diesem Embryo sieht man links aus dem Hirnboden von dem Kern des Oculomotorius ein breites Plasmaband austreten, das ventrad-laterad sich in eine drehrunde lichtbrechende Faser fortsetzt; diese kann man in ihrem leicht gewellten Verlaufe bis zu dem Ganglion verfolgen, wo sie in dessen undifferenzirten Mantel in der Mitte der Dorsalfläche übergeht. Ihr Verhalten zu den Zellen des Ganglionmantels kann ich nicht feststellen; diese selbst richten sich an der Stelle, an der die Faser an das Ganglion herantritt, zu einer kleinen Pyramide auf. Über die Abstammung der Zellen kann ich keine bestimmten Angaben machen, da ich bei dem vorliegenden Embryo einen Unterschied zwischen Placodenzellen und Ganglienleitzellen nicht erkennen kann. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass von beiden Zellgruppen Neurocyten, wie ich diese Zellen von nun an benennen will, an den Nervenstamm wandern. Ich bilde den distalen Theil der Faser am Ganglion auf Taf. 13 Fig. 4 ab. Vermuthlich ist die Faser nicht ein Product eines einzelnen Neuroblasten; denn in der verbreiterten proximalen bandförmigen Faserpartie erkennt man eine undeutliche Längsstreifung, wohl ein Ausdruck dafür, dass die Faser, die peripher homogen erscheint, durch zusammenfließende Plasmafortsätze mehrerer Neuroblasten gebildet wird. Auf der rechten Seite des Embryo, wo sich gleichfalls eine Faser bis an die Dorsalfläche des Ganglions verfolgen lässt, kann man am Hirnboden eine Zusammensetzung aus mindestens 2 Plasmaausläufern erkennen.

Mit der Bildung der kleinen Zellpyramide an der Ganglionoberfläche wird ein Process eingeleitet, der für das zweite Entwicklungsstadium des Oculomotorius charakteristisch ist und darin besteht, dass von dem Mantel des Ganglions aus Zellen an den kernlosen Fasern oder kernlosem Faserstamm, der von den centralen



Neuroblasten aus peripherwärts gewachsen ist, entlang nach dem Hirnboden zu wandern. Auf der rechten Seite des 8 mm langen Embryo XLI 438 ist der Oculomotorius in einem Stadium fixirt worden, in dem dieser Process sehr klar veranschaulicht ist (vergl. Taf. 13 Fig. 3). Hier sieht man aus dem centralen Kern des Oculomotorius 2 gröbere plasmatische Zellfortsätze austreten, in spitzem Winkel aufeinander zu verlaufen und zu einem feinen Fäserchen sich vereinigen; auf der Strecke, wo sie getrennt verlaufen, sind sie durch zarte Verästelungen verbunden. Das Fäserchen verläuft leicht wellig bis zur Dorsalfläche des Ganglions und verschwindet hier dem Auge, ohne dass ich sagen könnte, wohin sich die Faser wendet. Auf der größeren Strecke ihres Verlaufes (etwas mehr als die Hälfte ihrer ganzen Länge) ist die stark lichtbrechende Faser vollständig kernlos und nackt; der übrige Theil ist belegt mit langen Zellen, die sich offenbar vom Mantel des Ganglions aus auf die Faser schieben. Die linke Seite des Embryo repräsentirt ein jüngeres Stadium, da die peripherwärts wachsende Faser das Ganglion noch nicht erreicht hat; ich habe beide Seiten auf dem Übersichtsbild Taf. 12 Fig. 19 wiedergegeben. — Das Sinnesorgan liegt, wie die gleiche Figur zeigt, am ventralen Rande der Ectodermeinsenkung und stellt eine dicke Ectodermplatte dar, deren Ränder wulstig nach außen vorspringen. Die Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung gibt Taf. 12 Fig. 19 wieder; die sagittale Ausdehnung entspricht der in Taf. 12 Fig. 6 von einem nur wenig älteren Embryo abgebildeten. Die epitheliale Anordnung der Zellen ist vielfach verwischt; die Kerne liegen, besonders in der Mitte der Platte, in mehreren Schichten regellos übereinander. Mitosen, die im Gegensatz zu ihrem früheren oben auf p 272 betonten Verhalten durch die Dicke der Platte verstreut sind, zeigen an, dass die Massenentwicklung des Organs noch nicht abgeschlossen ist, während andererseits histolytische Elemente darauf hindeuten, dass eine Degeneration von Kernen stattfindet (die als histolytische Elemente bezeichneten Körperchen finden sich in allen degenerirenden Organanlagen und bestehen in Tröpfchen von verschiedener Größe, die sich in ihrer Färbbarkeit vollständig wie Chromatin verhalten). Die Innenschichten des Sinnesorgans liefern noch von mehreren Punkten aus reichliches Zellmaterial an den Placodenstrang, der eine breite, den Ganglionkern mit dem Sinnesorgan verbindende Zellmasse darstellt; theils ist die abgespaltene Zellmasse fest mit dem Ganglionkern verkittet, theils, wie z. B. auf dem Taf. 13 Fig. 3 abgebildeten Schnitt, durch einen feinen

Spalt getrennt, der ein Zeichen dafür ist, dass die Zellen untereinander inneren Zusammenhalt haben, während sie dem Ganglionkern nur aufgelagert sind. Häufig schieben sich auch die abgespaltenen Zellen unter dem Ectoderm entlang. Man findet dann auf einzelnen Schnitten zwischen dem Ectoderm und den darunterliegenden Zellen eine deutliche Grenze (z. B. Taf. 13 Fig. 3); die betreffende Proliferationsstelle ist aber stets auf den Schnitten durch die benachbarten Regionen zu finden. Vielfach werden auch ganze Zellcomplexe von dem Ectoderm abgestoßen, und da in diesen Stadien der Placodenstrang noch nicht in die Länge wächst, andererseits aber seine Dickenzunahme der Masse des von dem Ectoderm gelieferten Zellmaterials nicht entspricht, so muss man annehmen, dass das abgespaltene Ectoderm wenigstens zum Theil beim Aufbau des Ganglions Verwendung findet.

Der etwa 7 mm lange Embryo XLI 462 (Horizontalschnitte) zeigt die gleichen Verhältnisse im Entwicklungszustand des Oculomotorius wie der eben beschriebene Embryo, nur mit dem Unterschied, dass hier auf der rechten Seite die nackten Nervenfasern das Ganglion mesocephalicum noch nicht erreicht haben, während links schon 5–6 Zellen von der Dorsalfläche des Ganglions aus sich an dem feinen Nervenstamm, der bis zum Ganglion vorgedrungen ist, entlang geschoben haben und  $\frac{1}{4}$  seiner Länge bedecken. Auf dieser Seite des Embryo findet sich noch folgende auffallende Erscheinung am caudalen Theil des Ganglions 6 Schnitte hinter dem Schnitt, der die Beziehungen des Oculomotorius zu dem Ganglion zeigt: hier ist wie auf Taf. 13 Fig. 4 eine pyramidenförmige Aufrichtung von Mantelzellen der Dorsalfläche des Ganglions zu constatiren, aber ohne dass irgend eine Nervenfaser aufzufinden wäre. Dicht medial neben dieser kleinen Zellpyramide, die Taf. 13 Fig. 1 abgebildet ist, liegen hintereinander 2 langgestreckte Ganglienleistenzellen, die mit ihrer Längsachse parallel zu dem Oculomotorius eingestellt sind; aber auch hier zeigt die stärkste Vergrößerung keine Faser und nur undifferenziertes Plasma. Außerdem ist eine Abspaltung von Seitenästen am Oculomotorius eben so wenig wie ein Austreten von Fasern aus dem Hirnboden caudal vom Oculomotorius erkennbar; ich nehme deshalb an, dass die Zellen des Ganglionmantels centrad wandern können, ohne durch peripher wachsende Fasern »angeregt« oder geleitet zu werden. Ob die Zellen als Neurocyten für motorische Fasern oder als Anlage centrad wachsender sensibler Nervenfasern im Sinne von Miss PLATT (1891) aufzufassen sind,

lässt sich natürlich nicht entscheiden; ich neige zur zweiten Annahme.

Der Embryo XXXVIII 287 von 8 mm Länge ist auf seiner rechten Seite insofern weiter entwickelt wie die vorhergehend beschriebenen Embryonen, als an dem Faserstämmchen die Neurocyten bis fast an den Hirnboden vorgedrungen sind. Der linke Oculomotorius verhält sich dagegen abweichend: aus dem Oculomotoriuskern treten eine große Anzahl von feinen Plasmaausläufern aus, die sich zum größten Theil zu einem relativ breiten Plasmastrang vereinigen und gemeinsam etwa die Hälfte der Strecke vom Oculomotoriuskern zu dem Ganglion verlaufen, dann sich aber theilen. Einige Fasern biegen ventrad-mediad ab und verlieren sich im Mesenchym, ohne bis zum Ganglion vorzudringen; der größere Theil der Fasern verläuft laterad-ventrad, bleibt aber nicht in derselben Horizontalebene wie der proximale Stamm, wendet sich vielmehr frontad nach der Spitze des Ganglions und tritt mit diesem erst in Verbindung an der Stelle, wo das Ganglion in den Ophthalmicus profundus übergeht. Trotzdem also der Nerv in diesem Falle mit dem Ganglion an einem Punkte in Beziehung tritt, den er normaler Weise nicht berührt, so verhalten sich gleichwohl die Zellen des Ganglionmantels an diesem Punkte in typischer Weise: sie richten sich zu einer kleinen Pyramide auf und wandern an dem Stamm entlang (vergl. Taf. 14 Fig. 1), an dem sie bis zu der oben erwähnten Spaltung des Oculomotoriusstammes vorgedrungen sind. Bei dem gleichen Embryo zeigt sich am Sinnesorgan eine bemerkenswerthe Erscheinung: an seinen wenig vorspringenden Rändern schieben sich einzelne Zellen auf die äußere Ectodermoberfläche und legen sich parallel zur Ectodermfläche über die Zellen des Sinnesorgans; man erhält den Eindruck, als ob eine Deckschicht gebildet würde. Allerdings sind nur wenige von diesen Zellen vorhanden, vermuthlich auch ohne Zusammenhang mit einander.

Bei den bis jetzt beschriebenen Embryonen trat das Oculomotoriusstämmchen in der Regel an einen Punkt in der Mitte der Dorsalfläche des Ggl. mesocephalicum. Diese Contactstelle verschiebt sich nun im Laufe der Entwicklung auf die Medialfläche des Ganglions, ohne dass die Neurocytenproduction der Dorsalfläche aufhört. Dieses Stadium finde ich zum ersten Mal bei dem 8–9 mm langen Embryo XLI 455 (Horizontalschnitte), von dem ich die Beziehung zwischen Oculomotorius und Ganglion der rechten Seite (Taf. 13 Fig. 2) abbildete. Das dünne, stark lichtbrechende Oculomotoriusstämmchen biegt auf

die Medialseite des Ganglions und verliert sich dort zwischen den lockeren Zellen des Mantels. Die Neurocyten wandern sowohl von der Medial- wie der Dorsalfäche des Ganglions an den Nerven, bekleiden den Nerven aber erst zum Theil, auf der linken Seite etwa zu  $\frac{1}{4}$ , rechts etwa zur Hälfte seiner Länge. Zu erwähnen wäre noch, dass bei diesem Embryo der Oculomotorius an das Ganglion in einer Ebene herantritt, die (auf den Horizontalschnitten) in gleicher Höhe mit dem caudalen Rande des Sinnesorgans liegt; infolge dessen ist auf dem abgebildeten Schnitt die Verbindung zwischen Ganglion und Sinnesorgan nur in der caudalen Randpartie getroffen. Ob die beiden schwachen Zellstränge, welche auf dem abgebildeten Schnitt angedeutet sind und das Ganglion mit dem Ectoderm verbinden, von austretenden Ectodermzellen oder von Ganglienleistenzellen gebildet werden, kann ich nicht feststellen. Die Hauptproliferationsgebiete des Sinnesorgans liegen auf den Schnitten, die den mittleren Theil des Organs treffen.

Die Schnittrichtung (horizontal) der zuletzt beschriebenen Embryonen von 7–9 mm Länge ist für die Bestimmung der sagittalen Ausdehnung der einzelnen Ganglien und Nerven des Vorderkopfnervensystems ungünstig. Zur Beschreibung und Abbildung (Taf. 12 Fig. 6) dieser Verhältnisse wähle ich deshalb den in Sagittalschnitte zerlegten 9 mm langen Embryo XL 968. Als wesentlicher Fortschritt gegenüber den früheren Stadien fällt in die Augen die vollständig durchgeführte Sonderung der Ganglienleiste in Ganglien (plus Wurzeln und Nerven) und Mesectoderm. Das Ggl. mesocephalicum stellt einen langen spindelförmigen Körper dar, der durch eine breite Zellmasse mit dem Sinnesorgan in enger Verbindung steht. Histologisch lassen sich 2 Bestandtheile am Ganglion erkennen: ein centraler Ganglionkörper, der die Spindelform des ganzen Ganglions wiederholt und nur aus Fasern und langgestreckten in die Faserrichtung, d. h. in die Längsachse des Ganglions eingestellten blassen Kernen besteht (die Ganglienzellen sind außerordentlich stark in die Länge gezogen und erscheinen dadurch als Fasern, in die Kerne eingeschaltet sind). Diesen centralen gangliösen Körper hüllt eine Schale von Zellen ein, an denen man kaum Plasma und nur die im Gegensatz zu den blassen Kernen des Ganglionkörpers dunklen Kerne erkennen kann. Die ovalen Kerne der Mantelzellen zeigen in der Grenzzone zwischen Mantel und Kern des Ganglions alle Übergänge zu typischen Ganglienzellkernen; offenbar differenzieren sich die Mantelzellen zu Ganglienzellen. Und da, wie ich oben angegeben habe, die Wahr-



scheinlichkeit sehr groß ist, dass das Placodenstrangmaterial sich mit den Mantelzellen vermischt, so ist ebenso eine Betheiligung der Placode am Aufbau des Ganglionkernes selbst durch Differenzirung seiner Zellen anzunehmen. Das Ganglion verjüngt sich in frontaler Richtung zu dem Ophthalmicus profundus, der jetzt bis frontal vor das Auge zu verfolgen ist. Sein histologischer Bau gleicht im Wesentlichen dem des Ganglions und unterscheidet sich von diesem nur dadurch, dass die Kerne der Ganglienzellen weniger dicht wie im Ganglion liegen und die Faserstructur dadurch deutlicher wird. Der Mantel des Ganglions setzt sich als dünner Zellbelag ebenfalls auf den Ophthalmicus fort. Das frontale Ende des Nerven, das sich im Mesenchym der peribulbären Mesectodermschale verliert, zeigt das Anfangstadium, das oben beschrieben wurde: locker gefügte lange Spindelzellen ohne ausgesprochene Differenzirung stellen sich parallel zur Nervenrichtung, legen sich dann dicht aneinander und bilden so einen zelligen Strang. Wohl nur ein Theil der Zellen differenzirt sich zu Ganglienzellen, der Rest findet als Scheidenzellen für die aus dem Mesocephalicum frontad vorwachsenden Nervenfasern Verwendung. Die Trigemini-Mesocephalicum-Commissur ist etwas stärker wie der Ophthalmicus profundus und beschreibt einen schwachen Bogen über dem frontalen Seitentheil der in Auflösung begriffenen Mandibularhöhle, um breit in das Trigemini-Massiv überzugehen. Structurell entspricht sie wie der Ophthalmicus dem Ganglion: ein centraler gangliöser Nervenstrang wird von einer Hülle undifferenzirter Zellen umgeben. Der Zellmantel ist besonders stark auf der Dorsalfläche der Commissur ausgebildet, wo er in die Masse des primären Trochlearis übergeht. Die Commissur lässt sich jetzt schräg caudad-dorsad in den caudalen (nicht frontalen) Wurzelbezirk des Trigemini verfolgen. Eine Beziehung zu den epi-branchialen Ganglienbezirken des Trigemini existirt nicht mehr. — Der Oculomotorius steht in dem gleichen Entwicklungsstadium wie bei dem vorher beschriebenen Embryo; den Punkt, an dem er mit dem Mesocephalicum in Beziehung steht, habe ich in der Fig. durch den kleinen gestrichelten Kreis angegeben. Wenn auch, soweit ich erkennen kann, ein distaler Oculomotorius noch nicht existirt, so zeigt sich doch schon an der Lateralfläche der Prämandibularhöhle die erste Anlage eines zum Oculomotorius-Innervationsgebiet gehörenden Muskels, und ich will deshalb von nun an auch die Veränderungen der Prämandibularhöhle, soweit sie für das vorliegende Thema Interesse haben, erwähnen. Bei dem vorliegenden Embryo



zeigt die Lateralfläche der Prämandibularhöhle etwa die Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks, dessen eine Seite parallel zu der Ectodermfalte gestellt ist, die den Mandibularbogen vom Vorderkopf trennt (vergl. auch Taf. 12 Fig. 6). An dieser (secundär in Folge der Kopfbeuge caudad, ursprünglich ventrad gerichteten) Seite des Dreiecks zeigt sich eine kleine Ausbuchtung, die auf der Lateralfläche der Kopfhöhle als halbkugeliges Bläschen erscheint und die erste Anlage des *Obliquus inferior* darstellt. Diese bläschenförmige Ausstülpung zeichnet sich, wie die von dem 9 mm langen, in Horizontalschnitte zerlegten Embryo XXXVIII 116 genommenen Fig. 7 und 8 auf Taf. 13 zeigen, durch ein hohes, einschichtiges Cylinderepithel aus, während die übrige Lateralfläche der Prämandibularhöhle nur halb so hohe, von cubischen Zellen gebildete Wandungen hat. Der Vermehrungsherd für die Zellen des Bläschens liegt an der Stelle, wo sich die flacheren Wandungszellen der Kopfhöhle zu den Cylinderzellen umformen; hier finden sich zahlreiche Mitosen auf der dem Kopfhöhleninnern zugewendeten Fläche. — Das relativ kleine Sinnesorgan liegt unmittelbar über dem Ganglion und berührt, da es gleichzeitig eine verhältnismäßig tiefe centrale Einwölbung zeigt, mit dem mittleren Theil seiner Innenfläche direct den Kern des Ganglions; das Placodenzellmaterial, das in der Mitte verdrängt ist, legt sich deshalb schalenförmig auf die Ventral- und Dorsalfläche des Ganglions und schiebt sich auch auf dessen frontalen und caudalen Bezirk, der dem Sinnesorgan nicht fest anliegt (vergl. Taf. 13 Fig. 18).

Bei dem 10 mm langen Embryo XXXVIII 58 (Sagittalschnitte) sind nur unwesentliche Entwicklungsfortschritte zu constatiren: Die *Trigeminus-Mesocephalicum-Commissur* erscheint etwas kürzer wie bei 9 mm langen Embryonen; die Verkürzung ist aber auf die Vergrößerung des *Mesocephalicums* in seiner Längsrichtung zurückzuführen. Im Übrigen ist die Gruppierung der verschiedenen Elemente dieselbe geblieben. Am Hirnboden verlassen zahlreiche feine nackte Neuroblastenfortsätze den centralen Kern des *Oculomotorius*, vereinigen sich zum Theil sehr bald zu 2 oder 3 dickeren Fasern, die ihrerseits wieder in einiger Entfernung vom Hirnboden zu dem Stamm des *Oculomotorius* zusammentreten. An diesem Punkte haben die am weitesten vorgeschobenen Kerne der wandernden Neurocyten Halt gemacht, scheinen sich auch etwas angestaut zu haben, während das Zellplasma weiter an den einzelnen Wurzelsträngen entlang nach dem Hirnboden zu vorgewachsen ist. Taf. 12 Fig. 25 gibt eine An-

schauung von diesen Verhältnissen; ob dem nach links unter der Mesenchymzelle verschwindenden Zellausläufer ein feines Fäserchen entspricht, kann ich nicht feststellen; wir werden später sehen, dass eine Faser nicht wesentlich ist für die Bildung von Plasmafortsätzen der Neurocyten. An dem mittleren Theil des Oculomotorius liegen nur einzelne Neurocyten, dadurch wird der Eindruck, dass an dem Punkt, wo die Wurzelstränge zum Stamm verschmelzen, eine Stauung der Zellen erfolgt sei, noch verstärkt; am Ganglion bietet sich das Bild der median breit ansitzenden Pyramide von Neurocyten, wie wir es von dem oben beschriebenen (s. p 283, Taf. 13 Fig. 2) Embryo kennen. Dass Stauungen bei der centralwärts gerichteten Wanderung der Oculomotorius-Neurocyten eintreten können, dafür scheint mir der Embryo XLI 480 (9–10 mm, Horizontalschnitte) ebenfalls ein Beweis zu sein. Ich finde auf dessen rechter Seite folgende Verhältnisse: Der Oculomotorius spannt sich als zellig-faseriger Strang in gerader Linie vom Hirnboden bis zur Medianfläche des Ganglions aus; die Neurocyten nehmen vom Ganglion bis zu dem Hirnboden continuirlich an Zahl ab. Auf der linken Seite ist der Nerv ebenfalls für  $\frac{3}{4}$  seiner Länge stark mit Neurocyten belegt und durchsetzt, so dass auf gleichem Niveau bis zu 3 und 4 Kerne neben einander liegen. Unvermittelt beschreibt aber der Faserstamm unterhalb des Hirnbodens eine scharfe mediad gerichtete Schleife (vergl. Taf. 12 Fig. 27), die offenbar ein Hindernis für das Vordringen der Zellen gebildet hat: Während distal von der Schleife der Nerv mit Zellen dicht belegt ist, finden sich zwischen Schleife und Hirnboden nur 3 hintereinander liegende Zellen. — Auch bei diesem Embryo liegt das Ganglion dem Sinnesorgan so dicht an, dass eine Berührung des Ganglionkerns mit der Mitte der Innenfläche des Sinnesorgans stattfindet; in Taf. 13 Fig. 18 gebe ich das linke Ggl. mesocephalicum in seinen Beziehungen zu dem Sinnesorgan wieder. Wie bei dem oben beschriebenen Embryo sind die aus dem Sinnesorgan abgespaltenen Placodenzellen und ebenso die Mantelzellen von dem mittleren Theil des Organs nach den Randpartien verdrängt. Das Sinnesorgan selbst ist in dorso-ventraler Richtung schmal, in caudal-frontaler Richtung, soweit sich das an den Horizontalschnitten feststellen lässt, normal wie bei dem Taf. 12 Fig. 6 abgebildeten Embryo entwickelt. Mitosen finden sich ebenso wie histolytische Elemente. — An der bläschenförmigen Obliquusanlage sieht man, dass die Zellzahl stark zugenommen hat. Die Vergrößerung der ganzen Anlage findet nun in der Weise statt, dass das Bläschen durch Zell-

vermehrung an seiner Basis sich verlängert und dadurch weiter aus der Kopfhöhle nach außen vordringt; außerdem wuchern in der Mitte der Vorwölbung die Zellen sehr stark, verlassen den epithelialen Verband und legen sich schalenförmig außen auf das Bläschen, wandern von hier aus auch auf die Lateralfäche der Kopfhöhle. Die Zellen sind spindelförmig; eine besondere Differenzierung in Muskelzellen ist aber noch nicht erkennbar (Taf. 13 Fig. 9).

War bei dem eben beschriebenen Embryo das Sinnesorgan ein tief eingebuchtetes Grubenorgan, so zeigt der 10 mm lange Embryo XLI 498 (Horizontalschnitte) eine vollständig verschiedene Ausbildung des Organs: hier finde ich eine ausgedehnte mehrschichtige Sinnesplatte, die nach außen etwas vorgewölbt ist und nur in ihrem mittleren Theile eine Andeutung einer Sinnesgrube zeigt. Die Platte erstreckt sich über die ganze Lateralfäche des Ganglions, mit der sie an mehreren Punkten durch austretende Zellgruppen verbunden ist; ebenso ist die Dorsalfäche des Ganglions durch Zellbrücken mit dem Sinnesorgan verbunden. Der frontalste Theil der Sinnesplatte liegt dorsal von der Ganglionspitze oberhalb der Stelle, wo diese sich zu dem Ophthalmicus profundus verjüngt. Auch hier finde ich zwischen Sinnesorgan und Ganglion noch eine isolirte Verbindung, die zu einem längeren Strang ausgebildet ist, da die Ganglionspitze von dem Ectoderm durch Mesenchym getrennt ist. Taf. 13 Fig. 21 bilde ich diesen Strang ab. Ich finde hier eine Andeutung einer Doppeltheilung des verbindenden Zellstranges in eine laterale Hälfte, die im Ectoderm in einer großen Gruppe differenzirter Zellen endet und am Ganglion auf dessen Lateralfäche aufliegt, und in einen medialen Theil, der proximal am Ganglion in locker gefügte Mantelzellen überzugehen scheint, distal unter dem Ectoderm als einreihiger Zellstrang bis an den Plattenrand zu verfolgen ist. Ich halte es für nicht unwahrscheinlich, dass dieser mediale Strang eine Nervenanlage darstellt, die von dem centrogenen Ganglienleistenmaterial ausgeht und mit dem Sinnesorgan selbst und seiner Innervation nichts zu thun hat. Dafür spricht sein Verlauf bis an den Rand des Sinnesorgans. — Eine Eigentümlichkeit, die in Fig. 21 deutlich erkennbar ist, zeigt bei dem Embryo der Ophthalmicus prof., indem er von mehreren Fasersträngen gebildet wird, die sich erst frontal vor dem Ganglion zu einem Faserstamm zusammenschließen. Am Oculomotorius sind die Neurocyten bis zu dem Hirnboden selbst auf die einzelnen Wurzelstränge vorgedrungen; wir finden aber am Oculomotorius der rechten Seite im Wurzelgebiete außer diesen an

ihren langovalen granulirten Kernen kenntlichen Neurocyten typische Ganglienzellen, deren Provenienz aus dem Taf. 12 Fig. 26 abgebildeten Schnitt hervorgeht: Es handelt sich um den mehrfach von anderen Autoren beschriebenen Vorgang des Austretens centraler Neuroblasten in den Nervenstamm. Auch unterhalb des Wurzelgebietes selbst finde ich im rechten Oculomotorius Kerne (etwa 4-5), die typische Ganglienzellkerne sind (Taf. 12 Fig. 24); in diesem Fall kann ich nicht entscheiden, woher diese Kerne stammen: ob aus dem centralen Kern des Oculomotorius ausgewanderte Neuroblasten so weit distalwärts vorgeschoben sind, oder ob eine Differenzirung von Neurocyten zu Ganglienzellen eingetreten ist. Der abgebildete Schnitt zeigt auch 2 in Theilung befindliche Neurocyten.

Die erste Anlage des distalen Oculomotorius finde ich bei dem 10 mm langen Embryo XXXVIII 113 (Horizontalschnitte). Die von dem Hirn peripherwärts wachsenden Oculomotoriusfasern, die in den früheren Stadien zuerst auf die Dorsalfäche des Ganglions trafen, dann auf dessen Medialfläche rückten, sind jetzt an dieser Fläche vorüber gewachsen und ventrad bis zu dem Obliquusbläschen vorgedrungen. Gleichzeitig mit den Fasern wandern von dem Mantel des Ganglions von seiner Medial- und Ventralfläche aus Neurocyten mit den Fasern distad; so scheint dem distalen Abschnitt des Nerven das »nackte« Stadium zu fehlen. Taf. 12 Fig. 12 gibt schematisch die Lageverhältnisse wieder. Eine Mitose einer Begleitzeile dicht über dem Obliquusbläschen zeigt an, dass das Zellmaterial ebenso wie am proximalen Stamm nicht nur durch neuen Nachschub vom Ganglion her, sondern auch durch Theilung in loco vermehrt wird. Auf Sagittalschnitten durch gleichaltrige Embryonen erkennt man, dass sich der distale Stamm über dem Obliquusbläschen gabelt und diese Muskelanlage caudal und frontal umgreift.

Bei 11 mm langen Embryonen macht sich eine Verdickung der Trigemino-Mesocephalicum-Commissur bemerkbar, ein Process, der die Angliederung des Mesocephalicum-Ganglions an den Trigemino einleitet. Bei dem 11 mm langen Embryo XL 719 (Sagittalschnitte) repräsentiren die beiden Körperseiten zwei verschiedene Stadien dieses Processes. Links ist die Commissur (d. h. der centrale gangliöse Strang ohne den undifferenzirten Mantel) nur halb so stark als der Kern des Ggl. mesocephalicum, während die Commissur der rechten Seite in ihrer Dicke fast den Durchmesser des Ganglionkerns erreicht. Die Commissur gleicht histologisch vollständig dem Ganglion; man kann einen peripheren Neurocytenmantel und

einen centralen gangliösen Kern unterscheiden. Der erstere ist im Verhältnis zum Kern sehr dünn und zeigt nur an einer Stelle dorsal eine stärkere Entwicklung, die wohl dem Ansatzpunkt des aufgelösten primären Trochlearis entspricht. Die Hauptmasse der Commissur wird von langovalen, mit ihrer Längsachse parallel zur Längsrichtung der Commissur gestellten Kernen gebildet, zwischen denen die Nervenfasern verlaufen. Die Kerne liegen so dicht, dass es unmöglich ist, ihre Zugehörigkeit zu den einzelnen Fasern festzustellen. Sie gleichen histologisch vollständig den Kernen des Ganglions und sind wie diese als die Kerne von Ganglienzellen aufzufassen. Die Dickenzunahme der Commissur ist auf 3 Vorgänge zurückzuführen: Vermehrung der Zellen durch Mitose, Differenzierung von peripheren Neurocyten zu Ganglienzellen und caudad gerichtete Verlagerung von Mesocephalicum-Ganglienzellen in die Commissur.

Der distale Oculomotorius ist kaum weiter vorgewachsen, sehr zellreich und unterscheidet sich durch sein lockeres Gefüge von dem proximalen Stamm, an dem im Wurzelbezirk die Begleitzellen mit vielfachen Verästelungen die einzelnen Wurzelfasern umspinnen. Ich werde weiter unten von *Scyllium catulus* Taf. 16 Fig. 13 eine Abbildung von diesen Verhältnissen, die dort deutlicher ausgeprägt sind, geben. Von der Prämandibularhöhle wäre noch zu erwähnen, dass ihr caudaler Theil (ich spreche nur von den lateralen Partien, da das Zwischenstück aufgelöst wird und für die Bildung der Augenmuskulatur nicht in Frage kommt) durch das Ggl. mesocephalicum in seiner Entwicklung gehemmt wird, während sich die frontadventrad gerichtete Ecke der Kopfhöhle zu einer kleinen Tasche, der Anlage des Rectus inferior, ausstülpt. Das Obliquusbläschen ist nur wenig in die Länge gewachsen.

Bei 12 mm langen Embryonen ist zwar in der Regel das Sinnesorgan noch mit dem Ganglion verbunden (der 12 mm lange Embryo XL 963 macht eine Ausnahme, da bei ihm die Verbindung zwischen Sinnesorgan und Ganglion gelöst ist), aber die zahlreichen histolytischen Elemente im Sinnesorgan und zum Theil auch in dem Placodenstrang weisen schon darauf hin, dass das Sinnesorgan der Degeneration verfällt. — Die Dicke des Oculomotorius variirt sehr stark: bei manchen Embryonen ist der Nerv nur ein sehr dünner zellig-faseriger Strang, in dem kaum 2–3 Neurocytenkerne neben einander Platz haben, bei anderen wieder stellt der Nerv ein dickes Bündel von Zellen und Fasern dar. Die Verbindung zwischen



Oculomotorius und Mesocephalicum ist in allen Fällen noch sehr innig: der Nerv liegt dicht an die Medianfläche des Ganglions angeschmiegt und ist mit ihr durch Neurocytenpolster verkittet, die den Winkel, den die Dorsal- und Ventralfläche des Ganglions mit dem Nerven bildet, polsterförmig vollständig ausfüllen. Da diese Zellpolster auch Mitosen enthalten, so erhält man den Eindruck, dass von hier aus ununterbrochen neues Neurocytenmaterial an den proximalen und distalen Oculomotorius abgegeben wird. Ich gebe ein schematisches Bild dieser Verhältnisse von dem 12 mm langen Embryo XL 7 (Horizontalschnitte) in Taf. 12 Fig. 23. Das Bild ist aus mehreren Schnitten combinirt, da die Schnittrichtung nicht genau mit der Verlaufsrichtung des Oculomotorius zusammenfällt. In der Figur sind auch die ersten für den Rectus superior und R. internus bestimmten Fasern angegeben. Eine differenzirte Anlage dieser Muskeln existirt noch nicht; die Prämandibularhöhle bildet in ihrem dorso-lateralen Theil nur eine kleine taschenförmige Vorwölbung. Die Anlage der Nervenäste wird durch einige Fasern repräsentirt, die vom proximalen Stamm des Oculomotorius mediad über die dorso-laterale Kante der Prämandibularhöhle greifen. — Das Sinnesorgan ist zu einer kleinen Platte von hohem Cylinderepithel reducirt, die neben Mitosen Histolysen enthält und mit dem Mantel des Ganglions nur durch eine schmale Zellbrücke (auf 3 Schnitten erkennbar) verbunden ist. Auf dem einen Schnitt ist auch eine feine Nervenfasern (Taf. 13 Fig. 17) erkennbar; eine Verbindung dieser Faser mit dem Kern des Ganglions kann ich nicht feststellen. Ventral ist die Sinnesplatte deutlich gegen das niedrige undifferenzirte Ectoderm abgesetzt, dorsal weniger deutlich, da hier die Linie des Ophthalmicus superior sehr nahe verläuft. — Die Spitze des Obliquusbläschens ist vollständig von Zellen umhüllt, die aus der epithelialen Muskelanlage auswandern und, wie schon oben erwähnt wurde, auch die Lateralfäche der Prämandibularhöhle außen überlagern (Taf. 14 Fig. 2). Bemerkenswerth ist an dem frontal die Obliquusanlage umgreifenden Ast des Oculomotorius ein Seitenzweig, der laterad durch das Mesenchym auf den Bulbus zu verläuft und als sensibler Nerv angesehen werden muss, da irgend welche Muskeln in dieser Region nicht angelegt werden.

Der Embryo XLI 494 (11 mm lang, Horizontalschnitte) zeigt auf seiner linken Seite das Mesocephalicum noch mit dem degenerirenden Sinnesorgan durch eine Zellbrücke in Verbindung, während rechts die Verbindung unterbrochen, ein Rest der Zellbrücke aber in Ge-

stalt eines spitz ausgezogenen, dem Ganglion dorsal-lateral auf-sitzenden Zellkegels noch erhalten ist; auch scheinen (ich kann es nicht sicher feststellen) Fasern in diesem Zellkegel entwickelt zu sein. Die Beziehungen zwischen Mesocephalicum und Oculomotorius sind die gleichen wie die Taf. 12 Fig. 23 abgebildeten. Am proximalen Oculomotorius liegen im Wurzelbezirk links etwa 12, rechts 8 Zellen, die durch ihre blassen rundlichen Kerne als Ganglienzellen charakterisirt sind. Auf der linken Seite liegen sie in 2 Gruppen angeordnet, von denen die eine dicht unter dem Hirnboden, die andere etwas distal davon medial am Nerven liegt; dieser letzteren Gruppe, die mediad spitz ausgezogen ist, gegenüber liegt am rechten Oculomotorius ebenfalls medial eine Ganglienzelle (Taf. 12 Fig. 28), die zwei Fortsätze in das Mesenchym entsendet, demnach multipolar ist. Ob alle diese Ganglienzellen dem multipolaren Typus angehören, lasse ich dahingestellt. Die anderen Ganglienzellen der rechten Seite liegen zerstreut zwischen den Neurocyten.

Bei Embryonen von 13 mm Länge wird die Loslösung des Mesocephalicum vom Ectoderm fast zur Regel. Der Zellrest der Verbindung zwischen Ganglion und Sinnesorgan gestaltet sich häufig, trotzdem die Verbindung mit dem Endorgan gelöst ist, zu einem typischen Nerven aus.

Als Beispiel will ich den Embryo XL 78 erwähnen, bei dem auf der linken Seite aus einem Kegel von Mantelzellen der dorsolateralen Fläche des Ggl. mesocephalicum ein feiner Nerv auf das Sinnesorgan verläuft, das ähnlich wie die Taf. 13 Fig. 17 abgebildete Sinnesknospe gestaltet ist. Sonst zeigen Embryonen von der genannten Länge keine auffälligen Veränderungen. Die Verkürzung der Trigemino-Mesocephalicum-Commissur ist kaum merklich fortgeschritten, und die Beziehungen zwischen Mesocephalicum und Oculomotorius sind dieselben geblieben. — Die Obliquusanlage wächst nun zu einem frontad-laterad gekrümmten Schlauch mit epithelialer Wandung aus, der ganz von dem Mantel unregelmäßig geschichteter, aus der Schlauchspitze stammender Zellen eingehüllt ist; die Dicke des Mantels nimmt von der Schlauchspitze proximad continuirlich ab. Zu dem Auge hat die Obliquusanlage noch keine Beziehungen, ihr distales Ende liegt vielmehr im Anfangstheil des Mandibularbogens und ist vom Bulbus durch die zwischen Vorderkopf und Mandibularbogen tief einspringende Ectodermfalte getrennt. Das Lumen des Schlauches zeigt an dessen Spitze eine schwache Andeutung einer Gabelung in einen dorsalen und ventralen Ast; wenn

auch diese Theilung, die ich Taf. 12 Fig. 18 wiedergebe, nur schwach ist und auch bald verschwindet, so bleibt sie immerhin bemerkenswerth im Hinblick auf die Innervation des Muskels durch 2 Oculomotoriusäste.

Den durchschnittlichen Entwicklungszustand von 14 mm langen Embryonen gebe ich schematisch in Taf. 12 Fig. 10, 22 wieder. Fig. 10 ist eine Projection mehrerer Sagittalschnitte des Embryo XL 659. Vergleicht man die Figur mit Taf. 12 Fig. 7, so fällt sofort die starke Annäherung des Ggl. mesocephalicum an das Trigeminalganglion auf, die durch 3 verschiedene Entwicklungsbedingungen zu erklären ist: Dickenzunahme des Trigeminalganglions, Vergrößerung des Ggl. mesocephalicum, die wesentlich in dessen Längsrichtung erfolgt, und außerdem eine active Wanderung von Mesocephalicumzellen in die Commissur hinein. Mit dem Oculomotorius ist das Ggl. mesocephalicum durch Neurocyten fest verbunden, die sich von dem nur in diesem Bezirk noch kräftig entwickelten Mantel des Ganglions aus dorsad, mediad und ventrad an den Nervenstamm anlegen. In dieser Beziehung zeigt der Embryo XLI 106 (Schräg-Querschnitte, Taf. 12 Fig. 22) einen Entwicklungsfortschritt insofern, als die Verbindung zwischen Ganglion und Nerv dorsal aufgelöst erscheint, während sie ventral nicht nur stärker entwickelt ist, sondern auch Fasern enthält, die vermuthlich aus dem ventralen Theil des Ganglionkörpers stammen. Bei beiden Embryonen finde ich lateral an der Ventralfläche des Ganglions die Anlage eines kurzen Bulbarnerven, der frontad-laterad auf den Bulbus gerichtet ist. An seiner Ursprungstelle liegen die Mantelzellen zu einer kleinen kegelförmigen Anschwellung angehäuft, und aus dieser Anschwellung heraus tritt das Fäserchen des Nerven; eine Verbindung mit den Ganglienzellen des Ganglienkörpers kann ich nicht feststellen. Ich halte es auch nicht für ausgeschlossen, dass diese kegelförmige Zellanschwellung schon Ganglienzellen enthält, die sich nur durch ihre dunkle Kernfärbung zu wenig von den indifferenten Mantelzellen unterscheiden, um als Ganglienzellen kenntlich zu sein; wir werden später sehen, dass die Zellen des Ciliarganglions, dessen erste Anlage wir in diesem Zellkegel vor uns haben, sich durch ihre dunkle Färbung vor den Ganglienzellen des Mesocephalicums auszeichnen. An der Prämandibularhöhle, deren Seitenansicht ich in der Projection Taf. 12 Fig. 10 wiedergegeben habe, sind folgende Veränderungen bemerkenswerth: Der *Obliquus inferior* verliert dadurch sein Lumen, dass die epithelialen Innenzellen ihren Verband aufgeben und sich

in die Längsrichtung der Muskelanlage unter gleichzeitiger Längsstreckung einstellen. Der lange Muskel krümmt sich in einem frontal offenen Bogen frontad und beginnt sich zwischen das Auge und das Ectoderm einzuschieben. Er verläuft infolge dessen fast rechtwinkelig zu seiner ursprünglichen Wachstumsrichtung parallel zur Ventralfläche der frontad-laterad gerichteten Tasche des Rectus inferior. Der dorsale Theil der Prämandibularhöhle wölbt sich stärker laterad vor, besonders stark die caudal-dorsale Ecke, die sich zu einer weit vorspringenden Tasche, der Anlage des Rectus superior, ausgestaltet. Ich finde in den Schräg-Querschnitten ähnlich wie bei der Obliquusanlage auch bei dem Rectus superior außen auf der epithelialen Schicht der Prämandibularhöhlenwandung eine dünne Schicht von Zellen, die auf der Lateralfläche und an der Taschen spitze einen Belag bilden, kann aber nicht angeben, woher diese Zellen stammen. Die Lage des Oculomotorius zu der Rectus superior-Anlage ist durch das laterad gerichtete Vorwachsen des Muskels vollständig verschoben. Während er in früheren Stadien (vergl. Taf. 12 Fig. 23) lateral über die Kante der Prämandibularhöhle bog und die für den Rectus sup. bestimmten Fasern mediad abgab, hat sich jetzt die Muskelanlage laterad am Nerven vorbeigeschoben, und infolge dessen verlaufen jetzt die (im Übrigen sehr locker gefügten) Nervenfasern laterad. In Taf. 14 Fig. 3 gebe ich dieses Verhalten der Muskelanlage und ihres Nervenastes wieder. In Taf. 12 Fig. 10 habe ich die senkrecht zur Schnittrichtung verlaufenden Fäserchen nicht wiedergegeben, da ich sie in dem Embryo, von dem ich die Reconstruction gemacht habe, nicht habe auffinden können. Die Vertheilung der übrigen Oculomotoriusäste ist bei dem vorliegenden Embryo die folgende. Medial vom Ganglion zweigt sich von dem Oculomotorius ein kurzer Ast ab (in Taf. 12 Fig. 10 gestrichelt angegeben), der frontale Richtung einschlägt, dessen Endgebiet ich aber nicht näher präcisiren kann; vermuthlich verläuft er an der Lateralfläche der Kopfhöhle im Mesenchym. Distal vom Ganglion biegt frontad um den Obliquus inf. ein Oculomotoriusast, der sich mediad an die Ventralfläche der taschenförmigen Anlage des Rectus inferior begibt. Etwas weiter distal von der Abgabe dieses Rectusastes gabelt sich der Oculomotorius in die beiden Obliquusäste, von denen der caudal dem Muskel anliegende bedeutend kräftiger ist als der zweite, der lateral auf die Frontalfläche des Muskels herumgreift. — Das Sinnesorgan ist nur noch durch eine schwache Ectodermverdickung kenntlich, eine typische Sinnesorganstructur ist aber nicht

mehr ausgeprägt. Bei den beiden letztgenannten Embryonen ist die Verbindung zwischen Ganglion und Sinnesorgan aufgelöst, bei dem ersten restlos; bei dem zweiten ist nur am Ganglion ein kurzer stummelförmiger Zellstab erhalten. Beiden Embryonen fehlen Ganglienzellen im Wurzelgebiet, bei anderen 14 mm langen Embryonen fehlen sie nur auf einer Seite (z. B. bei Embryo XL 980 auf der linken Seite, während auf der rechten median am Nerven zusammengeballt etwa 10 Zellen liegen), wieder bei anderen (z. B. Embryo XL 21) sind sie an beiden Oculomotorii vorhanden.

Der Schilderung des Entwicklungszustandes von 15 mm langen Embryonen lege ich den in Sagittalschnitte zerlegten Embryo XXXIX 668 zu Grunde (Taf. 12 Fig. 8). Das Ggl. mesocephalicum erscheint als kuppenförmiger frontaler Aufsatz des Ganglion Trigemini, da eine äußerlich sichtbare Commissur zwischen beiden Ganglien nicht mehr existirt. Die Annäherung der beiden Ganglien an einander ist, wie schon oben ausgeführt wurde, durch Vergrößerung der Ganglien und caudad gerichtete Verlagerung der Mesocephalicumzellen bedingt. Hierzu kommt jetzt noch ein mechanisches Moment: der Winkel, den die Längsachse des Ggl. mesocephalicum mit der des Trigeminus macht, wird durch die ventrad-caudad gerichtete Drehung des Vorderkopfes constant verkleinert. Da beide Ganglien gleichzeitig immer mehr an Volumen zunehmen, so berühren sie sich schließlich, und der vordere Theil des Ggl. Mesocephalicum erscheint äußerlich nur noch als Ansatz des Trigeminus. Auf Schnitten ist dagegen die Abgrenzung beider Gangliencomplexe weit caudad zu verfolgen. Frontad verjüngt sich das mesocephalicum ventral von dem weit laterad vorspringenden Rectus sup. ziemlich unvermittelt zu dem Ophthalmicus profundus, der jetzt ein dickes, im Centrum kernloses, peripher von einem Neurocytenmantel umhülltes Faserbündel darstellt. Die in früheren Stadien in dem Ophthalmicus enthaltenen Ganglienzellen sind demnach sämmtlich in das Ggl. mesocephalicum einbezogen worden. — Von der Dorsalfläche des Ganglions geht von der Stelle aus, die etwa dem ursprünglichen Ansatzpunkt des Placodenstranges entspricht, ein Nerv ab, der der Ventralfläche des Obliquus sup. dicht anliegt, den Muskel dann auf seiner Außenseite kreuzt und sich im Mesenchym unter dem Ectoderm verliert, ohne nähere Beziehungen mit diesem einzugehen. Da Abgangstelle und Verlaufsrichtung wenigstens im proximalen Theil des Nerven mit der ursprünglichen Lage des Placodenstranges zusammenfallen, so ist wohl die Annahme gerechtfertigt, dass dieser Nerv den diffe-



renzirten Placodenstrang darstellt. Der weit nach vorn gerichtete Verlauf des distalen Theiles könnte stutzig machen; wir werden aber später bei *Mustelus* sehen, dass die Reste des Sinnesorgans ebenfalls weit frontad verschoben werden. — Die Verbindung zwischen Oculomotorius und Ganglion ist sehr fest insofern, als der Nerv durch Neurocyten fest mit dem Ganglion verkittet ist. Besonders zahlreich liegen diese Zellen in dem Winkel zwischen der Ventralfläche des Mesocephalicums und dem distalen Oculomotorius; hier finde ich auch auf der rechten Embryoseite Nervenfasern, die aus der caudal-ventralen Partie des Ganglions stammen. Aus dem gleichen Zellcomplex stammen Fasern, die als feines Nervenstämmchen aus dem ventralen Neurocytenpolster wie bei dem oben auf p 295 beschriebenen Embryo (vergl. Taf. 12 Fig. 22) ventrad-laterad im Mesenchym verlaufen. Der distale Oculomotorius ist unterhalb des Ganglions sehr zellreich; hier hat sich auf der Caudal-Lateralfläche des Nerven ein langgestrecktes Neurocytenpolster gebildet, dessen Zellen zum Theil in Mitose sind. Die Zellkerne liegen dicht neben einander, so dass von dem Zellplasma kaum etwas erkennbar ist, und sind dunkel gefärbt; von den Kernen der in den Nerven eingeschalteten Neurocyten unterscheiden sie sich nur durch rundliche Form. Am proximalen Oculomotorius sind die Neurocyten nicht mehr durch die ganze Dicke des Nerven vertheilt, sie liegen vielmehr in der Peripherie des Stammes, so dass um eine centrale Fasermasse ein dichter Kern- resp. Zellmantel liegt. Im Wurzelgebiet finde ich am linken Oculomotorius eine Ganglienzelle, am rechten ein kleines Klümpchen von Ganglienzellen.

Bei dem 16 mm langen Embryo XXXIX 678 (Sagittalschnitte) liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei dem vorhergehend beschriebenen; nur finde ich die Anlage von 3 Bulbarnerven, von denen der frontalste von der Ventralfläche des Ophthalmicus prof. aus abgeht; aber auch bei diesem (der im Übrigen Histolysen enthält und vielleicht nur als vorübergehende Bildung anzusprechen ist) ist ein Zusammenhang mit dem Zellmaterial zu constatiren, welches die beiden anderen Nerven und die Verbindung zwischen Mesocephalicum und Oculomotorius liefert. Ein anderer Entwicklungsfortschritt an der Prämandibularhöhle besteht darin, dass sich die gesammte dorsal-laterale Partie der Kopfhöhle laterad vorschiebt und so eine in caudal-frontaler Richtung breite, in dorso-lateraler Richtung flache Tasche, die Anlage des Rectus internus bildet (Taf. 12 Fig. 9); die zum Muskel gehörigen Fasern biegen vom Oculomotorius an der

Stelle ab, wo er um den Rectus superior biegt. Die Anlage dieses letzteren Muskels ist nicht mehr auf den laterad vorspringenden Kopfhöhlenzipfel beschränkt; sie setzt sich vielmehr als Muskelstreifen an der Caudalfläche der Kopfhöhle fort. Ob der Taf. 12 Fig. 9 wiedergegebene kurze, an die Ventralfläche des Rect. sup. gehende Oculomotoriusast dem mehrfach erwähnten, Taf. 12 Fig. 8, 10 abgebildeten Ast entspricht, kann ich nicht entscheiden. — Am proximalen linken Oculomotorius liegt an den frontalsten Wurzelsträngen eine kleine gangliöse Zellgruppe.

Bei Embryonen von 17 mm Länge beginnt die Prämandibularhöhle ihren Charakter als Kopfhöhle zu verlieren. Durch Wucherungen der Wandungen wird ihr Lumen von Mesenchymzellen und Muskelzellen angefüllt; die Augenmuskeln treten so allmählich als selbständige Muskeln auf, und zwar repräsentirt, um kurz die ursprünglichen Beziehungen der einzelnen Muskeln zur Prämandibularhöhle zu recapituliren, der dorsal-caudale weit laterad vorspringende Zipfel und in dessen Verlängerung ein Streifen der Caudalfläche der Kopfhöhle den Rectus superior, die breite dorsale laterad über den Ophthalmicus prof. greifende Partie der Kopfhöhle plus einem Theil der Dorsalfläche den Rectus internus, die frontal-ventrale Tasche den Rectus inferior. Der Obliquus inferior löst seine Verbindung mit seiner Ursprungstelle und schiebt sich weiter frontad, ventral vom Augenstiel vorüber. — Die den distalen Oculomotorius betreffenden Veränderungen bestehen theils in topographischen Lageveränderungen, die durch die Ausgestaltung der zugehörigen Musculatur bedingt und hier vernachlässigt werden sollen, theils in der Umgestaltung seiner Beziehungen zum Ggl. mesocephalicum. Leider wird das Zellgewirr um den Bulbus zunächst sehr dicht, da Sclera-Mesenchym und die mesenchymatösen und muskulösen Prämandibularhöhlen-Derivate eine compacte Schale um das Auge bilden, so dass nur gröbere Nerven in dem Gewirr erkennbar sind. Die Beziehungen zwischen der Medianseite des Mesocephalicums und dem Oculomotorius werden dadurch gelockert, dass Mesenchymzellen und Blutgefäße zwischen Ganglion und Nerv dringen.

Bei dem 16–17 mm langen, in Schräg-Querschnitte zerlegten Embryo XLI 129 (Taf. 12 Fig. 13) ist z. B. die Verbindung zwischen Medianseite des Ganglions und dem Oculomotorius auf eine schmale Zellbrücke reducirt, die von der frontalen Spitze des Ganglions aus schräg ventrad in das dem Nerven lateral anliegende Zellpolster übergeht; zwischen den Zellen scheinen auch Fasern zu liegen.

Die Verbindung zwischen der Ventralfläche des Ggl. mesocephalicum und dem distalen Oculomotorius wird durch einen faserhaltigen Zellstrang vermittelt, der zunächst parallel zum Nerven ventrad verläuft, dann gangliösen Habitus annimmt und wie die obere mediane Verbindung mit dem Zellpolster am Nerven verschmilzt. In Taf. 12 Fig. 13 ist die Grenze zwischen dem in den Ophthalmicus prof. eingeschalteten Ganglion und der Zellpartie, aus der die Verbindungsstränge zum Oculomotorius ziehen, etwas schärfer angegeben, als sie im Präparat ist. Ich finde zwischen den Zellen der ventralen Ansammlung typische Ganglienzellen vom Habitus der Mesocephalicumzellen und kann auch mit Sicherheit erkennen, dass Fasern von ihnen in den ventralen Zellstrang treten. Es handelt sich hier offenbar um Zellen, die aus dem Zellverbände des Ggl. mesocephalicum austreten. Die Bulbarnerven gehen, wie Taf. 12 Fig. 13 zeigt, theils von dem ventral am Ganglion liegenden Zellpolster, theils von dem ventralen Verbindungstrang aus laterad. Das Zellpolster am distalen Oculomotorius erstreckt sich bis zur Abzweigung des für den Rectus inf. bestimmten Nervenastes. Vermuthlich enthält das Zellpolster schon Ganglienzellen, die aber im Gegensatz zu den Mesocephalicum-Ganglienzellen, die große blasse Kerne enthalten, kleine dunkle Kerne zeigen.

War bei diesem Embryo noch eine Verbindung zwischen Medialfläche des Mesocephalicums und Oculomotorius erhalten, so zeigt der ebenfalls 17 mm lange Embryo XLI 178 (Schräg-Quer-Schnitte) insofern einen Entwicklungsfortschritt, als diese Verbindung aufgelöst und nur die ventrale erhalten geblieben ist. Beiden Embryonen fehlen im Wurzelgebiet Ganglienzellen, während ein gleich langer Embryo XL 735 an einem Oculomotorius an der Stelle ein Knötchen von 5–6 Ganglienzellen zeigt, wo sich die einzelnen Wurzelstränge zum gemeinsamen Stamm vereinigen.

In den späteren Stadien nehmen die Zellgruppen am distalen Oculomotorius im Verhältnis zur Dickenentwicklung des Nerven nur unwesentlich zu, differenzieren sich aber zu kleinen Ganglien, von denen eins regelmäßig an der Abzweigung des Rect. inf.-Astes zu finden ist, ein zweites an der Gabelung des Obliquusastes liegt. Ich werde bei der Beschreibung von *Mustelus* und *Scyllium*, bei denen diese Ganglien kräftiger entwickelt sind, näher auf ihre Entwicklung eingehen und mich bei *Torpedo* nur darauf beschränken, ihr Vorhandensein festzustellen. Dass sie auch bei *Torpedo oc.* typische Ganglien darstellen, beweisen Nervenäste, die aus ihnen

hervorgehen und sich an den Wandungen der benachbarten Gefäße vertheilen. In Taf. 13 Fig. 24 gebe ich von der rechten Seite des 21 mm langen Embryo XLI 274 (Schräg-Querschnitte) schematisch das Ganglion wieder, das an der Abgangsstelle des Rect. inf.-Astes dem Oculomotorius anliegt und einen Gefäßnerven mediad entsendet. Das zweite distale Ganglion ist bei dem Embryo erst durch einige Zellen angedeutet. — Der Oculomotorius kreuzt jetzt die frontale Spitze des Ggl. mesocephalicum an dem Punkt, wo dieses in den Ophthalmicus prof. übergeht, ein Zeichen dafür, dass die caudale Verschiebung des Ganglions weiter fortgeschritten ist. Ophthalmicus und Oculomotorius sind am Kreuzungspunkt durch Mesenchym getrennt. Die Verbindung zwischen Ggl. mesocephalicum und distalem Oculomotorius hat folgende Ausgestaltung erreicht. Aus dem caudalen Theil des Ganglions löst sich ventral ein dünner Faserstrang und verläuft distinct an der Ventralfläche des Ganglions (Taf. 12 Fig. 14–16) frontad bis zur Ganglionspitze, wo er sich stark verbreitert und zu einem auf die Lateralfäche des Ganglions übergreifenden Polster von Fasern und Ganglienzellen anschwillt (Taf. 12 Fig. 11); aus diesem Polster tritt auf der linken Embryoseite ein kräftiger Bulbarnerv parallel zum Rectus externus, zwischen diesem Muskel und dem Bulbus, an den letzteren, auf der rechten Seite außer diesem Nerven noch ein zweiter Nerv laterad-dorsad. Am Anfang des Ophthalmicus verschmälert sich das Polster zu einem Faserstamm, in dem histolytische Kerne enthalten sind, und der rechtwinkelig ventrad an den distalen Oculomotorius abbiegt (Taf. 12 Fig. 16). In dieser Ausgestaltung der ursprünglich rein zelligen Verbindung zwischen Ventralfläche des Mesocephalicums und dem distalen Oculomotorius sind die einzelnen Componenten des Ciliarnervensystems schon deutlich erkennbar: der ventral am Ggl. mesocephalicum verlaufende Faserstamm repräsentirt die Radix longa des Ciliarganglions, das als Zell- und Fasermasse dem frontalen Theil des Ggl. mesocephalicum ventral-lateral angeschmiegt liegt und laterad die Bulbarnerven entsendet; frontad-ventrad geht dann die Masse des Ciliarganglions in die Radix brevis über, die ihrerseits ihre Fasern an den distalen Oculomotorius abgibt, wo sie wahrscheinlich mit den distalen Ganglien in Beziehung treten. Aus dem Ggl. mesocephalicum treten ebenfalls Nerven an den Bulbus, auf der linken Embryoseite 2, rechts 1. Zu erwähnen wäre noch, dass sich die Ophthalmicusfasern excentrisch lateral in der Spitze des Mesocephalicums sammeln, so dass ein Schnitt durch diese Re-

gion, in der auch die Ciliarganglionmasse getroffen wird, eine Dreitheilung des gesammten Complexes zeigt (Taf. 12 Fig. 15): lateral die Ophthalmicusfasern, medial die Mesocephalicum-Ganglienzellen und ventral-lateral die Fasern und Zellen der Anlage des Ciliarganglions.

Zur Ausbildung eines typischen freien Ciliarganglions kommt es bei 23–24 mm langen Embryonen; als Demonstrationsbeispiel wähle ich den Embryo XLI 333, der in Sagittalschnitte zerlegt ist. Diese Schnittrichtung ist bei *Torpedo* insofern ungünstig, als in Folge der flächenhaften Verbreiterung des Thieres die Längsachse des Ggl. mesocephalicum nicht mehr mit der Verlaufsrichtung des Ophthalmicus prof. zusammenfällt; das Ganglion sitzt vielmehr schräg laterad gerichtet der Frontalfläche des Trigeminus auf, so dass auf Sagittalschnitten eine Grenze zwischen beiden nicht festzustellen ist. Der Ophthalmicus prof. wieder biegt in kurzem Bogen in die Sagittalebene ab. In Taf. 12 Fig. 11, die von diesem Embryo ein Bild des Ciliarganglions und seiner Beziehungen zum Ophthalmicus und Oculomotorius wiedergibt, kommt diese Biegung des Ophthalmicus nicht zum Ausdruck. Das Ciliarganglion ist ein länglicher Complex von Ganglienzellen, die in der Peripherie des Ganglions angeordnet sind, während das Innere von einer Fasermasse eingenommen wird. Über die Form der Ganglienzellen (bipolar oder multipolar) kann ich nichts aussagen; die Zellkerne sind kleiner und dunkler gefärbt als die Kerne der Mesocephalicum-Ganglienzellen und stimmen in diesen Punkten vollständig mit den Kernen der distalen Ganglienzellen überein. Das längliche Ciliarganglion liegt lateral-ventral vom Ophthalmicus, mit seiner Längsachse annähernd parallel zum Oculomotorius eingestellt. Die Radix longa des Ganglions schmiegte sich der Ventralfläche des Ophthalmicus dicht an, ist aber als distinctes Faserbündel bis in die Spitze des Ggl. mesocephalicum zu verfolgen, die in Folge des weiter fortgeschrittenen caudad gerichteten Rückzuges caudal von der Ebene liegt, in der der Ophthalmicus den Oculomotorius kreuzt. Die Radix brevis tritt aus der ventralen Spitze der Ciliarganglions aus und verschmilzt mit dem distalen Oculomotorius, an dem die distalen Ganglien nur sehr schwach ausgebildet sind. Die Bulbarnerven treten theils aus der Radix longa (1 Nerv), theils aus dem Ciliarganglion (3 Nerven) und aus der Radix brevis (1 Nerv) aus. Die Fasern des von der R. longa kommenden Nerven haben keine directen Beziehungen zum Ciliarganglion, während Nerven dieses Ganglions und der Radix brevis ent-



weder von den Zellen des Ganglions selbst stammen oder wenigstens das Ganglion passiren; ob nur der 1. Fall vorliegt oder auch der 2., kann ich nicht feststellen. — Von dem Oculomotorius wäre noch zu bemerken, dass der Nerv in sein letztes Entwicklungsstadium getreten ist. Aus dem peripheren Neurocytenmantel lösen sich einzelne Neurocyten los und wandern wieder zwischen die Fasern des Stammes, die im vorhergehenden Stadium vollständig kernfrei waren; offenbar beginnt jetzt der Process der Scheidenbildung. Im Wurzelgebiet liegen nur an dem linken Oculomotorius einige Ganglienzellen ohne geschlossene Gruppierung.

Zum Schluss will ich noch den 25 mm langen Embryo XXXIX 408 (Horizontalschnitte) erwähnen, der dadurch besonderes Interesse beansprucht, dass außer der Radix brevis zwischen Oculomotorius und Ggl. ciliare eine 2. zellig-faserige Verbindung besteht, die in der Ebene liegt, in der der Ophthalmicus profundus den Oculomotorius kreuzt; in Taf. 12 Fig. 17 ist diese Verbindung wiedergegeben. Dieser Strang ist als Rest der ursprünglich ausgedehnten Zellverbindung zwischen der Medianfläche des Mesocephalicums und dem Oculomotorius anzusehen.

### **Torpedo marmorata.**

Bei *Torpedo marmorata* verläuft die Differenzirung des Ggl. mesocephalicum aus der Ganglienleiste heraus, die Entwicklung seiner Verbindung mit dem Trigemini und dem Ectoderm und die Entwicklung des Oculomotorius und seiner Verbindungen mit dem Ggl. mesocephalicum in annähernd identischer Weise wie bei *Torpedo ocellata*, so dass ich mich darauf beschränken kann, die wichtigsten bei *Torp. oc.* gefundenen Thatsachen durch Belege von *Torp. marm.* zu stützen und bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten einzelner Embryonen zu beschreiben.

Als erste Anlage des Ggl. mesocephalicum erscheint in der Vorderkopfganglienleistenplatte, die in ihrer Gruppierung und Structur der von *Torp. oc.* vollständig gleicht, wie bei diesem Selachier schräg dorsal über dem frontalen Theil der Mandibularhöhle eine Zusammenballung von Ganglienleistenzellen, die gleichzeitig die bekannte Differenzirung zu Neuroblasten erleiden. Das Zellhäufchen hat bei dem 5 $\frac{1}{2}$  mm langen Embryo XXI 568 (Sagittalschnitte) ziemlich abgerundete Form und liegt dicht unter der flachen Ectodermeinsenkung ohne gangliösen oder faserigen Zusammenhang mit dem Trigemini-bezirk, von dem es durch eine undifferenzirte Ganglienleiste getrennt ist.

Die Taf. 12 Fig. 3, die ich von *Torp. oc.* gegeben habe, passt, abgesehen von geringen, unwesentlichen Abweichungen, auch für *Torp. marm.* Die Art der Beziehung zwischen Ganglionanlage und Ectodermeinsenkung, in der sich wie bei *Torp. oc.* dorsal und lateral von der Ganglionanlage eine umschriebene Erhöhung der Ectodermzellen zeigt, ist die gleiche bei beiden Species; ich finde wenigstens bei *Torp. marm.* ganz ähnliche Bilder, wie ich sie Taf. 13 Fig. 10–11 von *Torp. oc.* abgebildet habe. Auch die weitere Entwicklung des Sinnesorgans verläuft, um das hier vorauszunehmen, identisch mit den oben geschilderten Verhältnissen bei *Torp. oc.*; auch treten auf der Außenfläche des Sinnesorgans in einzelnen Fällen Deckzellen auf. — Die Mesocephalicum-Anlage wird mit zunehmender Größe spindelförmig, stellt sich mit der Spindellängsachse parallel zur Trigeminus-Mesocephalicum-Commissur, die sich in Folge der Aufblähung der Mandibularhöhle dorsal von dieser zu einem locker gefügten, dicken Strang anordnet. In frontaler Richtung gliedert sich von der Ganglienleistenpartie, welche das Material für das Mesocephalicum und den Ophthalmicus profundus liefert, das peribulbare Mesectoderm ab. Die Verbindung zwischen Mesocephalicum-Anlage und dem Ectodermorgan wird durch eine dichtgefügte Zellbrücke vermittelt, die bei dem Embryo XXXIII 264 (9 mm lang, Sagittalschnitte) auf der linken Seite in 2 hintereinander liegende Zellstränge getheilt ist. Leider fehlen mir günstig geschnittene Embryonen von 6–8 mm Länge, so dass ich über die Ausbildung des Ectodermorgans in diesen Stadien nichts Näheres mitteilen kann; aus demselben Grunde habe ich die erste Entwicklung des Oculomotorius nicht feststellen können. Der caudale Anschluss der Mesocephalicum-Anlage an den Trigeminus erfolgt zunächst in gleicher Weise, wie ich es von *Torp. oc.* beschrieben und in den Fig. 4 und 29 auf Taf. 12 abgebildet habe: die caudale gangliöse, strangförmige Verlängerung des Kerns des Ggl. mesocephalicum biegt ventrad in den Mandibularbogen ab und tritt hier mit dem Trigeminusganglion und zwar mit der maxillaren Partie in Verbindung; diese Verhältnisse finde ich sehr deutlich auf der rechten Seite des Embryo XXXIII 234, 9 mm lang, Sagittalschnitte, verwirklicht. Der Oculomotorius ist vom Mittelhirn bis zum Ganglion vorgedrungen und schon mit Neurocyten besetzt, die vom Ganglion aus nach dem Hirnboden zu kontinuierlich an Zahl abnehmen und so ein Bild einer Zellvertheilung geben, das auf die gleiche Entstehung wie bei *Torp. oc.* schließen lässt, dass nämlich die Neurocyten, die sich in diesen jungen Stadien am

Oculomotorius finden, vom Ggl. mesocephalicum stammen und von dort aus an den Ausläufern der centralen Neuroblasten entlang bis zum Hirnboden gewandert sind. Auch das von *Torp. oc.* p. 280 beschriebene und Taf. 12 Fig. 5 abgebildete nächste Stadium der Wurzelbildung des Ggl. mesocephalicum finde ich bei *Torp. marm.* wieder und zwar bei dem 9 mm langen Embryo XXI 653 (Sagittalschnitte): ein ventraler Ganglionstrang biegt ventrad in den Mandibularbogen ab und geht in eine Gruppe von Ganglienzellen des Trigemini über, während ein dorsalerer Strang in dem Wurzeltheil des Trigemini sich verliert. Bei dem gleichen Embryo zeigt sich weiter am Anfangstheil des Ophthalmicus eine Erscheinung, die ich ebenfalls von *Torp. oc.* erwähnt (p. 280) und in Taf. 12 Fig. 5 angedeutet habe: im Zusammenhang mit der Ventralfläche des Ophthalmicus steht eine zipfelförmige Zellanhäufung, die ventrad seitlich von der Prämandibularhöhle in das peribulbäre Mesectoderm ragt und wohl wie die entsprechenden Zellen bei *Torp. oc.* als rudimentäre Nervenanlage aufzufassen ist. Bei dem 10 mm langen Embryo XXI 650 (Sagittalschnitte) finde ich das Ggl. mesocephalicum auf beiden Embryoseiten in 2 übereinander liegende spindelförmige Ganglionkörper getheilt, die von einem gemeinsamen Mantel undifferenzirter Zellen umhüllt sind. Die beiden Ganglionkörper gehen frontad wie caudad in getrennte Stränge über, die aber ebenfalls in gemeinsamer undifferenzirter Zellhülle liegen. Die faserigen Ophthalmici vereinigen sich schnell zu einem einheitlichen Ophthalmicus, während von den caudalen Strängen der ventrale ventrad in den Maxillartheil des Trigemini, der dorsale in den Wurzeltheil umbiegt. Dass auch bei dem Ectodermorgan Verdoppelungen vorkommen, zeigt der 9 mm lange Embryo XXI 656 (Horizontalschnitte), bei dem auf der rechten Seite in der verdickten Ectodermplatte deutlich 2 dicht übereinander liegende Grubenorgane erkennbar sind; die Verbindung mit dem Ganglion ist ungetheilt. Dies Lageverhältnis von Oculomotorius zum Mesocephalicum ist das gleiche wie bei *Torp. oc.*: von der Dorsalfläche des Ganglions rückt das Oculomotoriusstämmchen auf die Medianfläche, von der aus ebenfalls Neurocyten an den Stamm wandern. Eine Parallele zu dem p. 284 von *Torp. oc.* beschriebenen und Taf. 13 Fig. 1 abgebildeten Fall, bei dem sich Zellen vom Ganglionmantel aus unabhängig von den Fasern des Oculomotorius zu centrader Wanderung anschicken, finde ich auf der linken Seite des Embryo XXI 661 (10 mm lang, horizontal geschnitten); hier sehe ich 5 Schnitte frontal vor der Schnitt-

ebene, in der der Oculomotorius an das Mesocephalicum tritt, einen kleinen Zellkegel medial an der Dorsalfläche des Ganglions ansitzen und eine der Zellen zu einem längeren Plasmafaden ausgezogen. Einen Zusammenhang mit dem Hauptstamm des Oculomotorius kann ich nicht constatiren und ebensowenig sehe ich einen Zusammenhang mit dem Hirn. Die am Oculomotorius entlang wandernden Neurocyten haben bei 10 mm Embryolänge den Hirnboden erreicht und vertheilen sich hier auf die einzelnen Wurzelstränge in derselben Weise wie bei *Torp. oc.* Als seltene Ausnahme will ich die Mitose eines Neurocyten am Stamm des Oculomotorius erwähnen, deren Theilungsrichtung senkrecht, nicht, wie gewöhnlich, parallel zum Nerven gestellt ist. Der distale Oculomotorius legt sich ebenfalls wie bei *Torp. oc.* an: die Oculomotoriusfasern, die von der Dorsalfläche des Ganglions auf die Medialfläche gerückt waren, schieben sich an dem Ganglion vorüber und dringen bis zu dem Obliquusbläschen vor, über dem sie sich in einen frontalen und caudalen Ast theilen; gleichzeitig mit den Fasern wandern Neurocyten von der Medial- und Ventralfläche des Ganglions ventrad, so dass der distale Nerv von Anfang an von Zellen durchsetzt ist. Zwei Embryonen von 11 mm Länge, die beide auf dem gleichen Entwicklungsstadium stehen, sind durch einen besonderen rücklaufenden Nerven bemerkenswerth. Bei dem einen in Sagittalschnitte zerlegten Embryo XXXIII 226 geht aus den Mantelzellen des Mesocephalicums auf derselben Schnittebene, in der der Oculomotorius die Medianfläche des Ganglions passirt, ein von Neurocyten durchsetzter Nervenstamm hervor, der caudad ventral unter der Rectus externus-Anlage der Mandibularhöhle und weiter ventral und parallel zur Rectus ext.-Anlage der 3. Kopfhöhle verläuft, um an der Ventralfläche der Muskelanlage zu enden. Auf der rechten Seite desselben Embryos ist der Nerv ebenfalls vorhanden, aber nur kurz und endet mit einer kleinen dreieckigen Zellanschwellung ventral von der Rectus ext.-Anlage der Mandibularhöhle. Bei dem 2. in Horizontalschnitte zerlegten Embryo ist der Nerv auf der rechten Seite als kurzer, caudad gerichteter zelliger Zapfen an der medial-ventralen Fläche des Mesocephalicums erkennbar; auf der linken Seite stellt er indessen einen langen Zellstrang dar, der sich ventral-medial von der Rectus externus-Anlage bis in die Ebene des Trigeminus-Ganglions verfolgen lässt, wo er im Mesenchym endet. Die Abgangstelle des Nerven von dem Mantel des Ganglions (ob der Nerv Beziehungen zum Körper des Ganglions hat, kann ich nicht feststellen) liegt bei dem 2. Em-

bryo einige Schnitte caudal von der Ebene, in der der Oculomotorius mit dem Mesocephalicum in Verbindung steht; eine directe Beziehung zu einander scheinen die beiden Nerven demnach nicht zu haben. Die Frage nach der Bedeutung des Nerven muss ich unbeantwortet lassen; jedenfalls handelt es sich nicht um einen »verlaufenen« Nerven, da ich ihn bei 2 Embryonen (die vermuthlich von demselben Mutterthier stammen) in nahezu identischer Lage finde. Beide Embryonen zeigen weiter die Anlage eines Nerven, der von dem das Sinnesorgan mit dem Ganglion verbindenden Zellstrang ausgeht. Bei dem Embryo XXXIII 230 ist er nur als kurze Zellpyramide erkennbar, die dicht unter dem Ectoderm frontal dem Placodenstrang aufsitzt, während auf der linken Seite des Embryo XXXIII 228 der Nerv zwar ebenfalls kurz, aber als Faserstamm entwickelt ist, dessen Fasern aus der Dorsalpartie des Ganglions stammen; der Nerv endet nicht im Sinnesorgan und ist vermuthlich ein sensibler Hautnerv ohne erkennbares spezifisches Endorgan. Ich halte es für wahrscheinlich, dass diesem Nerven die von *Torp. oc.* p. 297 beschriebene und Taf. 12 Fig. 8 abgebildete Anlage eines Hautnerven entspricht. Bei einem 12,5 mm langen Embryo XXXIII 199 (Sagittalschnitte) finde ich den Nerven ebenfalls. Weiter ist dieser Embryo bemerkenswerth durch einen Nerven, der von der Ventral-frontal-Fläche des Mesocephalicums aus sich ventrad zwischen Bulbus und Ectoderm einschiebt und vermuthlich als erste Anlage eines Bulbarnerven anzusprechen ist.

Die Angliederung des Ggl. mesocephalicum an das Trigeminalganglion erfolgt in derselben Weise wie bei *Torp. oc.*, so dass ich nicht näher darauf einzugehen brauche, ebenso die Degeneration des Sinnesorgans und seiner Verbindung mit dem Ganglion, wobei der Fall eintreten kann, dass bei demselben Embryo auf der einen Seite der Zellstrang gut erhalten ist, während auf der anderen Seite Sinnesorgan und Ganglion durch eine breite, von Mesenchym erfüllte Lücke getrennt ist; diesen Fall finde ich bei dem Embryo XXI 374 (14 mm, Horizontalschnitte) verwirklicht. Auf dessen rechter Seite existirt noch eine zellige Verbindung zwischen Ganglion und Sinnesorgan, auf der linken Seite finden sich am Organ wie am Ganglion nur Reste des Verbindungsstranges, der in der Mitte zerrissen ist. Bei diesem Embryo finde ich am Oculomotorius nahe am Hirnboden auf der Medialseite links 1, rechts 2 hintereinander liegende Gruppen von Ganglienzellen, von denen ich nach Analogie mit *Torp. oc.* annehme, dass es ausgetretene Neuroblasten sind.



Die Zellbeziehungen zwischen Ggl. mesocephalicum und Oculomotorius sind bei 15–16 mm langen Embryonen ebenfalls die gleichen wie bei *Torp. oc.*: der Nerv liegt der Medianfläche des Ganglions dicht an und erhält von ihr Zellmaterial. Während die vorher starke Zellwanderung von der Dorsalfläche des Mesocephalicums mehr und mehr schwindet, wird der von der Ventralfläche aus an den distalen Oculomotorius gehende Zellstrom stärker und bildet sich zu einem compacten Zellstrang aus, der sich der Lateral- und Caudalfläche des distalen Oculomotorius dicht anlegt. Die Bulbarnervenanlagen gehen wie bei *Torp. oc.* theils von den ventral am Ganglion liegenden Mantelzellen (s. oben p. 295, ebenso bei dem 15 mm langen Embryo XXI 402), theils von dem Zellstrang aus, der die Ventralfläche des Ganglions mit dem distalen Oculomotorius verbindet. Den letzteren Fall finde ich bei dem 15 mm langen Embryo XXII 914; er würde etwa den p. 300 von *Torp. oc.* beschriebenen und Taf. 1 Fig. 13 abgebildeten Verhältnissen entsprechen.

Die Anordnung der Ganglienzellen im Wurzelgebiet des Oculomotorius variirt sehr stark: theils sind sie verstreut über die frontalen Wurzelstränge, theils gruppieren sie sich an diesen zu kleinen Ganglien. Distale Ganglien finde ich zuerst bei einem 19 mm langen Embryo XXII 823 (Sagittalschnitte), bei dem an der Abgangstelle des Rectus inf.-Astes in dem Winkel zwischen diesem und dem distalen, zum Obliquus inf. ziehenden Oculomotoriusstamm eine Gruppe von Ganglienzellen liegt. Dasselbe gilt für den 20 mm langen Embryo XXII 860 (Sagittalschnitte). Von diesem kleinen Ganglion aus geht bei einem etwas älteren Embryo (XXI 759, 21 mm, Sagittalschnitte) ein Nerv aus, der caudad-mediad gerichtet ist und sich an die Wandung eines großen Gefäßes anlegt; der Nerv entspricht dem von *Torp. oc.* p. 301 erwähnten und Taf. 13 Fig. 24 abgebildeten Gefäßnerven. Den gleichen Nerven finde ich bei dem 23 mm langen Embryo XXII 795 (Sagittalschnitte), auf dessen linker Seite noch complicirt durch einen zweiten Ganglienknoten, der in ihn eingeschaltet ist; auf der rechten Seite fehlt dieses kleine Ganglion.

Über die weitere Ausgestaltung der Beziehungen zwischen Oculomotorius und Ggl. mesocephalicum kann ich leider wegen Materialmangels nichts Ausführlicheres mittheilen. In Folge der Verschmelzung des Ganglions mit dem Trigeminius kreuzt der Oculomotorius das Ganglion in seinem frontalen Theil und liegt ihm bei 23 mm Embryolänge auch noch fest an. Als Rest der Zellverbindung zwischen der Dorsalfläche des Ganglions und dem Nerven spreche ich ein kleines

Ganglion an, das dorsal den beiden zum Rectus superior und R. internus gehenden Ästen des Oculomotorius an ihrer Abzweigung vom Hauptstamm aufliegt und dem Ganglion entspricht, das sich in identischer Lage regelmäßig bei den Squaliden vorfindet. — Ein Ciliarganglion kann ich auch bei einem 36 mm langen Embryo nicht auffinden, halte es aber nicht für unwahrscheinlich, dass ein derartiges Ganglion in bestimmten Fällen zur Ausbildung kommen kann. Ich finde wenigstens in den jüngeren Stadien, dass die Bulbarnerven von einer besonderen Gruppe von Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen, die ventral am Mesocephalicium liegen und aus denen auch die ventrale Verbindung mit dem Oculomotorius hervorgeht.

### Mustelus laevis.

Vergleicht man frühe Stadien der Squaliden mit gleichen Stadien von Torpediniden, so fällt sofort ein charakteristischer Unterschied in der Massentwicklung der Ganglienleiste auf: bei den Squaliden wird zum Aufbau der Ganglienleiste viel weniger Zellmaterial verwendet als bei den Torpediniden, eine Erscheinung, die sich in dem Gesamthabitus der Kopfganglienleiste durch schwächere Ganglienkörper oder dort, wo diese noch nicht zur Ausbildung gekommen sind, durch geringe Massentwicklung der entsprechenden Zellbezirke ausspricht, während sie in dem Gefüge der Leiste durch lockere maschenförmige Anordnung der Zellen zum Ausdruck kommt. Was die Mesocephalicium-Platte betrifft, so wird deren Configuration noch besonders beeinflusst durch die allen Squaliden gemeinsame starke Aufblähung der Mandibularhöhle<sup>1)</sup>, die auf die Nachbargewebe einen starken Druck ausübt.

Zur Beschreibung wähle ich zunächst *Mustelus laevis*. Die erste Entwicklung der Vorderkopfganglienleiste habe ich nicht lückenlos verfolgen können, nehme aber an, dass sie im Wesentlichen wie bei *Torp. oc.* erfolgt, und wende mich zu einem Stadium, das etwas älter ist als das Taf. 12 Fig. 1 und etwas jünger als das Taf. 12 Fig. 3 von *Torp. oc.* abgebildete Stadium. Vergleicht man mit diesem Bilde Taf. 14 Fig. 4, die ich von dem 5 mm langen Embryo XXVIII 617 (Sagittalschnitte) nehme, so fällt sofort gegenüber der *Torpedo*-Ganglienleiste die geringe Massentwicklung der Platte bei *Mustelus*

1) Die Aufblähung der Mandibularhöhle ist eine typische Wachstumserscheinung dieses Mesodermabschnittes und nicht etwa als Absterbungserscheinung aufzufassen.

auf; die Figur gibt insofern kein getreues Bild, als ich die Ganglienleiste als homogene Platte wiedergegeben habe, während sie in Wirklichkeit ein Maschengewebe von mehr oder weniger langen, polygonalen Zellen darstellt, die sich in Gruppen oder Ketten anordnen. Die Zellen sind in dem vorliegenden Stadium histologisch noch gleichartig. Die Aufblähung der Mandibularhöhle bringt es mit sich, dass der unterhalb der Ectodermeinsenkung (die in diesem Stadium keinerlei Besonderheiten zeigt) liegende Theil der Ganglienleiste zu einem schmalen Zellstreifen zusammengedrängt wird, der wahrscheinlich schon in diesem Stadium in Beziehungen zum Ectoderm tritt; wenigstens sehe ich an den mit  $\times$  bezeichneten Punkten in Taf. 14 Fig. 4 Zellen, die der Innenfläche des Ectoderms ganz dicht anliegen. Während ich bei diesem Embryo der Schnittrichtung wegen von der Ectodermstructur nichts erkennen kann, zeigt der in Horizontalschnitte (die für die Mesocephalicumgegend Querschnitte bedeuten) zerlegte etwas ältere (5 mm lange) Embryo XXIX a 339 im ventralen Bezirk der Ectodermeinsenkung eine Umgestaltung der Ectodermzellen zu hohen Cylinderzellen. Der Bezirk ist nicht scharf umschrieben, hebt sich aber, abgesehen von der Zellhöhe, auch durch dunklere Färbung seiner Zellen von dem umgebenden Ectoderm ab; in sagittaler Richtung ist die Sinnesplatte nicht sehr ausgedehnt. Verfolgt man die Ectodermverdickung auf Horizontalschnitten von vorn nach hinten, so findet man den frontalen Anfang central im Grunde der Ectodermeinsenkung; die Platte verbreitert sich dann über die ganze Ectodermeinsenkung, so dass ihre dorsale Begrenzung in gleicher Höhe mit der äußeren Contur des Mittelhirnbodens, die ventrale Begrenzung in derselben Höhe wie das Mandibularhöhlendach liegt. Die Dicke der Platte ist in der Schnittebene der größten Ausdehnung in dem ventralen Bezirk am größten und nimmt dorsad continuirlich ab; auf den durch den caudalen Plattenbezirk geführten Schnitten sieht man dann, dass dieser Theil des Sinnesorgans excentrisch am ventralen Theil der Ectodermeinsenkung liegt. Leider fehlen mir von jüngeren Stadien Horizontalschnitte; in dem Taf. 14 Fig. 16 abgebildeten Fall ist eine Verbindung zwischen Sinnesplatte und Ganglionleiste (eine Ganglionanlage ist nur durch compacte Gruppierung einiger Zellen angedeutet und sehr undeutlich umschrieben) schon hergestellt, und ich kann nur auf Grund späterer Stadien vermuthen, dass dieser Verbindungsstrang aus der Ectodermbasis abgespalten wird; einige Zellen, die frontal von dem abgebildeten Schnitt in der Ectodermbasis die bekannte Differenzirung

erleiden, sprechen ebenfalls für diese Art der Entstehung dieses Theiles der Placodenverbindung. Auf dem Schnitt Taf. 14 Fig. 16 sieht man lateral von den zusammengeballten Zellen der Mesocephalicumanlage eine Gruppe von Ganglienleistenzellen, die das Ectoderm nicht berühren. In späteren Stadien finde ich an der gleichen Stelle einen Verbindungsstrang, der sich fest an das Ectoderm legt und vermuthlich der Zellgruppe entspricht, die bei dem vorliegenden Embryo von der Ganglienleiste aus auf das Ectoderm zu sich vorschiebt. Ich werde bei der Besprechung von den Befunden bei *Mustelus vulgaris*, *Scyllium* und *Pristiurus*, bei denen sich diese Verhältnisse klarer überblicken lassen, eingehender auf diese doppelte Entstehung der Verbindung zwischen Sinnesorgan und Ganglion zurückkommen. — Eine Composition der Ganglienleiste aus zwei Platten, wie ich sie mit großer Wahrscheinlichkeit für *Torpedo* annehmen konnte (vgl. p. 272 und Taf. 13 Fig. 16), finde ich bei *Mustelus laevis* nicht angedeutet. Bei dem Embryo, von dem Taf. 14 Fig. 16 genommen ist, liegt in die indifferenten Ganglienleistenzellen ventral von der Placode ein compacter Zellecomplex eingebettet, der vermuthlich die Anlage des Ggl. mesocephalicum darstellt; eine Differenzirung der Zellen, die ihn zusammensetzen, ist aber nicht erkennbar. Eine von typischen Ganglienleistenzellen gebildete Mesocephalicumanlage finde ich bei dem 6 mm langen, in Sagittalschnitte zerlegten Embryo XXIX 961. Der Zellecomplex (vergl. Taf. 14 Fig. 5) liegt über dem Mandibularhöhlendach etwas frontal vor der Mitte der Kopfhöhle und hat die Form einer länglichen Spindel, die parallel zu dem Dach der Mandibularhöhle in der Richtung der Trigemini-Mesocephalicum-Commissur gestellt ist. Caudal wie frontal endet der kleine Ganglionkörper zwischen den undifferenzirten Ganglienleistenzellen, bildet demnach wie bei den Torpediniden in seiner Anlage ein selbständiges Ganglion. Schon in diesem Stadium sind die Ganglienzellen der Ganglion-Anlage lange Spindelzellen mit langovalen Kernen; die Zellen liegen parallel zur Längsachse der Ganglionsspindel dicht aneinander geschmiegt und bilden so einen compacten Ganglionkörper, der rings von lockeren Zellen eingehüllt ist. Die Art der Verbindung zwischen Ganglienleiste und Ectoderm ist dieselbe geblieben, wie oben beschrieben. Am Boden des Mittelhirns finde ich die erste Anlage des Oculomotorius an der entsprechenden Stelle, wie ich sie von *Torp. oc.* in Taf. 12 Fig. 20 wiedergegeben habe. Auf der rechten Seite besteht die Oculomotoriusanlage in 2 Plasmafäden, die breit aus dem Hirnboden heraustreten und sich

distad allmählich verjüngen; leider kann ich in Folge ungenügender Fixirung den Zusammenhang der Plasmafäden mit centralen Neuroblasten nicht mit Sicherheit feststellen; in ihrer Verlängerung liegen indessen im Kern des Oculomotorius Neuroblastenkerne, die offenbar zu den Plasmafäden gehören. Distal enden diese etwa auf der Hälfte des Weges, den die auswachsenden Fasern vom Hirnboden bis zum Ganglion zurück zu legen haben, frei im Mesenchym. Auf der linken Seite des Embryos sehe ich 3 (vielleicht sind es auch mehr) Plasmafäden, die zum Teil verschmolzen sind und mit einander anastomosiren; ihre Verbindung mit dem Hirn ist zerrissen, von dem frontalsten Wurzelfaden ist auf dem abgebildeten Schnitt das kurze Stück am Hirnboden und sein Zusammenhang mit einem Neuroblasten erkennbar, von den beiden caudaleren ist die Austrittsstelle aus dem Hirnboden als kleine Vorbuchtung der Hirncontur kenntlich, ein Zusammenhang mit Neuroblasten aber nicht sicher festzustellen. Ganz ähnliche Bilder zeigt der gleichgroße Embryo XXIX 959, der ebenfalls sagittal geschnitten ist. Auch hier sieht man nackte kernlose Plasmafäden vom Hirnboden aus in das Mesoderm gehen in der Richtung auf die Mesocephalicumanlage zu, die von den Fäden aber nicht erreicht wird; einen Zusammenhang der Fasern mit centralen Neuroblasten kann ich nur undeutlich erkennen. Aus den erhaltenen Bildern ist aber der Schluss zu ziehen, dass die erste Anlage des Oculomotorius bei *Mustelus laevis* ebenso wie bei den Torpediniden von nackten plasmatischen Ausläufern centraler, im Kern des Oculomotorius liegender Neuroblasten gebildet wird.

Den Entwicklungszustand des Ggl. mesocephalicum eines 7 mm langen Embryos (XXIX 962, Sagittalschnitte) gibt Taf. 14 Fig. 6 wieder. Wie man sieht, ist die Vergrößerung der Ganglionanlage im Wesentlichen in dessen Längsrichtung vor sich gegangen, weniger stark ist die Dickenzunahme; so zeigt der Ganglionkörper die Form einer sehr schlanken Spindel, die über der Mitte des Mandibularhöhlendaches, diesem dicht angeschmiegt, liegt und von einem Mantel von indifferenten Zellen umhüllt ist, die theils Ganglienleistenzellen, theils Ectodermzellen sind. Während in caudaler Richtung die Mantelhülle besonders von der Region des primären Trochlearis an stark zunimmt, verjüngt sich der Ganglienkerneln zu einem feinen Strang, der aus nur wenigen langgestreckten Ganglienzellen besteht; die Richtung des Stranges geht auf den Wurzeltheil des Trigemini zu und biegt nicht, wie bei *Torpedo*, ventrad ab. Über die Herkunft der Ganglienzellen in der Commissur kann ich



nichts Sicheres sagen und ich muss mich wie bei *Torpedo* auf die Vermuthung beschränken, dass die Zellen sich in loco differenziren. In frontaler Richtung lässt sich die gangliöse Verlängerung des Mesocephalicums, der Ophthalmicus profundus, bis über das Auge verfolgen; für die Herkunft seiner Zellen gilt das Gleiche, was ich über die Zellen der Triginus-Mesocephalicum-Commissur gesagt habe. Bemerkenswerth ist eine Anhäufung von Mantelzellen am Ophthalmicus vor dem Mesocephalicum (Taf. 14 Fig. 6); ich halte es für wahrscheinlich, dass diese Zellen den von *Torpedo* erwähnten zu Grunde gehenden Zellansammlungen an der Frontal-Ventralfläche des Ganglions und an der Ventralseite des Ophthalmicus entsprechen (vergl. *Torp. oc.* p. 280, Taf. 12 Fig. 5), dass sie demnach Anlagen von Nerven darstellen, die nicht mehr zur Ausbildung kommen. Das Sinnesorgan springt als verdickte Platte von hohem Cylinderepithel, deren Länge in sagittaler Richtung etwa der Länge des Ganglionkörpers entspricht, etwas über das Nachbarectoderm vor und ist in der Sagittalrichtung nur sehr wenig eingebuchtet; senkrecht zu dieser Richtung ist das Organ entsprechend seiner Lage in der Ectodermeinsenkung eingebogen. Mit dem Mesocephalicum steht die Sinnesplatte durch einen breiten, dichtgefügtten Zellstrang in Verbindung, der sich dorsal, lateral und (auf der linken Embryo-Seite) auch ventral fest an den Ganglionkern anlegt. Die Schnittrichtung ist für die Erkenntnis der näheren Beziehungen zwischen Ectoderm und Placodenstrang ungünstig. Auf der rechten Embryo-Seite liegt frontal vor dem Hauptverbindungstrang ein dünner von Spindelzellen locker gefügter Strang, dessen distales Ende in das Ectoderm eingelagert erscheint, während das proximale Ende in den Mantel des Ganglions übergeht; einen besonderen histologischen Charakter haben die Spindelzellen nicht, sie gleichen, abgesehen von ihrer gestreckten Form, den Zellen des Ganglionmantels.

Der Oculomotorius ist bei dem vorliegenden Embryo schon in seinem zweiten Entwicklungsstadium getroffen, d. h. er hat die Medialfläche des Ggl. mesocephalicum erreicht und ist in seiner ganzen Länge mit Neurocyten bedeckt. Das Faserbündel des Nerven splittert sich an dem Ggl. mesocephalicum zu einer breiten Pyramide feinsten Fäserchen auf, deren Verhalten zu dem Ganglionkörper in Folge ihrer Feinheit nicht erkennbar ist. Dieser großen Fläche, zu der die Oculomotoriusfasern am Ganglion in Beziehung treten, entspricht auch das Areal, das für den Oculomotorius Neurocyten liefert; während bei den Torpediniden (abgesehen von den beiden Ausnahme-

fällen, vergl. p. 284, 285) nur von einer beschränkten Stelle des Ganglionmantels Neurocyten an den Nerven wanderten, ist bei *Mustelus laevis* die gesammte Medianfläche des Ganglions betheiligt. Die auf diese Weise gebildete Zellpyramide ist sehr locker und hebt sich infolge dessen nur sehr wenig von dem umgebenden Mesenchym ab.

Zur Orientirung über die Form der Sinnesplatte bei 8 mm langen Embryonen bilde ich Taf. 14 Fig. 8, 10 einen Quer- und Längsschnitt durch das Organ ab. Auf dem Sagittalschnitt ist eine Doppeltheilung des Placodenstranges deutlich erkennbar; die beiden Stränge sind aber in der Ectodermbasis durch eine gemeinsame Masse von differenzirten Ectodermzellen verbunden, die sich auf den medial folgenden Schnitten noch ein Stück weit verfolgen lässt und demnach in ihrer Lagerung am Ectoderm die in Taf. 14 Fig. 18 abgebildeten Verhältnisse wiederholt. Beide Placodenstränge stammen vermuthlich aus dem Ectoderm. — Die oben erwähnte Anhäufung von undifferenzirten Mantelzellen an der Ventralfläche des Ophthalmicus prof. frontal von dem Ggl. mesocephalicum finde ich bei dem Embryo XXIX 968 ebenfalls. Hier entspricht der undifferenzirten Zellgruppe eine gangliöse Auftreibung des Ophthalmicus; die Ganglienzellen, die diese Anschwellung verursachen, sind aber analog den Mesocephalicumzellen parallel zur Richtung des Nerven und zur Längsachse des Ganglions eingestellt.

Die noch im 8 mm-Stadium bogenförmig über das Mandibularhöhlendach gespannte lange Trigenimus-Mesocephalicum-Commissur fängt bei Embryonen von 9 mm Länge an, sich zu verkürzen und verläuft bei 10 mm langen Embryonen annähernd geradlinig. Die Verkürzung der Commissur wird durch theilweise Verlagerung des Mandibularhöhlendaches ermöglicht, das unter der Commissur und dem Ganglion einsinkt, während sich die Kopfhöhle gleichzeitig dorsad-laterad zipfelförmig zur Anlage des M. obliquus superior auszieht. Eine Andeutung dieser Verschiebung ist auf dem Querschnitt Taf. 14 Fig. 18 zu erkennen. Dadurch, dass die Mandibularhöhle jetzt auch durch die stark an Volumen zunehmende Prämandibularhöhle von vorn her eingeengt wird, kommt das Ggl. mesocephalicum, das vorher über der Mitte (auf die sagittale Richtung bezogen) der Mandibularhöhle lag, jetzt über die frontale Partie dieser Kopfhöhle zu liegen. Durch die Aufblähung der Prämandibularhöhle und die dadurch bedingte Rückwärts-Verlagerung ihrer Caudalfläche wird auch das Innervationsgebiet des Oculomotorius dem Ganglion ge-

nähert. Gleichwohl müssen die Fasern des Nerven von der Medialfläche des Ganglions aus zunächst noch frontad wachsen, um ventrad zwischen die beiden dicht aneinander gepressten Kopfhöhlen eindringen zu können. Bei dem vorliegenden Embryo kann ich zwar Fasern zwischen den Kopfhöhlen nicht mit Sicherheit erkennen, sehe aber ihren Weg durch Neurocyten bezeichnet, die vom Ganglion aus sich bis in den Spalt zwischen den beiden Kopfhöhlen verfolgen lassen. In Taf. 14 Fig. 20 gebe ich dieses Verhalten der Neurocyten wieder. Der proximale Oculomotorius zeigt dasselbe Bild wie vorher: er bildet am Ganglion ein lockeres Gewirr von Fasern und Neurocyten, die von der ganzen Medialfläche des Ganglions aus zu dem Stamm des Nerven convergiren.

Das Sinnesorgan zeigt jetzt auch auf dem Sagittalschnitt (Taf. 14 Fig. 7) eine rinnenförmige Einfaltung (die Längsrichtung der Rinne fällt ungefähr in eine senkrecht zur Längsausdehnung des Ggl. mesocephalicum gelegte Ebene) und zwar liegt die tiefste Stelle der Falte dort, wo der caudale Placodenstrang das Ectoderm berührt; der frontale Placodenstrang liegt mit seiner distalen Partie in Folge der Einfaltung der Sinnesplatte der frontalen Rinnenwandung dicht an und geht hier continuirlich in deren Basalschicht rundlicher Zellen über, wodurch er seine Abspaltung von der Wandung des Sinnesorgans documentirt. Abgesehen von diesen theils schon abgestoßenen, theils noch in der Ectodermbasis liegenden rundlichen Zellen besteht die Wandung des Sinnesorgans aus einer Schicht hoher Cylinderzellen, deren Kerne theilweise in Folge der dichten Lagerung der Zellen übereinandergeschichtet liegen. Die beiden Placodenstränge verkleben unter dem Ectoderm und bilden dorsal am Ganglion eine breite Zellmasse, die dem Ganglionkern fest anliegt und auf die Lateral- und Ventralfläche übergreift. Ich finde Andeutungen, dass die Zellen der beiden Stränge am Ganglion sich nicht mit einander vermischen. Das dichte Zellgefüge verhindert aber eine genauere Analyse. Auch kann ich nur die Vermuthung aussprechen, dass in der Masse der Placodenstränge am Ganglion Fasern gebildet werden, d. h. eine Differenzirung der indifferenten Zellen zu Ganglienzellen stattfindet. Der Ganglionmantel liefert wie bei *Torpedo* offenbar Zellmaterial für den Ganglionkern.

Schon in den nächsten Stadien (von 11 mm Embryolänge an) macht sich bei *Mustelus laevis* eine Erscheinung am Oculomotorius bemerkbar, die bei den Torpediniden erst später eintritt: die Neurocyten, die den ganzen Stamm bis an den Hirnboden durchsetzten,

rücken an die Oberfläche des Nerven, und es ergibt sich das Bild eines kernlosen Faserstammes, der von einer Scheide von Neurocyten umhüllt wird. — Die Veränderungen am Ggl. mesocephalicum sind folgende. Durch die Caudalfläche der sich stark vergrößernden Prämandibularhöhle wird ein Wachsthum des Ganglions in frontaler Richtung verhindert, und die frontale Partie des Ganglions geht deshalb unvermittelt in den Ophthalmicus über, während in caudaler Richtung sich der Ganglionkörper allmählich zum Trigemini-Mesocephalicum verzweigt; die vorher gleichmäßig caudad und frontad verzweigte schlanke Spindel des Ganglions hat sich zu einer birnenartigen Form verändert, die ich von dem 13 mm langen Embryo XXVIII 654 in Taf. 14 Fig. 8 wiedergebe. In der Abbildung sind auch die Beziehungen des Sinnesorgans zu dem Ganglion zu erkennen. Das letztere ist weiter von dem Ectoderm abgerückt, die dadurch bedingte Dehnung der Placodenstränge ist nur unwesentlich aufgehoben durch eine gegenüber dem früheren Stadium etwas tiefere Einfaltung der Sinnesplatte. Die beiden Placodenstränge sind nur am Ectoderm getrennt, da hier der eine (caudale) sich an den Grund der Sinnesrinne anlegt, während der andere (frontale) weit frontad auf die frontale Wand der Rinne, von der er offenbar immer neues Material erhält, greift. In dem gemeinsamen Tract ist eine Grenzlinie zwischen beiden Strängen deutlich erkennbar. — Eine Aufsplitterung des Oculomotoriusstämmchens an dem Ggl. mesocephalicum, wie sie in früheren Stadien zu constatiren war, fällt jetzt fort; der Nerv bildet nun auch am Ganglion einen compacten Faserstrang, der am frontalen Theil des Ganglions vorüberzieht, ihm auch noch dicht anliegt, aber nicht mehr durch Neurocyten mit der Medianfläche verbunden ist. Da jetzt auch in Folge der Volumzunahme der Prämandibularhöhle deren Caudalfläche in die gleiche Ebene caudad verschoben ist, in der der proximale Oculomotorius verläuft, so fällt die S-förmige Knickung des Nerven fort; er verläuft fast geradlinig an die Caudalwand der Prämandibularhöhle, wo er sich am proximalen Ende des Obliquus-Schlauches in den medial diese Muskelanlage kreuzenden Rectus inf.-Ast und den zum Obliquus ziehenden Ast theilt. Der Obliquus inferior zeigt an seinem distalen, auf das Auge zu gekrümmten Ende, das schon von differenzirten Muskelzellen gebildet wird, eine Spaltung in 2 Spitzen, ein Verhalten, das mir im Hinblick auf die oben von *Torpedo oc.* erwähnte sich gabelnde Muskelanlage nicht ohne Bedeutung zu sein scheint. Am distalen Oculomotorius macht sich jetzt schon an der Caudalfläche der Nerven-

strecke, die zwischen Ganglion und Rectus inf.-Ast liegt, eine geringe Ansammlung von Neurocyten bemerkbar, offenbar die Vorläufer der distalen Ganglien. Auf der rechten Seite ist die Verbindung zwischen dem Mesocephalicum und diesen Zellen zu einer kurzen Faserbahn ausgestaltet (Taf. 14 Fig. 8), die aus dem ventralen Ganglienbezirk kommt; ob aus einer besonderen Zellgruppe, kann ich nicht feststellen. Bemerkenswerth ist auf derselben Seite des Embryo ein Oculomotoriuszweig, der medial-ventral am Ganglion caudad abbiegt und zum Dach der Mandibularhöhle an eine Stelle geht, die später zu einem Theil des Rectus externus verwendet wird (Taf. 14 Fig. 26); so ist es mir nicht unwahrscheinlich, dass dieser Nerv ein Homologon zu dem oben von *Torpedo marm.* erwähnten Oculomotoriusast ist, der dem Rectus externus entlang läuft, dort allerdings auch an dem von der 3. Kopfhöhle stammenden Abschnitt.

Bei dem 14 mm langen Embryo XXVIII 667 (Sagittalschnitte, Taf. 14 Fig. 9) kann man nicht mehr von einer Trigemino-Mesocephalicum-Commissur sprechen, da der Körper des Mesocephalicums von der Frontalfläche des Trigeminalganglions bis zum Übergang in den Ophthalmicus prof. einen fast gleichmäßig dicken Ganglionstrang darstellt. Die Verbindung zwischen Ganglion und Sinnesorgan ist stark in die Länge gezogen und erscheint bei schwacher Vergrößerung als dünner, im Querschnitt annähernd runder Zellstrang, der am Ganglion mit breiter Basis aufsitzt. Bei stärkerer Vergrößerung ist noch die Doppelnatur des Placodenstranges erkennbar; der caudale Theil des Zellstranges hat die ursprüngliche Structur des caudalen Placodenstranges bewahrt und besteht aus compacten Zellen mit rundlichen Kernen; der frontale dünnere Strang erweckt den Eindruck einer Nervenanlage, da seine Zellen in der Richtung des Stranges langgestreckt sind und langovale Kerne enthalten. Am Sinnesorgan geht dieser vordere Strang in Gruppen von rundlichen Zellen über, die der Frontalwand der Ectodermrinne anliegen und sich in frontaler Richtung ziemlich weit verfolgen lassen, dann aber ohne ausgesprochene Grenze in die innere Schicht des Kopfectoderms übergehen: offenbar findet auch jetzt noch eine Differenzirung und Abspaltung von Ectodermzellen statt. Von der proximalen Endigung der beiden Stränge kann ich mit Sicherheit erkennen, dass der caudale in den Ganglionmantel übergeht; bei dem frontalen Strang halte ich es für nicht unwahrscheinlich, dass er mit dem Körper des Ganglions directe Beziehungen hat. Die Verbindung zwischen Mesocephalicum und Oculomotorius ist auf beiden Seiten als dünner Nerv



vorhanden, der von der Medialfläche des Ganglions ventrad in den Oculomotorius abbiegt. Von den Muskelästen sind nur die beiden Obliquusäste und der zum Rectus inf. führende Nerv zu erkennen. Bemerkenswerth ist, dass sich der letztere medial vom Obliquus-schlauch abzweigt, was ich in Ausnahmefällen auch bei *Torpedo* constatiren konnte; auch verläuft er in den jüngeren Stadien mediad an der Prämandibularhöhlenwandung entlang, nicht wie bei *Torpedo* frontad. — Im Wurzelgebiet liegen vor der Hauptmasse der durch Neurocyten verflochtenen Wurzelstränge einzelne isolirte dünne Wurzelfasern, die erst weiter distal mit dem Hauptstamm verschmelzen; in diese Fasern sind auch längliche Kerne eingeschaltet, so dass diese Wurzelstränge mehr den Eindruck von Zellketten erwecken; über ihre Entstehungsart kann ich nichts Näheres angeben.

Zur genauen Feststellung der Vorgänge in und an dem Sinnesorgan genügt das mir vorliegende Material nicht. Die Verhältnisse werden dadurch unübersichtlich, dass unter der Frontalwand der Ectodermrinne 2 Schichten von Zellsträngen auftreten, deren Provenienz ich nicht mit Sicherheit feststellen kann. Ich bilde Taf. 15 Fig. 1 einen Sagittalschnitt von einem 15 mm langen Embryo XXVIII 450 ab, nur schematisch, da in Folge der Dicke des Präparates einzelne Stellen zu unübersichtlich sind und deshalb sich nicht zu einer histologischen Darstellung eignen. Hier liegt unter dem einschichtigen Cylinderepithel der Rinnenwand ein Zellstrang rundlicher Zellen, auf den nach innen zu, deutlich von ihm getrennt, ein zweiter Zellstrang folgt, der in 2 durch eine dünne Brücke von Zellen verbundene, hintereinander liegende Zellgruppen zerfällt: die Hauptmasse der Zellen bildet einen länglichen Ballen und ragt in das Mesenchym bis an die Prämandibularhöhle, die andere Gruppe liegt flach unter dem Ectoderm und zieht sich parallel zur Längsrichtung der Sinnesrinne spitz aus. Beide Zellstränge verschmelzen an der tiefsten Stelle des Sinnesorgans mit dem caudalen Placodenstrang zu einem äußerlich einheitlichen, langen Zellstrang, der histologisch die oben beschriebene Doppelnatur erkennen lässt. Was die beiden unter der Frontalwand des Sinnesorgans liegenden Zellstränge betrifft, so vermuthe ich, dass sich nach der Abspaltung des ersten, jetzt inneren Stranges der gleiche Vorgang noch einmal wiederholt und so zur Bildung des zweiten Zellstranges geführt hat.

Bei 18 mm Embryolänge (ich wähle zur Beschreibung den Embryo XXIX 860, Sagittalschnitte, und bilde schematisch die rechte Seite in Taf. 14 Fig. 11 ab) ist die Angliederung des Mesocephali-

cums an das Trigeminalganglion weiter fortgeschritten; die Hauptmasse des Ganglions liegt am Trigemini-complex, verjüngt sich frontad etwas, um dort, wo der Placodenstrang aufsitzt, wieder etwas anzuschwellen; frontal von diesem Punkt beginnt erst der faserige Theil des Ophthalmicus. Der Placodenstrang, der nur noch un deutlich die Zweitheilung zeigt, ist am Ganglion kräftig, verschmälert sich aber dort, wo er am Obliquus superior vorüberzieht, sehr stark zu einem feinen Faserstrang, um erst wieder am Ectoderm zu einem keulenförmigen Zellkörper anzuschwellen, der ebenso wie der Zellstrang am Ganglion Fasern enthält. Eine engere Verbindung mit dem Ectoderm besteht nicht. Das Sinnesorgan ist offenbar in Rückbildung, wenn auch das Ectoderm noch eine rinnenförmige, jetzt parallel zum Ophthalmicus superior gestellte Vertiefung zeigt; eine spezifische Differenzirung der Ectodermzellen kann ich bei der ungünstigen Richtung der Schnitte nicht mehr erkennen. Als Rest des frontalen Placodenstranges ist ein kleiner Zellkörper aufzufassen, der frontal von dem langen Placodenstrang isolirt unter dem Ectoderm liegt. Bei diesem Embryo finde ich auch einen Bulbarnerven, der etwas frontal vom Placodenstrang das Ganglion verlässt und laterad in das peribulbare Mesectoderm geht; mit welchen Gruppen der Mesocephalicumzellen der Nerv in Beziehung steht, kann ich nicht feststellen, ebenso nicht die genaueren Beziehungen des Placodenstranges zum Ganglion. Auf gleicher Höhe wie der Bulbarnerv geht ventrad die Faserverbindung an den Oculomotorius ab, auf der linken Seite außergewöhnlicher Weise frontal von dem Placodenstrang aus der Dorsalfäche der Ganglionspitze, rechts normal aus der Ventralfläche; die Verbindung ist sehr dünn, auf der rechten Seite in 2 dünne Faserzüge gespalten. Sonst bestehen keine Beziehungen zwischen Ganglion und Oculomotorius. An dem distalen Oculomotorius finde ich die Neurocytenansammlungen an den typischen beiden Stellen (Abgangspunkt des Rectus inf.-Astes und Gabelung des Obliquusstammes) schon angelegt, aber noch nicht zu Ganglien differenzirt. Von der Vertheilung der Oculomotoriusäste ist zu erwähnen, dass der Rectus inf.-Ast ebenfalls mediad an der Prämandibularhöhle hinläuft und sich medial von dem Obliquusstiel vom Oculomotoriusstamm abzweigt. Dieser mediale Verlauf scheint demnach bei *Mustelus laevis* die Regel zu sein. — Die frontalen Wurzelstränge verlaufen, wie früher, ein längeres Stück isolirt und verschmelzen dann erst mit dem Stamm; sie sind stärker geworden und enthalten jetzt ebenfalls Fasern, wenn auch ihr Zellreichthum noch auffällig

ist; besonders der frontalste Strang der linken Seite zeichnet sich durch eine spindelförmige Zellansammlung aus, ob gangliöser Natur, kann ich nicht feststellen.

Die schon bei dem eben beschriebenen Embryo beginnende Degeneration der Placodenstränge, die sich in der Ablösung vom Ectoderm andeutete, macht in den nächsten Stadien schnelle Fortschritte. Es treten die schon erwähnten histolytischen Elemente auf, und der lang ausgezogene, durch das Verkleben der beiden ursprünglichen Placodenstränge entstandene Zellstrang zerfällt in einzelne Stücke, die in Größe und Anordnung mannigfach variieren. Von dem Sinnesorgan finde ich auf Schräg-Querschnitten in der den Augenbulbus dorsal circular umgebenden Ectodermfalte über der frontalsten Partie der Prämandibularhöhle auf einer kurzen Strecke einen schmalen Ectodermstreifen, der im Gegensatz zu dem umgebenden zweischichtigen Ectoderm aus einer Schicht hoher Cylinderzellen besteht. Ich bilde einen derartigen Schnitt in Taf. 15 Fig. 2 (Übersichtsbild dazu Taf. 15 Fig. 3) von dem 20 mm langen Embryo XXIX 869 ab. Mit Nerven steht der Streifen nicht in Beziehung und ebensowenig mit dem ebenfalls in der Figur wiedergegebenen Rest der Verbindung zwischen Sinnesorgan und Ganglion. Bei demselben Embryo ist auf der rechten Seite von dem Placodenstrang außer einem Zellklumpen unter dem Ectoderm dorsal vom Ggl. mesocephalicum ein kugelförmiger Rest erhalten, der an Dicke dem Querdurchmesser des außergewöhnlich dicken Mesocephalicums gleichkommt und mit diesem durch einen Faserstrang verbunden ist; es lässt sich natürlich nicht mehr feststellen, ob die Differenzirung dieses Nervenstückes vor oder nach Unterbrechung des Zusammenhanges mit dem Sinnesorgan erfolgt ist. Der letztere Fall ist jedenfalls, wie wir weiter unten sehen werden, nicht ausgeschlossen. Taf. 15 Fig. 4 zeigt im Querschnitt das Ggl. mesocephalicum durch das kurze Faserstück mit dem Placodenstrangrest verbunden; weiter ist in der Figur auch der mediade Verlauf des Rectus inf.-Astes sichtbar. — Ein Bulbar-nerv (in der Figur nicht wiedergegeben) zweigt sich frontal vor dem Ganglion von dem Ophthalmicus ab, seine Fasern sind in diesem Nerven nicht als gesondertes Faserbündel kenntlich.

Bei dem 21 mm langen Embryo XXIX 877 (Schräg-Querschnitte) finde ich folgende Verhältnisse: die Hauptmasse des Ggl. mesocephalicum ist an das Trigeminalganglion angegliedert und verjüngt sich frontad zu einem nur von wenigen Ganglienzellen begleiteten dicken Faserstamm. In der Ebene, in der dieser den Oculomotorius

kreuzt, liegen zahlreiche Ganglienzellen, welche offenbar die caudale Wanderung des Ggl. mesocephalicum nicht mitgemacht haben. Aus diesen Zellen geht medial eine von Ganglienzellen und Fasern gebildete Verbindung ventrad an den Oculomotorius, außerdem dorsad-laterad ein Nerv in das Mesenchym, den ich für den differenzierten Rest des Placodenstranges halte. Auf der linken Embryoseite sind Fasern zu erkennen, die aus diesem Nerven ventrad durch den Verbindungstrang zwischen Ggl. mesocephalicum und distalem Oculomotorius in den letzteren übertreten; ähnliche Fälle werde ich später von *Scyllium* genauer behandeln. Das Verhalten der Bulbarnerven ist auf den beiden Embryoseiten verschieden: der linke ist fast frei von Ganglienzellen und erscheint als einfacher Seitenzweig des Ophthalmicus prof., der rechte geht aus einem kleinen kegelförmigen Ganglion hervor, das dem Ophthalmicus prof. lateral aufsitzt. — Die distalen Ganglien sind an den typischen Stellen sehr kräftig entwickelt; auf ihren Bau gehe ich weiter unten näher ein. — Vom Sinnesorgan ist, wie bei dem vorher beschriebenen Embryo, in der Ectodermfalte über dem Auge ein Rest in Gestalt eines schmalen, engbegrenzten Bezirkes von einschichtigem Cylinderepithel erhalten, auch hier ohne Verbindung mit Placodenstrangresten. Dicht unter dem Ectoderm, von ihm durch Mesenchym getrennt, liegt auf jeder Embryoseite ein Placodenstrangrest in Gestalt eines kugelförmigen Zellhaufens, der gegenüber früheren Stadien einen Differenzierungsfortschritt zeigt: die Zellen sind radiär angeordnet, ihre Kerne liegen an der Peripherie der Zellkugel, während das Innere ganz von dem Plasma erfüllt ist, das sich mit Orange-G leuchtend gelb färben lässt und vermuthlich Fibrillen enthält.

Um einen Überblick über die Gruppierung des Ggl. mesocephalicum und des Ophthalmicus prof. und über deren Beziehung zu dem Oculomotorius von einem 21 mm langen Embryo zu geben, bilde ich die linke Seite des Embryo XXIX 810 Taf. 14 Fig. 12 ab. Die Faser-Verbindung zwischen dem an den Trigemini angegliederten Ggl. mesocephalicum und dem distalen Oculomotorius ist hier ziemlich kräftig entwickelt und lässt sich in eine besondere ventral am Ganglion liegende Gruppe von Ganglienzellen verfolgen. Frontal von dem Ggl. mesocephalicum liegt dorsal und lateral am Ophthalmicus prof., von ersterem durch eine zellfreie Faserstrecke getrennt, eine Ganglienzellengruppe, aus der dorsad ein Rest eines Placodennerven, laterad ein Bulbarnerv hervortritt. Diese Zellgruppe ist keine constante Er-

scheinung. Taf. 14 Fig. 13 gibt die rechte Seite des 21–22 mm langen Embryo XXIX 847 wieder, auf der sich der Bulbarnerv (der Placodennervenrest fehlt) direct vom Faserstamm des Ophthalmicus abzweigt; die zugehörigen Ganglienzellen sind offenbar caudal in dem Complex des Ggl. mesocephalicum enthalten. Die Faserverbindung zwischen dem Ganglion und dem distalen Oculomotorius ist die gleiche wie bei dem vorher beschriebenen Embryo. — Die distalen Ganglien sind sehr stark an der Caudalfläche des Oculomotorius entwickelt und zeigen die Taf. 14 Fig. 14 wiedergegebene Structur (vergl. auch das Übersichtsbild Taf. 14 Fig. 13). Die Ganglienzellen liegen mit ihrem kleinen, dunkelgefärbten Kern in der Peripherie des Ganglions, dessen centrale Masse nur von Fasern gebildet wird, die parallel zu den Fasern des Oculomotorius verlaufen. Die Fasern des motorischen Oculomotorius sind viel lockerer angeordnet als die Fasern der anliegenden Ganglien; der Taf. 14 Fig. 15 abgebildete Querschnitt durch den Oculomotorius und ein anliegendes Ganglion gibt die verschiedene Dichte der beiden Fasermassen wieder. Gefäßnerven, die in späteren Stadien von diesen Ganglien ausgehen, scheinen jetzt noch zu fehlen. — Im Wurzelgebiet ist noch die Differenz zwischen den frontalen und caudalen Wurzelsträngen erkennbar. Die schon mehrfach erwähnte Zellanschwellung am frontalsten Wurzelbündel ist jetzt deutlich als kleines Ganglion erkennbar; ebenso finde ich im frontalen Theil der Hauptwurzelmasse Gruppen von Ganglienzellen, deren Herkunft ich nicht ermitteln kann. Da ich aber keinen Neuroblastenaustritt beobachten konnte, so kann ich die Annahme nicht von der Hand weisen, dass diese Ganglienzellen und ebenso die Zellen des kleinen Ganglions am frontalsten Wurzelstrang differenzirte Neurocyten sind, die vom Ggl. mesocephalicum stammen.

Bei den bis jetzt angeführten Embryonen lagen die Ganglienzellen, aus denen die ventrad an den distalen Oculomotorius tretende Faserbahn ihren Ursprung nimmt, an der Ventralfläche des caudad gewanderten Ggl. mesocephalicum; dass dieses Verhalten nicht constant ist, zeigen zwei ältere Embryonen. Bei dem einen (XXIX 910, Schräg-Querschnitte, 22 mm lang) liegt der Ophthalmicus dem Oculomotorius dicht an. Auf der Lateralfläche des ersteren finde ich an dem Kreuzungspunkt mit dem Oculomotorius eine Zellpyramide, aus der und durch die hindurch die Fasern des Bulbarnerven laterad treten (Taf. 14 Fig. 27). Von dieser seitlich dem Ophthalmicus ansitzenden Zellgruppe geht ein Zellstrang aus, der sich ventrad



an die Lateralfläche des Oculomotorius fest anschmiegt; Fasern kann ich in ihm nicht entdecken. Bei dem zweiten Embryo (XXIX 932, 23 mm lang, Schräg-Querschnitte), von dessen linker Seite ich Taf. 14 Fig. 19 ein Bild gebe, liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, nur dass die Masse der Ganglienzellen deutlich in 2 Gruppen geschieden ist, in die lateralen Ganglienzellen, die dem Bulbarnerven zugehören, und in die ventrale die Verbindung zwischen Ophthalmicus und Oculomotorius vermittelnde Gruppe von Ganglienzellen. Durch beide Gruppen von Ganglienzellen treten Fasern aus dem Ophthalmicus in die entsprechenden Nerven, laterad in den Bulbarnerv, ventrad in den distalen Oculomotorius. Die beiden Ganglienzellgruppen sind durch kleinkernige Zellen verkittet, deren Bedeutung (ob Neurocyten oder Ciliarganglienzellen) ich nicht sicher feststellen kann. Jedenfalls scheint es bei *Mustelus laevis* zur Ausbildung eines Ciliarganglions mit Radix longa und brevis, wie wir es bei *Torpedo oc.* kennen gelernt haben, in der Regel nicht zu kommen. Die bei *Torpedo* von der Radix longa ausgehenden Bulbarnervenfasern zweigen sich bei *Mustelus laevis* von dem Ophthalmicus prof. ab, zum Theil ohne irgend eine Beziehung zu der Faserverbindung zwischen Ophthalmicus und distalem Oculomotorius (Taf. 14 Fig. 12, 13) einzugehen; in anderen Fällen (Taf. 14, Fig. 19, 27) verlaufen die beiden Faserbahnen durch den gleichen Zellecomplex oder durch 2 mit einander verbundene Zellgruppen, deren Natur noch festzustellen ist.

Von den 3 zuletzt erwähnten Embryonen habe ich noch einige Punkte nachzutragen. Gemeinsam ist allen Embryonen eine sehr kräftige Entwicklung der distalen Ganglien, von denen starke Nerven an die benachbarten Gefäße abgehen; in Taf. 14 Fig. 27 sind 2 von diesen Nerven wiedergegeben. Auch von dem an der Gabelung des Obliquusastes liegenden Ganglion geht bei dem ersten Embryo ein kräftiger Nerv mediad in das Mesenchym, ohne aber mit einem Gefäß in Beziehung zu treten. Das auch von *Torpedo* erwähnte Ganglion an der Abzweigungstelle des Rectus superior-Astes finde ich bei *Mustelus laevis* ebenfalls und zwar als flaches Zellpolster, dessen Kerne an der Außenfläche liegen. Das kleine Ganglion liegt dorsal in dem Winkel, den die Rectusfasern mit dem Stamm des Oculomotorius bilden. Den Verlauf seiner Fasern kann ich nicht erkennen. Wie ich schon mehrfach erwähnt habe, zeichnet sich der dem Rectus inferior zugehörige Ast oder wenigstens ein großer Theil seiner Fasern durch einen mediaden Verlauf aus; bei dem

Embryo XXIX 910 und ebenso bei dem Embryo XXIX 932 finde ich nun auf der rechten Seite (auf der linken nicht) einen ganz eigenartigen, bei den beiden Thieren ganz identischen Verlauf: Der Nerv geht wie auch bei anderen Embryonen zunächst an die Ventralfläche der Prämandibularhöhle, schießt aber dann, um es so auszudrücken, über das Ziel hinaus und lässt sich als kräftiger Faserstamm bis an die Lateralpartie des Infundibulums verfolgen, wo er sich anlegt; die Art seiner Endigung kann ich nicht feststellen. Nahe am Infundibulum zeigt der Nerv eine gangliöse Anschwellung vom Habitus der distalen Ganglien. Über die Bedeutung des Nerven bin ich im Unklaren, sein Verlauf ist in Taf. 14 Fig. 27 wiedergegeben. Bei dem zweiten Embryo finde ich auf der linken Seite einen Nerven, der medial vom Ophthalmicus prof. und etwas caudal von den Ciliarganglienzellen sich abzweigt und schräg mediad-ventrad bis an den inneren Insertionspunkt des Rectus externus zu verfolgen ist, wo er in einem kleinen Ganglion endigt, ohne, soweit ich sehen kann, in nähere Beziehungen zu dem Muskel selbst zu treten. Sein Ursprung und sein Verlauf auf den Rectus externus zu erinnern an den oben p. 317 erwähnten und in Taf. 14 Fig. 26 abgebildeten Nerven, ebenso an die von *Torpedo* erwähnten rückläufigen Nerven; durch die bei dem vorliegenden Embryo erfolgende Endigung in einem Ganglion wird die Natur des Nerven noch problematischer. An dem Stamme des Oculomotorius ist eine Entwicklungsdifferenz zwischen proximalem und distalem Abschnitt zu erkennen, insofern der letztere noch das dritte Entwicklungsstadium (einen Faserstamm, dessen Neurocytenkerne in der Peripherie des Nerven liegen, während die Faser-masse fast vollständig kernfrei ist) zeigt, der proximale Abschnitt dagegen durch Einwanderung der Kerne von der Peripherie zwischen die Fasern in sein letztes Stadium getreten ist. Im Wurzelgebiet ist der mehrfach erwähnte Gegensatz zwischen frontalen und caudalen Wurzelsträngen verwischt. Ganglienzellen kann ich nicht mit Sicherheit unter den Neurocyten der Wurzelstränge feststellen; dadurch ist nicht ausgeschlossen, dass sich bei anderen Embryonen oder bei erwachsenen Thieren einzelne Ganglienzellen oder auch kleine Ganglien finden.

### **Mustelus vulgaris.**

Von *Mustelus vulgaris* steht mir weniger Material zur Verfügung als von *Mustelus laevis*. Soweit ich aber sehen kann, besteht bei beiden Species in den frühen Stadien kein wesentlicher Unterschied

in der Anordnung der Vorderkopfganglienleiste. Diese wird bei der vorliegenden Species wie bei *M. laevis* durch die voluminöse Entwicklung der Mandibularhöhle in ihrer Configuration stark in der schon oben geschilderten Weise beeinflusst. Das Ggl. mesocephalicum legt sich dorsal über dem Mandibularhöhlendach als kleiner spindelförmiger Ganglienkörper in der Mesocephalicumplatte an; die Gangliospindel liegt in der Sagittalebene parallel zum Dach der Mandibularhöhle, rings in undifferenzierte Ganglienleistenzellen eingebettet. In der gleichen Weise wie bei *Mustelus laevis* legt sich frontal der Ophthalmicus profundus, caudal die Trigemino-Mesocephalicum-Commissur an. Diese verläuft direct in den caudalen Wurzelbezirk des Trigemini; auch bei *Mustelus vulgaris* fehlt, soweit ich nach dem mir vorliegenden Material urtheilen kann, die Anlage einer Verbindung zwischen dem Mesocephalicum und den im Mandibularbogen liegenden Partien des Trigemini, wie ich sie für beide *Torpedo*-Arten feststellen konnte.

Das erste Entwicklungsstadium des Oculomotorius habe ich nicht gefunden; das zweite Stadium, das mir vorliegt, ist durch die große Anzahl von Neurocyten auffällig, die von dem Mantel des Ggl. mesocephalicum aus centrad wandern und zwischen denen die spärlichen Oculomotoriusfasern schwer aufzufinden sind. In der Sagittalrichtung ist aber die Neurocyten liefernde Fläche am Mesocephalicum nicht so ausgedehnt wie bei *Mustelus laevis*, wo ja die gesammte Medialfläche des Ganglions an der Neurocytenlieferung theilhaftig ist. Um eine Anschauung von der Intensität der Neurocytenwanderung zu geben, bilde ich in Taf. 15 Fig. 13 einen Querschnitt durch das Ganglion und die mediad-dorsad von ihm ausgehende Neurocytenpyramide ab. Die Fasern des Oculomotorius verlaufen in diesem Fall an dem medialen Theil der Zellpyramide (sie sind in dem abgebildeten Schnitt bei *x* getroffen).

Die Figur gibt auch ein Bild von der Art der Verbindung zwischen der Placode und der Anlage des Ggl. mesocephalicum. Vermuthlich wird bei *Mustelus vulgaris* die erste Verbindung durch Ganglienleistenzellen hergestellt, denn ich sehe zwar (Taf. 15 Fig. 12, 13) in der Ectodermbasis schon die bekannten Differenzirungsvorgänge vor sich gehen, finde aber zwischen den differenzierten Zellen der Placode und den darunterliegenden Zellsträngen eine sehr deutliche Grenzlinie, die sich erst in späteren Stadien verwischt. Wie sich dann in späteren Stadien die Zellen der verschiedenen Provenienz zu einander verhalten, habe ich nicht sicher feststellen können.

Wie bei *M. laevis* treten doppelte Placodenstränge auf, die zum Theil sehr kräftige Entwicklung nehmen. Das Sinnesorgan selbst entspricht zunächst in seiner Configuration dem von *M. laevis*, ist aber etwas kräftiger entwickelt.

Eine sehr interessante Verbindung zwischen Oculomotorius und der Placodenverbindung finde ich auf der linken Seite des 10 mm langen Embryo XXVII 102 Horizontalschnitte (Taf. 15 Fig. 23); hier sieht man von dem dorso-frontalen Theil des Placodenstranges (dieser ist in 2 schräg übereinander liegende dicke Zellstränge getheilt, die in Taf. 15 Fig. 23 schematisch in eine Ebene projicirt sind) etwa in seiner Mitte eine kleine Zellpyramide aufsitzen, die in eine S-förmig gebogene Zelle übergeht, die ihrerseits wieder ihre Fortsetzung in einer dem Stamm des Oculomotorius dicht anliegenden Zelle findet. In der Zellkette sind keine Fasern enthalten, ihrer Structur nach entspricht sie einem primären sensiblen Nerven. Leider kann ich auch im vorliegenden Fall nicht feststellen, aus welcher Quelle der die Zellkette liefernde Theil des Placodenstranges (ob von der Ganglienleiste oder den von der Placode abgespaltenen Ectodermzellen) stammt. Denn meines Erachtens ist diese Kettenfaser als Anlage einer sensiblen Wurzel aufzufassen, und es wäre natürlich von großem Wert, festzustellen, ob diese sensible Wurzel von dem dermatogenen Material oder von der Ganglienleiste aus gebildet würde; leider ist diese Feststellung nicht möglich.

Das Sinnesorgan unterscheidet sich in seiner weiteren Entwicklung von dem Organ von *Mustelus laevis* dadurch, dass es sich nicht nur rinnenförmig einfaltet, sondern tubusförmig einstülpt. Schon bei 12 mm Embryolänge macht sich auf Querschnitten durch die Region des Mesocephalicums und des Sinnesorgans eine trichterförmige Einstülpung bemerkbar (Taf. 15 Fig. 24), die bei 13 mm Embryolänge zur Bildung eines kurzen Tubus führt (Taf. 15 Fig. 25), an dessen Grunde (ähnlich wie bei *Must. laevis* an dem Grunde der Sinnesrinne) die Hauptmasse des Placodenstranges anliegt. Sagittalschnitte durch einen 14 mm langen Embryo, die in die gleiche Ebene fallen, in der der Placodenstrang mit dem inneren Tubusende in Verbindung steht, ergeben Bilder, die vollständig den bei *Mustelus laevis* durch die entsprechende Partie der Sinnesrinne erhaltenen Schnitten gleichen: der lang ausgezogene Placodenstrang zeigt eine Zusammensetzung aus zwei dicht aneinander geschmiegtten Zellsträngen, von denen der caudale dem inneren Tubusende anliegt, während der frontale sich continuirlich in die Basis der frontalen

Tubuswand fortsetzt, von der er aller Wahrscheinlichkeit nach — wie der frontale Placodenstrang bei *Mustelus laevis* von der frontalen Wand der Sinnesrinne — abstammt. Am stärksten ausgebildet finde ich das Sinnesorgan bei dem 16 mm langen, in Schräg-Querschnitte zerlegten Embryo XXVII b 828. Infolge der Schnittrichtung ist das tubenförmige Sinnesorgan fast senkrecht zu seiner Längsausdehnung getroffen und zeigt annähernd runde Querschnitte, das linke Organ etwa 15, das rechte etwa 12. (Taf. 15 Fig. 14—16, Übersichtsbild Taf. 15 Fig. 17.) Das Tubuslumen ist sehr fein; die Wandung wird von einem einschichtigen Cylinderepithel gebildet, zeigt aber auf der Medialseite einen Zellstreifen theils anliegend, theils etwas in die Tubuswand eingelagert. Die Grenze zwischen dem Zellstreifen und der Tubuswand ist nur in den proximalen Partien des Tubus deutlich; je weiter die Schnitte nach der äußeren Tubusöffnung fallen, um so mehr verwischt sich die Grenzlinie zwischen den beiden Zellmassen. Am geschlossenen inneren Tubusende legt sich der Zellstreifen an den hier endenden Hauptplacodenstrang und verläuft mit diesem gemeinsam zum Ganglion. Dieser mediale, offenbar von der Tubuswandung producirt Zellstreifen stellt wohl den frontalen Placodenstrang der anderen Embryonen dar. An dem Tubus der rechten Seite liegt auch lateral dicht unterhalb der Öffnung ein kleiner Zellecomplex (Taf. 15 Fig. 15), der wahrscheinlich wie der gegenüber liegende Streifen von der Tubuswandung producirt ist. Von der Tubusöffnung wäre noch ihre Lage in der das Auge dorsal umgebenden Circulärfalte zu erwähnen.

Im Allgemeinen nimmt das Sinnesorgan aber nicht diese lange Tubusform an, verliert auch bald wie bei *Mustelus laevis* den Zusammenhang mit dem Ganglion und gleicht sich in der Peribulbarfalte aus, wo es eine Zeitlang noch als Streifen einschichtigen Cylinderepithels kenntlich bleibt. Der Placodenstrang zerfällt in einzelne Stücke, die am Ectoderm die gleiche Differenzirung erleiden, wie ich sie oben geschildert habe: die Kerne des Zellhaufens treten an dessen Peripherie und umschließen eine centrale Plasmamasse, die vermuthlich Nervenfasern enthält. In dem Strangrest, der mit dem Mesocephalicum in Verbindung bleibt, kommt es zur Ausbildung von Nervenfasern, die aber in späteren Stadien degeneriren.

Die Veränderungen am Ggl. mesocephalicum, das etwas kräftiger entwickelt ist als bei *M. laevis*, verlaufen wie bei dieser Species: das Ganglion nimmt zunächst birnförmige Gestalt an und liegt mit seinem frontalen dicken Theil dem Oculomotorius fest an. In diesem



Stadium finde ich bei dem Embryo XXVII 553 (14 mm, Sagittalschnitte) auf beiden Seiten des Embryo eine Verdoppelung der Trigemino-Mesocephalicum-Commissur, die in einem ventral von der normalen Commissur parallel mit ihr verlaufenden Faserstrang besteht. Durch Umlagerung und caudale Wanderung der Ganglienzellen des Ggl. mesocephalicum wird dessen Hauptmasse an den Trigemino verlagert. Die ursprünglich zellige Verbindung zwischen Ganglion und distalem Oculomotorius wird zu einer Faserbahn ausgestaltet; die zugehörigen Ganglienzellen wandern in der Regel ebenfalls caudad und die Faserbahn spannt sich infolge dessen zwischen dem distalen Oculomotorius und der Ventralfläche des caudad verschobenen Ganglions aus.

Bei der Beschreibung von *M. laevis* hob ich hervor, dass der kräftige Bulbarnerv von dem Ophthalmicus prof. aus sich abzweigt und zwar meist ohne jede Beziehung zu der Verbindung zwischen Ggl. mesocephalicum oder Ophthalmicus und dem distalen Oculomotorius. Auch bei *M. vulgaris* finde ich die gleichen Verhältnisse. Ein in Querschnitte, die das Ggl. mesocephalicum der Länge nach treffen, zerlegter Embryo (XXVII a 840, 17 mm lang) zeigt auch, dass dem Bulbarnerven ein großer Zellcomplex des Ganglions entspricht; bei diesem Embryo, von dem ich einen Schnitt durch die Region des Bulbarnerven in Taf. 15 Fig. 19 abbilde, erscheint die frontale Hälfte des Ganglions in zwei annähernd gleichgroße, durch indifferente Zellen verbundene Ganglienkörper gespalten, die nebeneinander liegen und von denen der mediale Theil frontad in den Ophthalmicus übergeht, während der laterale Theil den kräftigen Bulbarnerven liefert. In dem ventralen Bezirk sind beide Ganglienhälften optisch nicht zu trennen, und ich kann infolge dessen nicht feststellen, ob das ventrad an den distalen Oculomotorius verlaufende Faserbündel nur zu einer Gruppe oder zu beiden Gruppen von Ganglienzellen Beziehungen hat; auch kann ich nicht erkennen, ob vielleicht dieser Faserbahn eine besondere Zellgruppe im ventral-caudalen Theil des Ganglions entspricht. (In der Abbildung ist die Verbindung zwischen Ganglion und Oculomotorius nicht eingetragen.) In den späteren Stadien, in denen das Ggl. mesocephalicum sich vollständig an den Trigemino angliedert, variirt ebenso wie bei *Mustelus laevis* das Verhalten des Bulbarnerven an seiner Abzweigung von dem Ophthalmicus profundus: bei den einen Embryonen erscheint er als Seitenast des Ophthalmicus, bei anderen wieder liegt ihm an seiner Abgangstelle eine besondere Gruppe von Ganglien-

zellen an. Bei einem 23 mm langen Embryo endlich finde ich ähnlich wie bei dem in Fig. 21 (Schema 22c) abgebildeten Verhalten von *Mustelus laevis* auf dem gleichen Niveau an dem Faserbündel des Ophthalmicus lateral und ventral je einen Complex von Ganglienzellen anliegen: aus dem ersteren tritt der Bulbarnerv, aus dem letzteren die Verbindung zwischen Ophthalmicus und Oculomotorius. Die Verhältnisse liegen hier insofern etwas anders, als die beiden Gruppen von Ganglienzellen caudad direct in das Mesocephalicum übergehen, während sie dort durch eine zellfreie Nervenstrecke getrennt waren; auch liegt hier der Ophthalmicus dem Oculomotorius nicht an. Ein distinctes Ganglion ciliare scheint auch bei *Mustelus vulg.* nicht zur Ausbildung zu kommen.

Der proximale Oculomotorius zeichnet sich schon bei Embryonen von 15 mm Länge durch außerordentlichen Zellreichtum aus. Eine Auswanderung von centralen Neuroblasten kann ich nicht finden, alle Zellen im Wurzelgebiet haben auch zunächst den Charakter indifferenten Neurocyten. Um so auffälliger sind deshalb in späteren Stadien kräftig entwickelte Anhäufungen von Ganglienzellen, die theils, wie bei dem in Taf. 14 Fig. 29 abgebildeten Fall, im Wurzelgebiet liegen, theils sich als Zellpolster verschiedener Länge medial oder lateral am Nervenstamm unterhalb der Vereinigung der einzelnen Wurzelstränge finden. Das distale Ende dieser Gangliensmassen springt häufig wulstförmig in das Mesenchym vor (Taf. 14 Fig. 28). Auch wenn man annimmt, dass einzelne centrale Neuroblasten austreten (gesehen habe ich, wie ich oben bemerkte, eine Neuroblastenauswanderung nicht), so ist die kräftige Entwicklung der Ganglien doch kaum auf einzelne Neuroblasten zurückzuführen. Berücksichtigt man dagegen den Umstand, daß die Neurocytenwanderung von dem Ggl. mesocephalicum aus außerordentlich massig ist, so kann man die Vermuthung nicht zurückweisen, dass sich ein beträchtlicher Theil dieser Neurocyten zu Ganglienzellen differenzirt.

In einem Fall (Taf. 15 Fig. 18) fand ich auch eine Faserverbindung, die von einem lateral unterhalb des Wurzelgebietes am Oculomotorius liegenden Ganglion aus zu einem Faserbündel des Trochlearis führte. (Eine Verbindung zwischen Oculomotorius und Trochlearis erwähnt auch DOHRN von *Torpedo* in seiner 25. Studie und bildet sie auf Taf. 13 in Fig. 11 ab.) Die Differenz zwischen frontalen und caudalen Wurzelsträngen ist nicht immer sehr deutlich ausgeprägt. Bei einem Embryo finde ich an dem frontalsten

Wurzelstrang die von *M. laevis* mehrfach erwähnte spindelförmige gangliöse Anschwellung (Taf. 14 Fig. 29).

Die distalen Ganglien sind an den typischen Stellen vorhanden, wenn auch nicht so compact wie bei *M. laevis*; sie geben zahlreiche faserige und auch gangliöse Nervenstämme an die benachbarten Gefäße ab. Die Nervenvertheilung an der Prämandibularhöhle habe ich nicht näher verfolgt; nur so viel sei bemerkt, dass der Rect. inf.-Ast wie bei *M. laevis* medial am Obliquusstiel vorüberzieht und auch mediad verläuft.

### **Scyllium catulus.**

Die beiden *Scyllium*-Arten (*catulus* und *canicula*) zeigen wie die beiden *Mustelus*-Arten eine starke Aufblähung der Kopfhöhlen, in frühen Stadien speciell der Mandibularhöhle und die dadurch bedingte charakteristische Configuration der Vorderkopfganglienleiste; es zeigen sich aber charakteristische Unterschiede in der Entwicklung des Mesocephalicum-Oculomotorius-Systems, die eine eingehendere Beschreibung rechtfertigen. Ich beginne mit *Scyllium catulus*.

Die erste Anlage des Ganglion mesocephalicum finde ich bei dem etwa 7 mm langen Embryo XXXVI 80 (Sagittalschnitte) in Gestalt eines dreizipfigen compacten Zellkörpers, der in dem lockeren Gewebe der Vorderkopf-Ganglienleistenplatte der dorso-frontalen Wölbung der Mandibularhöhle dicht aufliegt (Taf. 16 Fig. 1, 2) und durch sein festeres Gefüge in der sonst lockeren Vorderkopfganglienleiste auffällt. Die Orientirung des Ganglionkörpers ist aus der Figur ersichtlich. Die Ganglienzellen sind schlanke Spindelzellen, die im caudalen Theil der Ganglionanlage in der Richtung der späteren Trigemino-Mesocephalicum-Commissur annähernd parallel gestellt sind, frontal aber in 2 Gruppen nach 2 Richtungen hin mit ihrer Längsachse orientirt sind: ein Theil der Zellen ist ventrad auf den Zwischenraum zwischen Mandibularhöhle und Prämandibularhöhle hin gerichtet und bildet so die ventrale Spitze des Gangliondreiecks; die übrigen Zellen sind in die Bahn des späteren Ophthalmicus profundus eingeschaltet und bilden dessen erste Anlage. Taf. 16 Fig. 2 gibt ein Bild des Ganglionkörpers, der weder direct noch indirect durch die undifferenzirte Ganglienleiste in engerer Beziehung zum Ectoderm steht; dieses zeigt in der Ectodermeinlenkung, soweit sich das auf den Sagittalschnitten erkennen lässt, keine Differenzirung. Ob der ventrale Ganglionzipfel eine für die ersten Stadien von *Sc. catulus* typische Erscheinung ist, lasse ich

dahingestellt; ich finde sie bei *Sc. canicula* wieder und halte diese Ausgestaltung der Ganglionanlage für nicht bedeutungslos, da gerade bei der vorliegenden Species die auch bei *Torpedo* und *Mustelus* mehrfach constatirten rudimentären Nervenanlagen frontal vor dem Ggl. mesocephalicum sehr häufig aufzufinden sind und auf ein zu Grunde gegangenes Nervensystem hindeuten, mit dem vielleicht der erwähnte Ganglionzipfel in Beziehung zu bringen ist. Auf den Sagittalschnitten finde ich keine Andeutung einer Composition der Vorderkopf-Ganglienleiste aus zwei Platten, wohl aber auf Querschnitten durch die Mesocephalicum-Region eines Embryo (XXXVI 301, 8 mm lang, Horizontalschnitte), der kaum weiter entwickelt ist als der oben beschriebene Embryo; hier liegt das quergetroffene Ggl. mesocephalicum (Taf. 15 Fig. 28) als compacte kleiner Ganglionkörper medial in der Gesamt-Ganglienleiste, und lateral von ihm eine Schicht (mindestens 2 Zelllagen) von undifferenzirten Ganglienleistenzellen, die die Ganglionanlage dorsal und ventral umgreifen. Irgend welche Beziehungen zu dem Ectoderm hat die Ganglienleiste noch nicht; das Ectoderm selbst zeigt keine Differenzirung oder irgendwie erkennbare Anlage einer Mesocephalicum-Placode.

Bei dem 7–8 mm langen Embryo XXXVI 180 (Sagittalschnitte) ist die Differenzirung des Ggl. mesocephalicum caudad und frontad weiter fortgeschritten unter gleichzeitiger Dickenzunahme des Ganglionkörpers, der in Folge der Ausdehnung der Mandibularhöhle auf der frontalen Partie des Mandibularhöhlendaches liegt. Das Ganglion hat den ventralen Zellzipfel eingebüßt (vermuthlich durch einfache Umlagerung der Ganglienzellen) und wie in den entsprechenden Stadien von *Mustelus* die Gestalt einer sehr schlanken Spindel angenommen, deren caudales Ende in den Wurzeltheil des Trigemini übergeht, während die frontale Verlängerung, der Ophthalmicus profundus, bis über das Auge vorgedrungen ist. Das bei den vorher beschriebenen Selachier-Arten über Structur und Entstehung der beiden Verlängerungen des Ganglions Gesagte gilt auch für *Sc. catulus*. Einen Anschluss an den im Mandibularbogen liegenden Gangliencomplex des Trigemini erhält das Mesocephalicum bei *Scyllium* nicht. Der undifferenzirte Mantel des Ganglions steht dorsal durch eine breite, locker gefügte Masse von Ganglienleistenzellen in Contact mit dem Ectoderm, das aber keine wesentliche Verdickung an der Contactstelle und keine Differenzirung seiner Zellen zeigt; eine Zellabspaltung findet demnach in diesem Stadium nicht statt. — Auf beiden Seiten des Embryo finde ich den Oculomotorius im ersten

Entwickelungsstadium: an der linken Seite sieht man auf dem abgebildeten Schnitt (Taf. 15 Fig. 21) in dem sehr undeutlich umschriebenen centralen Kern des Oculomotorius 3 Neuroblasten mit ihren peripheren Ausläufern convergirend einen über das Niveau der Hirnbasis ragenden kurzen Plasmastumpf bilden; seine Fortsetzung liegt auf dem lateral benachbarten Schnitt [der Einfachheit halber habe ich die beiden Schnitte in einer Zeichnung vereinigt]: hier sind die 3 Fortsätze noch für ein kurzes Stück zu einem einzigen dicken Plasmafaden verklebt, splintern sich aber dann in mehrere feine Plasmafädchen auf, die zum Theil nach kurzem Verlauf wieder verkleben, zum Theil isolirt durch das Mesenchym in der Richtung auf das Mesocephalicum verlaufen, ohne aber das Ganglion zu erreichen. Außer diesen Fortsätzen überragen noch andere kürzere das Niveau der Hirnbasis; ihre Zugehörigkeit zu Neuroblasten lässt sich aber nur theilweise feststellen. Alle Plasmafäden sind außerhalb des Hirns kernlos. Auf der rechten Seite des Embryo besteht die Oculomotoriusanlage ebenfalls aus mehreren aus dem Hirn hervortretenden Plasmazügen, die theils dicht am Hirn freiden, theils sich etwas weiter im Mesenchym verfolgen lassen; ein kräftiger Plasmastrang, der wohl auch die Ausläufer von mehr als einem Neuroblasten repräsentirt, splittert sich wie auf der linken Seite in mehrere Theilfäserchen auf, die distal zum Theil wieder verkleben. Sehr wesentlich ist folgender Befund auf derselben Seite dieses Embryo: an einer Stelle des Hirnbodens sind 2 Neuroblasten mit dem größten Theil ihres Zellkörpers über die Hirnbasis herausgetreten, und ihr Platz, den sie im Hirnboden zwischen den anderen Neuroblasten und in dem spongiösen Plasmanetzwerk einnahmen, ist noch durch eine Gewebslücke kenntlich, die etwa der Breite der ausgetretenen Zellen entspricht (Taf. 14 Fig. 21): bei *Sc. catulus* treten demnach schon im Beginn der Oculomotoriusentwicklung Neuroblasten aus.

Ein ähnliches Stadium (XIV a 124, 7 mm lang, Sagittalschnitte), wie es die linke Seite des eben beschriebenen Embryo zeigt, ist mit PARON'S Modification der Bielschofsky-Methode behandelt. Auch bei diesem Embryo verlassen eine Anzahl von feinen Zellausläufern den Hirnboden, enden theils unmittelbar nach dem Austritt, theils lassen sie sich ein Stück weit auf das Mesocephalicum zu verfolgen. Aus den Präparaten geht mit Sicherheit hervor, dass sich in den Neuroblasten und ihren Ausläufern auch die ersten Fibrillen entwickeln; ich gebe in Taf. 14 Fig. 22 einen Neuroblasten mit seinem außen an



der Hirnfläche hakenförmig abgebogenen Ausläufer wieder. (Die hakenförmige Krümmung ist wohl eine Fixierungserscheinung. Vergl. das oben bei *Torpedo ocellata* auf p. 281 Gesagte.) Leider sind außerhalb des Hirns alle Ausläufer abgerissen; so kann ich nicht feststellen, ob die im Mesenchym liegenden Plasmafäden zu je einem Neuroblasten gehören oder Verklebungen von Fortsätzen mehrerer Zellen sind; das letztere ist bei einigen Stücken wahrscheinlich, da ich in ihnen mehrere Achseneylinder oder Fibrillenbündel erkennen kann.

Bei dem 8 mm langen Embryo XXXVI 304 (Horizontalschnitte) ist das einschichtige Ectoderm im Grunde der Ectodermeinsenkung dorsal von der Mesocephalicumanlage etwas verdickt durch Umformung der cubischen Ectodermzellen zu hohen Cylinderzellen; an einigen Stellen ragen einzelne Zellen über das Niveau der Nachbarzellen nach innen hervor, und man erhält den Eindruck, dass in diesem Stadium ein Austritt von Zellen aus dem Verbande der Cylinderzellenschicht nach innen stattfindet; ich komme weiter unten auf diese Erscheinung zurück. Gegenüber der Zahl der unter dem Ectoderm liegenden Ganglienleistenzellen, die als lockere Zellmasse die Ganglionanlage einhüllen (besonders zahlreich auf deren Dorsalfläche), können die Ectodermzellen in diesem Stadium noch keine Rolle spielen; engere Beziehungen zwischen Ganglienleiste und Ectoderm bestehen jedenfalls noch nicht. Eine Oculomotoriusanlage fehlt diesem Embryo noch.

Bei dem 9 mm langen Embryo XXXVI 309 (Horizontalschnitte) sind die Beziehungen zwischen dem lateralen Ganglionmantel und dem Ectoderm insofern enger geworden, als außer dem Zellmaterial der Ganglienleiste, das dorsal oberhalb des Ganglions dem Ectoderm als lockere Zellmasse anliegt, ein compacterer Strang auf der Lateralfläche des Ganglions in das Ectoderm eingeschmiegt ist, so dass die Ectodermzellen durch den Druck dieses Zellstranges zu flachen Zellen deformirt sind; über seine Herkunft kann ich nichts aussagen. Der Oculomotorius ist bis zu dem Ggl. mesocephalicum vorgedrungen und steht im zweiten Entwicklungsstadium, in dem die Neurocyten des Ganglionmantels bis zu dem Hirnboden an den von dort aus vorgeschobenen Neuroblastenausläufern entlang wandern; im vorliegenden Fall sind sie bis fast an den Hirnboden vorgedrungen, ihre Zahl ist aber im Vergleich zu den Neurocytenmassen bei *M. vulgaris* sehr gering. Da bei *Sc. catulus*, wie ich oben bemerkte, schon im ersten Entwicklungszustand des Oculomotorius Neuroblasten auf-

treten, könnte man auf den Gedanken kommen, dass hier wenigstens ein Teil der Neurocyten, die sich am Stamm des jungen Nerven vorfinden, aus dem Hirnboden stamme. Es besteht aber eine so große histologische Differenz zwischen beiden Zellarten, dass die austretenden centralen Zellen sofort als Ganglienzellen kenntlich sind. Für eine rückschreitende Differenzirung von Ganglienzellen zu Neurocyten finde ich aber keine Anhaltspunkte, so dass ich die Abkunft aller am Oculomotorius liegenden Neurocyten vom Ganglionmantel für sicher halte. — Der gleichfalls 9 mm lange Embryo XXXVI 177 (Sagittalschnitte) ist etwas weiter entwickelt als der vorher beschriebene Embryo. Der Entwicklungszustand des Mesocephalicum-Oculomotoriussystems ist folgender (Taf. 16 Fig. 3): das Ganglion liegt frontal-dorsal über der Mandibularhöhle, die sehr stark aufgebläht ist, gleichzeitig aber von vorn her durch die ebenfalls an Volumen zunehmende Prämandibularhöhle eingeengt wird. Infolge dessen wird das ganze Mandibularhöhlendach dorsad kuppelförmig aufgewölbt und drückt die lange Trigemini-Mesocephalicum-Commissur in geschwungenem Bogen dorsad. An der Einwölbung des Mandibularhöhlendaches durch das Ganglion ist ersichtlich, dass dieses dem Drucke der sich blähenden Kopfhöhle einen stärkeren Widerstand entgegengesetzt als die Commissur, wenn auch seine Form selbst etwas durch die abweichende Lage der Commissur verändert ist: der Ophthalmicus profundus zieht nicht in der geraden Verlängerung der Längsachse des Ganglions frontad, bildet vielmehr einen dorsal offenen stumpfen Winkel mit der Ganglionachse, so dass die Commissur mit Ganglion und Ophthalmicus ein liegendes  $\sim$  ergeben. An der Ventralfläche des Ophthalmicus liegt frontal vor dem Ggl. mesocephalicum eine Gruppe von Neurocyten, die ich in gleicher Position schon von den anderen Species erwähnt habe. Der Ganglionmantel erhöht sich dorsal-lateral zu einer breiten Zellmasse, die sich an das jetzt deutlich abgegrenzte Sinnesorgan anlegt. Das letztere stellt eine kleine nach außen etwas vorgewölbte Platte dar, deren Zellen nur wenig höher als die des benachbarten Ectoderms sind. In der Platte sind auf ihrer Innenseite die zur Abspaltung von einzelnen Zellen und Zellgruppen führenden Differenzirungsvorgänge von Ectodermzellen sehr deutlich sichtbar (Taf. 16 Fig. 16, 17 und das Übersichts-bild Fig. 3): die Zellen runden sich in der Ectodermbasis ab und schieben sich aus ihr nach innen heraus, vermischen sich aber nicht mit den Ganglienleistenzellen, sondern bilden eine compacte Masse, die sich frontal-lateral an die breite Verbindung zwischen

Sinnesorgan und Ganglionkern anlegt und bis zu diesem sich verfolgen lässt. Die Grenze zwischen den beiden Zellgruppen differenter Herkunft ist in diesem Fall, wie die Figuren 16 und 17 (Taf. 16) zeigen, sehr deutlich. Eine Differenzirung von Ectodermzellen findet auch frontal vor der Placode und ihrer Verbindung mit dem Ganglion statt. Im vorliegenden Falle finde ich auf derselben Seite des Embryo 3 dieser differenzirten Zellen, von denen 2 dicht aneinander geschmiegt halb im Ectoderm, halb im Mesenchym liegen; die dritte liegt noch ganz in dem Ectoderm. Wie wir später sehen werden, vermischen sich diese unabhängig von der Mesocephalicum-placode sich differenzirenden Zellen nicht mit dem Placodenstrang, entwickeln sich vielmehr selbständig durch mitotische Zellvermehrung zu größeren oder kleineren Zellgruppen, die den Zusammenhang mit dem Ectoderm verlieren und als kleine selbständige Ganglien secundär mit dem Oculomotorius-Mesocephalicumsystem in Beziehung treten. Ich gehe weiter unten genauer auf ihre Entwicklung ein. — Der Oculomotorius ist, soweit ich erkennen kann, nur in seinem proximalen Theil entwickelt und hier bis zum Verschmelzungspunkt der einzelnen Wurzelstränge mit Neurocyten bedeckt. Die Stelle, an der der Oculomotorius median mit dem Mantel des Ggl. mesocephalicum in Beziehung tritt, ist in dem Übersichtsbild Taf. 16 Fig. 3 durch den gestrichelten kleinen Kreis angegeben. Nur diese begrenzte Stelle des Ganglionmantels scheint Neurocyten an den proximalen Oculomotorius zu liefern. Der Punkt liegt dorsal von dem Ganglionkern; so wird es verständlich, dass in späteren Stadien, in denen der das Ganglion mit der Placode verbindende Zellstrang durch das Abrücken des Ganglions vom Ectoderm gedehnt wird, der Oculomotorius sehr häufig ein kleineres oder größeres Stück gemeinsam mit dem Placodenstrang verläuft.

Die weitere Entwicklung der Verbindung zwischen Ganglion und Ectoderm habe ich nicht bis in alle Einzelheiten verfolgen können. Es treten mehrere verbindende Zellstränge auf, ob durch Spaltung der ersten Anlagen oder durch Neuanlagen, weiß ich nicht. Erwähnenswerth ist, dass die schon oben erwähnte lateral am Ganglion liegende Zellgruppe sich constant durch festes Gefüge auszeichnet. Die Quantität der von der Placode gelieferten Zellen ist relativ gering. Die Placode selbst hat eine sehr geringe Ausdehnung und Dicke und scheint sich nur in Ausnahmefällen zu einem typischen Grubenorgan auszugestalten, verfällt auch bald der Degeneration.

Bei 12 mm langen Embryonen ist die dorsale Mandibularhöhlenpartie schon im Begriff, seitlich unter der Trigemino-Mesocephalicum-Commissur auszuweichen; dadurch wird der Bogen, den diese beschrieb, flacher und sie selbst kürzer. Zur Verkürzung der Commissur trägt auch das Wachstum des Ganglions selbst bei, dessen Längenwachstum hauptsächlich in caudaler Richtung erfolgt. — Der Oculomotorius kreuzt die Frontalpartie des Ganglions und steht mit dieser in engstem Contact; sein distaler Abschnitt ist als sehr zelliger Strang angelegt, der sich zwischen Prämandibularhöhle und Mandibularhöhle einschiebt. Die Ebene, in der in diesem Stadium der distale Oculomotorius verläuft, liegt nur wenig weiter frontal vor der des proximalen Stammes; so beschreibt der Nerv nur eine schwache S-förmige Krümmung, jedenfalls bei Weitem nicht so stark wie bei gleichgroßen Musteliden. Vom Ganglion aus wandern ebenso wie aus der frontal von dem Mesocephalicum am Ophthalmicus liegenden Zellansammlung Neurocyten ventrad an den distalen Oculomotorius; Taf. 16 Fig. 4 gibt ein Übersichtsbild über diese Verhältnisse von dem 12 mm langen Embryo XXXVI a 462, Taf. 16 Fig. 15 ein Detailbild von dem gleich großen Embryo XXXVI 30. Bei einem anderen 12 mm langen Embryo (XXXVI 203, Sagittalschnitte) ist auf der linken Seite die Verbindung zwischen Ganglion und distalem Oculomotorius ganz aufgehoben und nur der frontale Zellcomplex am Ophthalmicus liefert noch Neurocyten an den Oculomotorius. Auf der rechten Seite dieses Embryo ist ein Neuroblast im Moment des Austrittes aus dem Hirnboden getroffen worden. Schon in diesem Stadium können, wie derselbe Embryo zeigt, die isolirten frontal von dem Mesocephalicum-Organ liegenden Placoden beträchtliche Größe erreichen; auf die in ihnen sich abwickelnden Differenzierungsvorgänge gehe ich weiter unten ein und will hier nur bemerken, dass jetzt schon in diesen Zellkörpern typische Nervenfasern gebildet werden. Auf der rechten Seite verläuft der aus dem birnförmigen Placodenkörper auswachsende feine Nerv unter dem Ectoderm entlang, während das in das Mesenchym ragende Ende abgerundet ist; auf der linken Seite ist der am Ectoderm mehrzipflige Placodenkörper in der Richtung auf den Oculomotorius spitz ausgezogen und enthält hier vermuthlich Fasern oder Faseranlagen.

Der 12 $\frac{1}{2}$  mm lange Embryo XXXVI 194 (Sagittalschnitte) ist dadurch bemerkenswerth, dass auf seiner linken Seite der Oculomotorius über die Dorsalkante des Mesocephalicums auf dessen Lateralfäche biegt und von dort aus zwischen Mandibularhöhle und



Prämandibularhöhle ventrad tritt. Die Trigemini-Mesocephalicum-Commissur bildet nun einen gestreckten, sehr feinen Faserstrang, der im Innern kernlos, außen nur mit wenigen Neurocytenkernen belegt ist. Der Ophthalmicus profundus erscheint bedeutend stärker als die Commissur und enthält Ganglienzellen. Am Mittelhirn sind rechts wieder 2 austretende Neuroblasten getroffen. Auch der 13 mm lange Embryo XXXVI 161 (Horizontalschnitte) zeigt anormale Beziehungen des Oculomotorius zum Ganglion, insofern der Nerv durch die Spitze des Ganglions hindurchtritt; auf einen ähnlichen Fall gehe ich weiter unten ein. 2 Placoden der linken Seite liegen frei im Mesenchym, durch einen größeren Zwischenraum vom Ectoderm getrennt, und sind in der Richtung auf den Oculomotorius lang ausgezogen; die eine von ihnen erscheint durch die Längsstreckung der sie bildenden Zellen als kurzer primärer sensibler Nerv (s. Taf. 15 Fig. 31).

Eine weitere Variation der Beziehung zwischen Oculomotorius und Mesocephalicum zeigt der 13 mm lange Embryo XXXVI 326 auf seiner linken Seite: hier ist die Verbindung zwischen Ganglion und dem etwas verdickten Grunde der Ectodermeinsenkung zu einem langen kräftigen Zellstrang ausgebildet, der Fasern und Ganglienzellen enthält. Wie sich diese Fasern distal und proximal verhalten, kann ich nicht feststellen; am Ganglion biegen sie auf die Lateralfläche. Der Oculomotorius tritt nun an den Placodenstrang etwa in der Mitte zwischen Ganglion und Ectoderm (s. Taf. 15 Fig. 33), verläuft dann mit ihm, durch Neurocyten eng verbunden, gemeinsam bis zum Ganglion, um hier mediad-frontad abzubiegen. Zwischen den Fasern des Nerven und denen des Placodenstranges scheinen keine directen Beziehungen zu bestehen, ganz ausschließen kann ich sie nicht.

Besondere Beachtung verdient der 14 mm lange Embryo XXXVI a 472 (Sagittalschnitte) durch eine auf beiden Seiten des Embryo vorhandene Verdoppelung der Ggl. mesocephalica und der Ophthalmici in ihrem proximalen Theil. Ich bilde die linke Seite in Taf. 16 Fig. 5 ab. Die Ganglien und Nerven sind in sagittaler Richtung übereinander gelagert, verschmelzen aber caudal zu der einheitlichen Trigemini-Mesocephalicum-Commissur. Auf der abgebildeten Seite ist der Oculomotorius sowohl mit dem unteren Ganglion und unteren Ophthalmicus wie mit dem oberen Ganglion durch Neurocyten verbunden, rechts dagegen nur mit dem ventralen Ganglion durch eine feine Zellkette. Außer den beiden in der Figur abgebildeten zelligen Verbindungen zwischen dem Ectoderm und dem Ganglion bestehen



noch etwa 2 laterale Verbindungen, die aber schräg getroffen und deshalb in der Figur nicht wiedergegeben sind; auf der anderen Embryoseite bestehen nur die beiden dorsalen Verbindungen, von denen die frontale mit der Hauptmasse ihrer Zellen am Ectoderm liegt und nur durch einen feinen, offenbar faserhaltigen Fortsatz mit dem Ganglion verbunden ist. Über die Art der Verbindung zwischen den Placodensträngen und dem Ectoderm bin ich nicht klar: theils liegen die Zellen der ersteren dem Ectoderm nur an, theils sind sie so eng mit einander verbunden, dass eine Grenze zwischen beiden nicht erkennbar ist. Eine umschriebene Sinnesplatte besteht nicht; das Ectoderm ist dort, wo die Verbindungsstränge anliegen, zu einem einschichtigen Cylinderepithel verdickt. In der Region der ganzen verflachten Ectodermeinbuchtung liegen zahlreiche Placoden (etwa 6 auf jeder Seite) in verschiedenen Größen und Stadien: theils liegen sie noch in das Ectoderm eingebettet, theils nur noch an die Innenfläche des Ectoderms angeschmiegt, theils schon frei als Zellballen im Mesenchym. Im Wurzelgebiet ist die Ansammlung der Neurocyten stärker geworden; bei dem vorliegenden Embryo, der mit Hämalaun-Orange gefärbt ist und eine gute Farbdifferenz zwischen gelben Fasern und bläulichem Plasma zeigt, kann man sehr deutlich erkennen, wie die Neurocyten mit vielfachen Fortsätzen die Wurzelfasern umspinnen; Taf. 16 Fig. 11 gibt ein Bild von diesen Verhältnissen. Am Stamm des Nerven biegen einzelne Neurocyten ab und schicken einen plasmatischen Ausläufer in das Mesenchym fast senkrecht zur Richtung des Oculomotorius; ich vermute, dass diese Erscheinung eine Anlage von Seitenschleifen des Nerven darstellt, wie sie in späteren Stadien (Taf. 16 Fig. 21) sehr häufig sind. Fasern, an denen sich die Neurocyten aufrichten könnten, sind nicht erkennbar. Außer der in der Fig. 13 sichtbaren Zelle liegen etwas weiter distal an dem Oculomotorius der gleichen Seite noch 2 weitere Zellen, die das gleiche Bild bieten.

Bei dem 15 mm langen Embryo XXXVI 346 (Horizontalschnitte) enthält auf der linken Seite der Placodenstrang an seiner Basis einen Complex von Ganglienzellen, die deutlich von dem Ganglienkörper des Mesocephalicums abgesetzt sind, vielleicht auch in der Längsrichtung des Stranges auf das Ectoderm zu verlaufende Fasern bilden. Der Strang legt sich mit seinem distalen Ende an das Ectoderm, das an dieser Stelle durch Verlängerung seiner Zellen zipfelförmig nach innen vorspringt. Zwischen beiden Geweben ist aber eine Grenze erkennbar; das Gleiche gilt für eine dicht darüber

liegende Stelle, wo ein länglicher birnförmiger Zellkörper in das Mesenchym ragt, lateral aber mit einem Zellknopf sich an eine erhöhte, nach innen vorspringende Ectodermstelle anschmiegt. Taf. 15 Fig. 26 gibt die distalen Enden des Placodenstranges und des darüber liegenden Zellkörpers mit den beiden erhöhten Ectodermstellen wieder; ob der obere Zellkörper als selbständige Placode oder abgesprengtes Stück des Placodenstranges anzusehen ist, weiß ich nicht; auch enthalte ich mich eines Urtheils über die Herkunft seiner Zellen. Wie das Übersichtsbild Taf. 15 Fig. 27 zeigt, ist der Oculomotorius mit der Basis des Placodenstranges, der, wie erwähnt, eine Gruppe von Ganglienzellen enthält, und mit der Dorso-Medialfläche des Mesocephalicums fest verbunden; der Nerv ist im 3. Entwicklungsstadium und zeigt centrale Fasern und einen peripheren Neurocytenmantel.

Wie Sagittalschnitte durch 15 mm lange Embryonen ergeben, nimmt in diesen Stadien das Mesocephalicum wurstförmige Gestalt an; dadurch wird die Trigemino-Mesocephalicum-Commissur stark verkürzt und bei dem in Taf. 16 Fig. 10 abgebildeten Embryo XXXVI 169 auf ein kurzes Faserstück reducirt. Eine Verbindung zwischen Ganglion und Ectoderm besteht auf der in Fig. 10 wiedergegebenen Seite nicht mehr, von dem Placodenstrang ist nur am Ectoderm und am Ganglion ein kleiner zelliger Rest erhalten; auf der rechten Seite dagegen geht aus einer dem Ganglionkern aufliegenden Gruppe von Ganglienzellen ein feiner Nerv in dorsaler Richtung hervor und tritt in Verbindung mit einem länglichen Zellstab, der seinerseits sich mit seinem distalen Ende an das Ectoderm legt. Das Ectoderm zeigt keine besonders auffällige Erhöhung an dieser Stelle. — Die dem Ophthalmicus vor dem Mesocephalicum anliegende Gruppe von Neurocyten ist lateral-ventral vom Nerven der Masse nach noch kräftig entwickelt, zieht sich auch auf der abgebildeten Seite ventrad-laterad in einen Zellstab aus, zeigt aber histolytische Degenerationserscheinungen. Der Oculomotorius ist eng an die frontale Partie der Medialfläche des Mesocephalicums geschmiegt und durch Neurocyten mit diesem verbunden; man erhält den Eindruck, dass auch in diesem Stadium von der Ventralfläche des Ganglions an den distalen Oculomotorius Neurocyten wandern. Am Hirnboden sind im Wurzelgebiet eine ganze Anzahl von Neuroblasten theils ausgetreten, theils im Moment des Austretens getroffen; dass es sich thatsächlich um Neuroblasten, nicht um Neurocyten handelt, geht aus dem homogenen Kern hervor, der für die Neuroblasten-Differenzirung charakteristisch ist.

Zur Ergänzung von Taf. 14 Fig. 21 gebe ich in Taf. 14 Fig. 23–25 noch 3 Abbildungen von verschiedenen Stadien des Austritts. Der Neuroblast der Fig. 23 liegt mit einem Theil seines Plasmakörpers und mit seinem Kern noch in der Spongiosa des Hirnbodens eingebettet und verzüngt sich distad continuirlich zu einer sehr feinen lichtbrechenden Faser. Der Kern erscheint klein, da er mit seiner Längsachse schräg zur Schnittrichtung liegt und deshalb schräg quer getroffen ist; sein proximales Ende und ebenso das des Neuroblastenplasmas ist nicht erkennbar. Die beiden Neuroblasten der Fig. 24 liegen fast ganz außerhalb des Hirnbodens und ragen in diesen nur noch mit kurzen abgerundeten Plasmazapfen in die Spongiosa. Distad ziehen sich beide ebenfalls spitz aus. Zwischen beiden Zellkörpern besteht eine geringe Differenz der Plasmafärbbarkeit: der obere Neuroblast ist etwas gelblicher von dem Orange gefärbt, der untere etwas bläulicher vom Hämalaun; so erhält man den Eindruck, dass der obere Neuroblast in seiner Differenzirung weiter fortgeschritten ist, als der untere. In der Structur und Färbung der Kerne stimmen beide überein. Weiter bilde ich in Fig. 25 einen Neuroblasten ab, der außerhalb des Hirnbodens liegt (er steht noch in Contact mit ihm, die Verbindung liegt aber auf dem vorhergehenden Schnitt) und wie der in Taf. 12 Fig. 28 abgebildete Neuroblast von *Torp. oc.* multipolar ist. Im Wurzelgebiet dieses Embryo finden sich Anlagen von Seitenschlingen, die von lang ausgezogenen Neurocyten gebildet werden.

Der 16 mm lange Embryo XXXVI 102 (Sagittalschnitte) zeigt mir 2 wichtige Stadien der Entwicklung von Placoden; es sind 2 größere Ballen von Ganglienzellen, die vollständig vom Ectoderm losgelöst sind und ihm eine abgerundete Fläche zukehren, während sie in der Richtung auf den Oculomotorius zu (fast senkrecht zu dessen Verlaufsrichtung) spitz ausgezogen sind; dieser Fortsatz besteht aus Nervenfasern, die aus dem Innern der Zellmasse sich zu einem kurzen Nerven sammeln und auf der rechten Embryoseite frei im Mesenchym enden, links dagegen in den Stamm des Oculomotorius eintreten; ob sie hier distad oder proximad oder in beiden Richtungen verlaufen, kann ich in Folge der ungünstigen Schnittrichtung nicht erkennen, die den Nerven der Placode schräg quer trifft und auch für eine zeichnerische Wiedergabe zu ungünstig ist.

Die rechte Seite des 16 mm langen Embryo XXXVI 353 zeigt ähnliche Lagebeziehungen zwischen Oculomotorius und Mesocephalicum wie der p. 336 erwähnte Embryo: der Nerv tritt durch die

Spitze des Ganglions hindurch. Auf der linken Embryoseite tritt der Stamm des Oculomotorius auf der Dorsalfläche des Ganglions an die Basis des Placodenstranges, läuft als compactes Faserbündel frontad-ventrad durch die Masse der Ganglienzellen und tritt ventral an der Ganglionsspitze aus. Ich bilde 3 Schnitte ab, von denen der eine das Herantreten des Oculomotorius an die Basis des Placodenstranges wiedergibt; die Figur (Taf. 15 Fig. 8) zeigt weiter, dass der Kern des Ganglions auf dem Querschnitt in diesem Niveau nur etwa die Hälfte einnimmt; die übrigen Zellen sind theils Ganglienzellen, die die Fasern des Placodenstranges liefern, theils indifferente Neurocyten; ferner geht aus der Figur hervor, dass der proximale Oculomotorius in das 3. Entwicklungsstadium (kernfreier centraler Faserstamm, mantelförmige Zellhülle) getreten ist. Der 2. abgebildete Schnitt (Fig. 9) zeigt das Oculomotoriusbündel in der Zellmasse, die dem Ganglionkern aufliegt und zum großen Theil ebenfalls aus Ganglienzellen besteht; ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass sich diese Ganglienzellen am Aufbau des Nerven betheiligen. Der 3. Schnitt endlich zeigt den Oculomotorius mitten zwischen den Ganglienzellen des frontalen Theils des Ganglionkerns (Fig. 10). Ich füge noch ein Übersichtsbild bei, um die Beziehungen zwischen Ganglion und Ectoderm und die Lage zweier Placoden wiederzugeben (Taf. 15 Fig. 11). Die Verbindung zwischen Placodenstrang und Ectoderm wird durch eine sehr feine, hakenförmig gebogene Faser vermittelt, die in das zipfelförmig ausgezogene Ectoderm übergeht; an der Basis dieses Placodenstranges sitzt dem Mesocephalicum lateral ein Histolysen enthaltender Rest eines 2. Stranges auf, der seine Verbindung mit dem Ectoderm schon aufgegeben hat. Die Placoden (links 10, rechts 6) zeigen mannigfache Form und Stadien ihrer Loslösung vom Ectoderm; einige liegen noch als abgerundete Zellballen in das Ectoderm eingeschmiegt (z. B. die eine in Taf. 15 Fig. 11 getroffene); andere wieder zeigen verschiedene Stadien der Loslösung: die in Taf. 15 Fig. 30 wiedergegebene kleine keulenförmige Placode liegt mit dem verdickten Ende am Ectoderm und ragt spitz mit einer ausgezogenen Zelle in das Mesenchym; hier scheint keine Faser ausgebildet zu sein; die wurstförmige Placode von Taf. 15 Fig. 11 dagegen ist mit dem Ectoderm durch eine Faser verbunden und zeigt ihr auf den Oculomotorius zu gerichtetes Ende etwas abgerundet.

Eine weitere Placode, die ich in Taf. 15 Fig. 32 abbilde, hat ihre Verbindung zu dem Ectoderm vollständig aufgegeben und liegt



als kleiner kugelrunder Zellballen im Mesenchym; ihre Ursprungsstelle am Ectoderm ist aber noch durch einen zipfelförmig nach innen vorspringenden Zellkegel kenntlich. Auf der rechten Seite des Embryo liegen außer kleineren Placoden 2 größere längliche Körper, die ihre Verbindung mit dem Ectoderm gelöst haben; aus jeder Placode geht auf der dem Ectoderm abgewendeten Seite ein kurzer Nervenstamm in der Richtung auf den Oculomotorius hervor, ohne aber diesen Nerven zu erreichen; bei der unteren Placode ist auch das äußere Ende in eine feine Faser ausgezogen: ob die Verbindung mit dem spitz ausgezogenen Ectodermzipfel nur artificiell unterbrochen ist, weiß ich nicht. Der Placodenstrang dieser Seite ist der Masse nach kräftig entwickelt, zeigt auch am peripheren Ende nahe am Ectoderm eine Gruppe von Ganglienzellen, aber keine Fasern und ist scheinbar im Zerfall begriffen.

Bei 17 mm Embryolänge ist die Annäherung der Zellmasse des Mesocephalicums an den Trigemini so weit fortgeschritten, dass man von einer Commissur, die nur noch durch eine Einschnürung angedeutet ist, nicht mehr sprechen kann. Die Verbindung zwischen Mesocephalicum und Ectoderm ist meist gelöst, ein faserhaltiger Rest des Placodenstranges aber noch häufig erhalten. Die Bulbarnerven kann ich mit Sicherheit als feine, laterad verlaufende Nervenstämme erkennen, sie erscheinen in diesem Stadium als Seitenzweige des Ophthalmicus. Zur Beschreibung wähle ich die linke Seite des 17 mm langen Embryo XXXVI a 489 (Sagittalschnitte). Das Mesocephalicum sitzt ohne Commissur dem Trigemini an und zeigt die Form einer langen Spindel, den Ganglionkörper, dem auf der Dorsal-Lateralfläche eine compacte Zellmasse breit ansitzt; die letztere geht in den theils zelligen, theils faserigen Rest des Placodenstranges über, der nur durch eine feine Faser mit dem Ectoderm in Contact steht. Der Oculomotorius zieht medial am frontalen Theil des Ganglions vorüber und steht außer durch Zellen auch durch 2 Faserbahnen in Beziehung zu ihm: der eine Faserstrang geht aus derselben Gruppe von Ganglienzellen hervor, die die Fasern des Placodenstranges liefern und dem Kern des Mesocephalicums dorsal-lateral aufliegen, zieht von hier aus auf der Außenseite des Ganglions ventrad und verschwindet in einem langen Neurocytenpolster, das der Lateralfläche des Oculomotorius aufliegt. Den Verlauf dieser Faserbahnen, die vielleicht den oben von *Mustelus laevis* auf p. 321 erwähnten Fasern entsprechen, gebe ich schematisch in Taf. 16 Fig. 18 wieder.

Die 2. Faserverbindung geht aus dem Kern des Ganglions selbst



von einer ventralen Gruppe Ganglienzellen an die Caudalfläche des Oculomotorius; sie ist in Taf. 16 Fig. 19 abgebildet. Aus der gleichen Gruppe stammen vermuthlich die Fasern des Ciliarnerven, der als feines Stämmchen vom Ophthalmicus laterad-ventrad abbiegt. Die übrigen aus dem Kern des Ganglions stammenden Fasern sind in den Ophthalmicus prof. eingeschaltet. Außer durch die Faserbahnen ist der sehr neurocytenreiche distale Oculomotorius auch durch Zellen mit der Ganglionspitze und der Ventralfläche des Ophthalmicus verbunden; alle diese Zellen sind indifferente Neurocyten. Auf der rechten Körperseite sind die Verbindungen zwischen den einzelnen Theilen des Oculomotorius-Mesocephalicum-Systems nicht so deutlich zu erkennen. Hier nimmt außer dem Placodenstrangrest, der mit einer distalen Zellanschwellung frei im Mesenchym endet und dem der linken Seite entspricht, aus derselben Zellgruppe caudal hinter dem ersten Strang ein zweiter Nerv seinen Ursprung; er läuft an der Vorderfläche des Obliquus superior entlang und tritt vermuthlich mit einem laterad-frontad um die Muskelanlage greifenden Ast des Ophthalmicus minor in Verbindung.

Auch bei dem ebenfalls 17 mm langen Embryo XXXVI 369 (Horizontalschnitte) bestehen noch sehr enge Beziehungen zwischen Mesocephalicum und Oculomotorius; das Gewirr von Zellen und Fasern ist aber so stark, dass ich Einzelheiten der Verbindung nicht erkennen kann. Bemerkenswerth an dem Embryo ist auf jeder Seite lateral an dem proximalen Oculomotorius je ein kegelförmiges Ganglion, aus dem 3 Faserstämmchen austreten (Taf. 15 Fig. 35): aus der dem Oculomotorius anliegenden Basis geht eine Faserbahn dorsad, eine zweite in entgegengesetzter Richtung distad-ventrad in den Stamm des Oculomotorius über; der 3. Nerv verläuft aus der Spitze der Zellpyramide laterad in der Richtung auf das Ectoderm zu, endet aber frei im Mesenchym. Ich vermüthe in diesen Ganglien Placoden, die auf ihrer auf den Oculomotorius zu gerichteten Wanderung den Nerven erreicht haben; einen ähnlichen Fall, wo das Ganglionkörperchen mit Sicherheit als wandernde Placode anzusprechen war, habe ich oben erwähnt. Bemerkenswerth sind auf der rechten Seite Oculomotoriusäste, die an die Caudalwand der Prämandibularhöhle verlaufen; welchen typischen Muskelästen sie entsprechen, weiß ich nicht. Von der übrigen Vertheilung der Muskelnerven des Oculomotorius will ich nur erwähnen, dass wie bei den Musteliden der Rectus inf.-Ast medial vom Obliquusstiel abzweigt und mediad läuft.

Ein anderer 17 mm langer Embryo XXXVI 361 (Horizontalschnitte) zeigt an der medialen Fläche des proximalen Oculomotorius unterhalb des Wurzelgebietes längliche Zellpolster, die zum Theil von Ganglienzellen, zum Theil von Neurocyten gebildet werden. Daraus scheint mir hervorzugehen, dass die späteren proximalen Ganglien am Hirnboden nicht etwa nur von austretenden Neuroblasten, deren Austritt allerdings noch fort dauert, gebildet werden, sondern zum Theil wenigstens durch Umdifferenzirung der centrad gewanderten Neurocyten; oder man müsste annehmen, dass die noch nicht differenzirten Neurocyten, die sich zwischen den Ganglienzellen der Zellanschwellung finden, überhaupt keine Differenzirung als Ganglienzellen eingehen und beim Aufbau der Ganglien z. B. als Kapselzellen nur eine secundäre Rolle spielen. — Auf der rechten Seite des Embryo (die linke ist nicht vollständig) liegt der Oculomotorius dem Mesocephalicum noch fest an, zeigt aber keine directe Faser Verbindung; indirect ist der distale Oculomotorius noch mit dem Ganglion durch einen Faserstamm verbunden, der sich frontal vom Ganglion aus dem Ophthalmicus laterad-ventrad abzweigt und sich bald in den laterad ziehenden Bulbarnerv und den ventral mit dem distalen Oculomotorius verschmelzenden Nervenstamm spaltet. Abgesehen von dem Fehlen der Ganglienzellen liegen in diesem Fall demnach gleiche Verhältnisse vor wie bei *Torpedo*: der Gabelungspunkt würde dem Platz des Ggl. ciliare, die Verbindung mit dem distalen Oculomotorius der Radix brevis, der diesem Faserstrang und dem Ciliarnerven gemeinsame Faserstamm vom Ophthalmicus bis zur Theilung der Radix longa entsprechen. Taf. 15 Fig. 6 gibt ein Schema von diesen Verhältnissen.

Die linke Seite des 19 mm langen Embryo XXXVI 384 (Horizontalschnitte) zeigt folgende Verbindung zwischen Oculomotorius und Ganglion. Der Nerv legt sich, wie auch auf der rechten Seite, ganz eng an die Medialfläche der Ganglionspitze und ist mit ihr fest durch Zellen verkittet; ob hier auch Faser Verbindung besteht, kann ich nicht erkennen. Verfolgt man nun den proximalen Oculomotorius centrad, so sieht man ihm nicht weit vom Mesocephalicum caudad-laterad ein langes spindelförmiges Ganglion (Taf. 15 Fig. 34) anliegen, das einen Faserstrang proximad in den Oculomotorius schickt, distad aber nach außen abbiegt und mit einem distalen Faserstrang in den zu einem Faserstamm differenzirten Rest des Placodenstranges übertritt. Etwas weiter lateral ist an dem letzteren ein dünner Seitenast zu erkennen, der parallel zu dem kleinen

Ganglion verläuft, dann aber durch ein Gefäß scheinbar unterbrochen ist; in seiner Verlängerung liegt ein 2. sehr kleines Ganglion, dessen proximales dünnes Faserstämmchen sich in der Richtung auf den Oculomotorius im Mesenchym verliert. Ob es sich bei dieser Bildung um wandernde Placoden oder Theile des ursprünglichen Placodenstranges handelt, weiß ich nicht. — Der Bulbarnerv ist ein einfacher Seitenzweig des Ophthalmicus.

Dass die proximalen Ganglien des Oculomotorius doppelter Provenienz sind, scheint mir aus den Verhältnissen, die der 20 mm lange Embryo XXXVI 392 (Horizontalschnitte) zeigt, hervorzugehen. Ich gebe ein Bild in Taf. 15 Fig. 7. Bei diesem Embryo liegt unterhalb des Wurzelgebietes medial je eine Zellanschwellung, die links typischen Ganglioncharakter hat, während sie rechts fast nur von indifferenten Neurocyten und einigen wenigen Ganglienzellen gebildet wird; medial gehen von den Zellpolstern kurze sich gabelnde Zellketten in das Mesenchym, die ich, wie schon erwähnt, als Anlagen der später (Taf. 16 Fig. 21) zahlreichen Seitenschleifen auffasse. Das Material dieser Ganglien-Anlagen stammt aus 2 Quellen, wie oben schon ausgeführt wurde, von centrad gewanderten Neurocyten und von austretenden Neuroblasten. Etwas distal von diesen Ganglien liegt nun lateral an jedem Oculomotorius je ein Ganglion; das der rechten Seite zeigt gleiche Gestalt und Anordnung am Oculomotorius wie die oben beschriebenen, Taf. 15 Fig. 35 abgebildeten Ganglien und entsendet auch 3 Nerven (je einen in proximaler und distaler Richtung in den Oculomotorius, einen laterad in das Mesenchym; der letztere zeigt aber ausgesprochene Zerfallserscheinungen). Das kleine Ganglion der linken Seite ist schwächer entwickelt und gibt nur wenige Fasern in den Oculomotorius ab, während ein in das Mesenchym verlaufender Nerv, falls er überhaupt vorhanden war, schon rückgebildet ist. Auf der linken Embryoseite liegt etwas dorsal-lateral von dem an den Oculomotorius angegliederten kleinen Ganglion eine spindelförmige Placode in dem Mesenchym (dem Oculomotorius näher als dem Ectoderm), die in der Richtung auf den Oculomotorius ein kurzes Nervenstämmchen in das Mesenchym entsendet; ebenso scheint eine Nervenanlage in der laterad gerichteten Spitze der wandernden Placode enthalten zu sein. Auf der rechten Körperseite endlich liegt noch eine kurze Placode am Ectoderm. Taf. 15 Fig. 7 zeigt demnach 4 verschiedene Entwicklungsstadien von Placoden. — Die Beziehungen zwischen Oculomotorius und Ggl. mesocephalicum, an dessen Frontalspitze der Nerv tritt,

sind zelliger und faseriger Natur; Einzelheiten der Faserverbindung kann ich nicht erkennen. In derselben Querebene, in der der Oculomotorius von der Ganglionspitze und von dem Ophthalmicus-Anfang sich löst, biegt auch der Bulbarnerv laterad. Es scheint mir demnach möglich, dass die Abzweigungstelle des Bulbarnerven gegenüber früheren Stadien caudad nach der Ganglionspitze verlegt wird. Auch tritt jetzt am Mesocephalicum der zu dem Bulbarnerven und der ventralen Verbindung mit dem Oculomotorius gehörende Ganglienzellencomplex, d. h. die sich zum Ganglion ciliare entwickelnde Zellgruppe, lateral stärker hervor. So finde ich bei dem 21 mm langen Embryo XXXVIa 514 die Taf. 16 Fig. 6 von der rechten Seite wiedergegebenen Verhältnisse: das Mesocephalicum ist wurstförmig und wird in seinem frontalen Theil von dem Oculomotorius, der sich ihm dicht anschmiegt, medial gekreuzt. Außer der Masse der in den Ophthalmicus eingeschalteten Zellen kann ich eine 2. Gruppe von Zellen erkennen, die sich laterad-ventrad von der Ganglionspitze etwas abhebt und laterad den Bulbarnerven, ventrad die Verbindung zum Oculomotorius liefert; die Zellen sind histologisch noch gleich denen der Hauptmasse des Ganglions. In Taf. 16 Fig. 6 ist ventral vom Ciliarnerven ein vom distalen Oculomotorius sich abzweigender Nerv wiedergegeben, der lateral vom Obliquusstiel vorüberzieht und an die Anlage des Rectus inferior verläuft; der Hauptnerv dieses Muskels biegt, wie gewöhnlich bei *Scyllium* und den Musteliden, medial vom Obliquusstiel an die Muskelanlage. Ob der laterale Zweig als Homologon zu dem lateral am Obliquusstiel vorüberziehenden Rectus inf.-Nerven bei den Torpediniden anzusehen ist, lasse ich dahingestellt; seine Lagebeziehung zur Anlage des ersten distalen Ganglions spricht dagegen. Diese Ganglionanlage finde ich bei dem vorliegenden Embryo auf der rechten Seite an der typischen Stelle, d. h. auf der Höhe der Abzweigung des den Obliquusstiel medial passierenden Rectus inf.-Astes. Hier stauen sich oberhalb der Arterie die Neurocyten, die vom Mesocephalicum an distad der Caudal-Lateralfläche des Oculomotorius als einreihige Zellschicht anliegen, zu einem im Längsschnitt dreieckigen Zellpolster auf, in dem einzelne Zellen, nach der homogenen Structur des Kernplasmas zu schließen, sich zu Ganglienzellen differenzieren (Taf. 16 Fig. 12). Allerdings ist die Färbungsdifferenz zwischen den Neurocyten und diesen Ganglienzellen nur sehr gering. Von der in das Mesenchym vorgeschobenen Spitze der Ganglionanlage geht ein plasmatischer Fortsatz in der Richtung auf die benachbarte Arterie



aus und verschwindet hier unter einer Zelle, die ihrer Färbung nach als Mesenchymzelle anzusprechen ist; da durch die Zelle der nervöse Fortsatz ganz verdeckt wird, kann ich nicht erkennen, ob er die Wandung der Arterie schon erreicht. Die proximalen Ganglien sind nur sehr schwach als flache kleine mediale Polster am Wurzelgebiet entwickelt. Eine Differenz zwischen frontalem und caudalem Wurzelgebiet besteht wie bei den Musteliden; auch zeigt links einer der frontalen Stränge nahe am Oculomotoriusstamm eine kleine gangliöse Anschwellung.

Der 22 mm lange Embryo XXXVIa 524 (Sagittalschnitte) zeigt auf seinen beiden Seiten eine verschiedene Ausbildung des Ggl. mesocephalicum und seiner Beziehungen zu dem Oculomotorius. Die rechte Seite steht in einem jüngeren Stadium als die linke insofern, als das Ganglion noch eine wurstförmige Gestalt hat und sich vom Trigeminus bis zu der Kreuzung mit dem Oculomotorius erstreckt; mit dem Oculomotorius ist das Mesocephalicum durch Neurocyten eng verbunden. Auf der Höhe dieser Verbindung liegt an der Ganglionspitze lateral-ventral eine Gruppe von Ganglienzellen, die ventrad Fasern an den distalen Oculomotorius, laterad die Bulbarfasern entsenden; außerdem gehen aus ihr Ophthalmicusfasern hervor. Die linke Seite, die ich schematisch in Taf. 16 Fig. 7 abbilde, zeigt insofern einen Entwicklungsfortschritt gegenüber der rechten Seite, als die Hauptmasse der Mesocephalicum-Ganglienzellen caudad an den Trigeminus angegliedert ist. Aus ihr geht ein kräftiger Faserstamm frontad, der auf der Höhe der Kreuzung mit dem Oculomotorius, mit dem er durch Neurocyten fest verbunden ist, ventral-lateral ein kleines Ganglion trägt; wie auf der linken Embryoseite gehen aus dieser gangliösen Anschwellung ventrad die Verbindungsfasern zu dem distalen Oculomotorius, laterad-ventrad der Bulbarnerv hervor. In dem zwischen der gangliösen Anschwellung und der am Trigeminus liegenden Mesocephalicummasse verlaufenden Ophthalmicustract lassen sich weder die Bulbarnervenfasern noch die ventrad an den Oculomotorius tretenden Fasern als gesondertes Bündel erkennen. Die Mehrzahl der Ganglienzellen, aus denen diese Fasern stammen, haben der Kernfärbung und Kerngröße nach den gleichen histologischen Charakter wie die Mesocephalicumzellen; nur an der lateralen Spitze, aus der der Bulbarnerv tritt, liegen einige wenige dunklere und kleinere Kerne, die vermuthlich zu Ganglienzellen gehören und wohl den kleinkernigen Ganglienzellen des Ciliarganglions von *Torpedo* entsprechen. — Das distale



Ganglion, dessen Anlage beim vorher beschriebenen Embryo geschildert wurde, hat etwas an Zellzahl zugenommen, zeigt aber keine besondere Gruppierung seiner Zellen; auch scheinen Gefäßnerven zu fehlen. Die proximalen medialen Ganglien sind vorhanden, aber nur schwach ausgebildet; dass sie auch vollständig fehlen können, beweist der 23 mm lange Embryo XXXVIa 421. Bei einem anderen 23 mm langen Embryo XXXVIa 534 ist deutlich zu erkennen, dass auch jetzt noch Neurocyten nicht nur an den distalen Oculomotorius, an dem sich das 1. distale Ganglion über der Aorta stärker hervorhebt, sondern auch an den proximalen Oculomotorius wandern; hier ballen sie sich an der Stelle, wo die Fasern zu dem Rectus sup. und int. abgehen, zu einer kleinen Gruppe zusammen, die jetzt noch keinen gangliösen Charakter hat, später aber sich zu einem Ganglion vom Typus des distalen Ganglion differenziert, wie wir es in gleicher Position schon von den Musteliden kennen.

Die Anfänge der für spätere Stadien charakteristischen Gruppierung der Ganglienzellen im 1. distalen Ganglion finde ich bei dem 24 mm langen Embryo XXXVIa 431 (Horizontalschnitte): die Zellkerne ordnen sich in der Peripherie des Zellklumpens an und lassen im Ganglioninnern eine Plasmamasse frei von Kernen; Faserdifferenzierung hat wahrscheinlich noch nicht stattgefunden. Bei diesem Embryo finde ich die Anlage der weiteren distalen Ganglien als kleine Zellcomplexe dem Obliquusast anliegen; sie bilden kein kontinuierliches Polster, liegen vielmehr verstreut als kleine Zellgruppen medial am Nerven, die theils abgerundet in das Mesenchym hineinragen, theils schon Fortsätze in das Mesenchym entsenden. Am proximalen Oculomotorius fallen die außerordentlich langen medialen Ganglienanschwellungen auf, von denen aus mediad in der Richtung auf den Hirnboden feine Nervenästchen ausgehen; diese biegen parallel zum Hauptstamm und vereinigen sich zum Theil zu einem gemeinsamen feinen Nerven, der an einzelnen Verschmelzungspunkten kleine gangliöse Anschwellungen zeigt. In ihrem proximalen Verlauf sind sie schräg quer getroffen, so dass die Zugehörigkeit der einzelnen Schnittstücke zu den einzelnen Fasern kaum festzustellen ist; ich bilde deshalb in dem Übersichtsbild Taf. 16 Fig. 21 die Seitenfasern ohne Zusammenhang mit dem Hirnboden ab. Auch die frontalen isolirt verlaufenden Wurzelstränge tragen zum Theil kleine gangliöse Anschwellungen. Der Oculomotorius selbst steht in seinem letzten Entwicklungsstadium, d. h. er ist vollständig von Neurocyten durchsetzt.

In den nächsten Stadien tritt nun innerhalb der Anlage des Ciliarganglions die schon oben angedeutete differente Entwicklung der Zellelemente deutlicher hervor, die sich bei dem mir vorliegenden Material, bei dem es sich um Embryonen handelt, die mit wenigen Ausnahmen mit Sublimat fixirt und mit Hämalaun-Orange gefärbt sind, nur durch Größen- und Farb-Differenz der Kerne, in dieser Beziehung aber sehr scharf markirt; ich finde Zellen mit großen, blassen Kernen (Typus der Mesocephalicum-Ganglienzellen) und solche mit dunkelgefärbten kleinen Kernen (Typus der Ganglienzellen der distalen Ganglien). Die Differenz der beiden Zelltypen ist sehr stark ausgeprägt bei einem 25 mm langen Embryo (XXXVIa 545, Sagittalschnitte), der außerdem ein Beispiel dafür ist, dass die Angliederung des Ggl. mesocephalicum an den Trigemini auf den beiden Seiten desselben Embryo in ungleichem Tempo sich vollzieht; auf der linken Seite zeigt das Ganglion eine wurstförmige Gestalt und erstreckt sich als gleichdicker Ganglienstrang von dem Trigemini bis zur Kreuzung mit dem Oculomotorius, wo er wieder gangliös anschwillt. Auf der rechten Seite liegt die Zellmasse des Mesocephalicums als kegelförmiges Ganglion am Trigemini, zieht sich frontad in einen Faserstrang aus, der frei von Ganglienzellen bis zur Kreuzung mit dem Oculomotorius zieht; erst hier finden sich dann wieder Ganglienzellen. Ferner zeigt der Embryo eine Verschiebung der Verlaufsrichtung des Ophthalmicus prof. gegenüber dem Oculomotorius; in früheren Stadien traf der Ophthalmicus oder das Ggl. mesocephalicum den Oculomotorius in rechtem Winkel, während nun der Ophthalmicus schräg ventrad an den Oculomotorius herantritt, dann ein kürzeres, später längeres Stück parallel mit ihm verläuft, um darauf wieder frontad in die ursprüngliche Verlaufsrichtung abzubiegen. Der Vergleich von Taf. 16 Fig. 19 mit Taf. 16 Fig. 8, welche die rechte Seite des vorliegenden Embryo wiedergibt, zeigt deutlich die eingetretenen Verschiebungen, nur ist in der letzteren Figur ein Theil des Verlaufes der Ophthalmicusfasern durch Ganglienzellen verdeckt. Da jetzt die Gruppe der Ganglienzellen, aus denen der Bulbarnerv austritt, ein distinctes Ganglion darstellt, so will ich sie von jetzt ab als Ciliarganglion bezeichnen. Das Ciliarganglion, der Ophthalmicus mit den nicht an den Trigemini gewanderten Mesocephalicumzellen und der Oculomotorius sind fest durch Neurocyten verkittet. Die verschiedenen Ganglienzellengruppen vertheilen sich nun in und an dem Ciliarganglion wie folgt (zur Beschreibung wähle ich die linke Seite, von

der ich in Taf. 16 Fig. 13 einen Schnitt durch die Basis des Ciliarganglions abbilde). Von den großkernigen Zellen sind 3 Gruppen auseinanderzuhalten: 1) die Zellen, die als Rest des Ggl. mesocephalicum an der Berührungstelle von Ophthalmicus und Oculomotorius liegen geblieben und in den ersteren Nerven eingeschaltet sind, 2) eine Zellgruppe, aus der die Verbindung zwischen Ggl. mesocephalicum und distalem Oculomotorius hervorgeht und 3. Zellen, die sich an den Complex der kleinkernigen Ciliarganglienzellen eng anschmiegen und wahrscheinlich Fasern in das Ciliarganglion resp. an den Bulbarnerven entsenden. Die Hauptmasse des Ciliarganglions wird von den kleinkernigen Zellen gebildet, die sich in der gleichen Weise wie die nach Größe und Färbung ihrer Kerne mit ihnen übereinstimmenden Ganglienzellen der distalen Ganglien gruppieren: ihre Kerne liegen in der Peripherie und umschließen als geschlossener Kernmantel eine centrale Fasermasse, aus der der Bulbarnerv hervortritt. Wie im Einzelnen die Faserverbindungen zwischen den verschiedenen Zellgruppen und Nerven sich verhalten, kann ich nicht feststellen, da sich auf dem kleinen Raum nicht weniger als 4 differente Gruppen von Ganglienzellen mit ihren verschiedenen Bahnen zusammendrängen. — Das erste distale Ganglion zeigt jetzt eine ähnliche Structur, wie ich sie schon von den distalen Ganglien von *M. laevis* (Taf. 15 Fig. 18 und 19) abgebildet habe. Die Kerne der Ganglienzellen liegen aber noch fester an der Peripherie gruppirt, und der Contrast zwischen der centralen Fasermasse und der Kernschicht ist deshalb noch stärker wie bei *Mustelus*. Auf der rechten Seite ist auch ein Gefäßnerv entwickelt, der vom Ganglion aus ventrad-frontad an eine benachbarte Arterie verläuft. Die zwischen dem ersten distalen Ganglion und der Gabelung des Obliquusastes liegenden Ganglien sind regellose Zellpolster, die mediad einzelne kleine Zellgruppen in das Mesenchym schicken. An jedem proximalen Oculomotorius liegen unterhalb des Wurzelgebietes medial 2 von einander getrennte kleine Ganglien; erwähnenswerth ist von dem 2. Ganglion der rechten Seite seine Structur, die an die Structur der distalen Ganglien erinnert, während im Allgemeinen die proximalen Ganglien compacte Anordnung der Ganglienzellkerne zeigen. Die das Ganglion bildenden Zellen gehören aber zu dem gleichen Typus wie die der übrigen proximalen Ganglien.

Ein Theil der vom Mesocephalicum proximad wandernden Neurocyten bildet an der Abzweigung der oberen Recti das schon von den anderen Species her bekannte Ganglion, das gleichen Habitus

wie die distalen Ganglien hat, sowohl was Gruppierung wie Färbung seiner Elemente anlangt. In den späteren Stadien complicirt sich das Bild der Beziehungen zwischen Mesocephalicum oder Ophthalmicus und dem Oculomotorius dadurch, dass der frontale Theil des Ganglions oder die ihm entsprechende Ophthalmicuspartie parallel mit der zwischen dem Ciliarganglion und den oberen Rectiabzweigungen liegenden Strecke des Oculomotorius und ihm dicht anliegend verläuft; so wird es noch schwerer, die einzelnen Faserbahnen und zugehörigen Abschnitte auseinanderzuhalten, um so schwieriger, als die Ganglien und Nerven, die in Frage kommen, in dichtes peribulbäres Mesenchym eingebettet liegen. Ich beschränke mich deshalb darauf, nur noch einige wenige Entwicklungsfortschritte und Variationen zu skizziren. Wie oben beschrieben wurde, bestand in dem früheren Stadium die an der Kreuzung von Ophthalmicus und Oculomotorius liegende Ganglienmasse aus verschiedenen Zellgruppen. Im Verlauf der weiteren Entwicklung zeigt sich nun, dass die verschiedenen Gruppen nicht eng an einander gebunden sind und Verlagerungen stattfinden können, wodurch sie von einander getrennt werden, und zwar kann dieser letztere Vorgang in jüngeren Stadien weiter fortgeschritten sein als in älteren. Ich wähle deshalb die Embryonen nicht nach der Größe, sondern nach dem Entwicklungsstadium aus und gebe zunächst ein Bild von der linken Seite des 34 mm langen Embryo XXXVI 219 (Sagittalschnitte; Taf. 16 Fig. 9). Hier durchbohrt der proximale Ophthalmicus als dünner Nervenstrang die Orbita gerade an der Stelle, wo ihr außen der Oculomotorius bei seinem Umbiegen um den Rectus sup. dicht anliegt, und trifft hier auf das kleinkernige mehrfach erwähnte Ganglion der oberen Recti-Äste. Unmittelbar nach dem Durchtritt durch die Orbita wird der ventrad abbiegende Ophthalmicus wieder gangliös (großkerniger Zelltypus) und begleitet den Oculomotorius distad als gangliöser Strang an der Caudalfläche des Rectus sup. vorüber bis zu dessen Ventralfläche, wo er rechtwinkelig frontad als Ophthalmicus sensu strict. abbiegt. An der Biegung liegt das Ggl. ciliare als länglicher mit seiner Längsachse parallel zum Oculomotorius gestellter Ganglionkörper, der fast nur aus kleinkernigen Zellen mit sehr wenigen eingesprengten großkernigen Ganglienzellen besteht und distad den Bulbarnerven in das Mesenchym schickt. Die Schnitte, die das Ciliare gerade an der basalen Stelle treffen, wo es dem Ophthalmicus anliegt, treffen auch die Gruppe der großkernigen Ganglienzellen, und es ergibt sich ein Bild, das im Wesentlichen Taf. 16 Fig. 13 entspricht.



Wo die den Oculomotorius mit dem Ophthalmicus verbindende Faserbahn in den Oculomotorius eintritt, kann ich nicht erkennen.

Bei einem im Allgemeinen etwas jüngeren Embryo (XXXVI a 569, 29 mm lang, Sagittalschnitte) finde ich auf der linken Seite die Trennung der Gruppen differenter Ganglienzellen durchgeführt: die großkernigen Zellen liegen dort, wo der proximale Ophthalmicus nach dem Durchtritt durch die Orbita auf den Oculomotorius trifft. Dann verläuft der Faserstamm des Ophthalmicus parallel neben dem Oculomotorius ohne Einschluss von Ganglienzellen bis an den Punkt, wo er rechtwinkelig wieder frontad abbiegt; an dieser Stelle liegt ein kleines kleinkerniges Ggl. ciliare (Taf. 16 Fig. 20). Auf der anderen Seite des Embryo fehlt an der gleichen Stelle ein Ganglion, auch die kleinkernigen Zellen sind hier offenbar proximad an das Ganglion der oberen Recti verlagert; da dieses aber ebenfalls vom kleinkernigen Typus ist, so ist optisch das Ggl. ciliare von diesem Ganglionkörper nicht trennbar.

Auch bei dem in Schrägquerschnitte zerlegten 34 mm langen Embryo XXXVI a 670 liegen die beiden Arten von Ganglienzellen in getrennten Ganglien (Taf. 16 Fig. 14): die großkernigen Zellen liegen an der Stelle, wo der proximale Ophthalmicus an den Oculomotorius sich anlegt, und bilden hier ein sehr kleines Ganglionkörperchen unmittelbar an dem sehr stark entwickelten kleinkernigen Ganglion der oberen Rectus-Äste. Wahrscheinlich treten die den Ophthalmicus mit dem Oculomotorius verbindenden Fasern an der Stelle in den Oculomotorius, wo ihm das kleine Ganglion anliegt. Der Ophthalmicus biegt an dem kleinen Ganglion ventrad parallel zum distalen Oculomotorius ab und schmiegt sich diesem dicht an. Ventral vom Rectus sup. theilt er sich in den frontal abbiegenden Ophthalmicus prof. und den zum Ggl. ciliare führenden Faserstamm, der dem Oculomotorius angeschmiegt bleibt, bis er etwa auf der Höhe des Rectus inf. in das kräftig entwickelte Ggl. ciliare eintritt, das seinerseits ventrad-laterad den Bulbarnerven entsendet. Auf der anderen Seite ist an der typischen Stelle das Ciliarganglion nur sehr schwach ausgebildet; ich finde aber frontal vor dem ersten Ganglion ein zweites bedeutend kräftigeres Ciliarganglion ventral am Ophthalmicus liegen, aus dem ein Bulbarnerv ventrad an den Bulbus tritt. Die proximalen Ganglien und ebenso die distalen haben nicht mehr an Umfang zugenommen und erscheinen deshalb im Verhältnis zur Länge und Stärke des Oculomotorius eher kleiner als früher. Von den proximalen Ganglien liegen an jedem Oculomoto-



rius zwei, eins in der Nähe der Orbita, ein anderes median am Wurzelgebiet. Die distalen Ganglien geben zahlreiche Gefäßnerven ab, die in ihrem Verlauf wieder gangliös anschwellen können; in Taf. 16 Fig. 14 ist ein kleines detachirtes Ganglion abgebildet. Der Position nach entspricht der zum Ganglion führende Nerv dem oben beschriebenen problematischen Nerven von *Mustelus laevis*. Auch von den distalen Ganglien am Obliquusast können secundäre Ganglien in das Mesenchym verlagert werden.

### **Scyllium canicula.**

Bei *Scyllium canicula* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei *Scyllium catulus*, und ich begnüge mich deshalb mit einigen ergänzenden und bestätigenden Bemerkungen, die sich auf jüngere und mittlere Stadien beziehen; günstige Serien von Embryonen über 20 mm lang fehlen leider, so dass ich auf die Differenzirung des Ciliarganglions und seiner Beziehungen zum Oculomotorius und zu dem Mesocephalicumganglion nicht eingehen kann.

Die Form und Lage der ersten Anlage des Ggl. mesocephalicum ist die gleiche wie bei *Sc. catulus*: das Ganglionkörperchen hat die dreizipflige Gestalt, wie ich sie Taf. 16 Fig. 1, 2 von *Sc. catulus* abgebildet habe, und auch die gleiche Position der 3 Ganglionzipfel. Der 5,5 mm lange Embryo XXXVII 477 (Sagittalschnitte), bei dem ich diese Mesocephalicumanlage finde, zeigt zwischen dem Ganglion oder zwischen den die Ganglionanlage vom Ectoderm trennenden Ganglienleitzellen und dem Ectoderm selbst keinerlei engere Beziehungen, ebenso innerhalb des dorsal von dem Ganglion liegenden Bezirkes der Ectodermeinsenkung keine Differenzirung oder Umgestaltung der Ectodermzellen: die Entstehung der Ganglionanlage ist demnach unabhängig von dem Ectoderm. Verbindungen zwischen Ganglion und dem Ectoderm treten erst vom 7 mm-Stadium in Gestalt eines compacten Zellstranges auf, über dessen Beziehung zu dem jetzt etwas verdickten Ectoderm ich im Unklaren bin: an einzelnen Stellen sehe ich zwischen Ectodermzellen und den Zellen des Verbindungsstranges eine scharfe Grenze, an anderen wieder scheint mir Zellmaterial aus dem Ectodermverband auszutreten; so vermute ich, dass wie bei *Scyllium catulus* Material doppelter Herkunft am Aufbau des Stranges sich betheiligt. Zur Ausbildung eines typischen Sinnesorgans kommt es, wenn überhaupt, nur in Ausnahmefällen. Die Entdifferenzirung der nur undeutlich umschriebenen Placodenplatte geht sehr schnell vor sich; der die

Platte mit dem Ganglion verbindende Zellstrang zerfällt, und seine Reste finden sich als mehr oder weniger kugelige Zellballen entweder in Verbindung mit dem Ectoderm, oder frei im Mesenchym ohne Zusammenhang mit Ectoderm oder Ganglion, oder auch als Zellstab an der dorsal-lateralen Fläche des Ganglions; hier kommt es auch nach der Unterbrechung der Verbindung mit dem Ectoderm zur Entwicklung eines Nerven, der zunächst in typischer Ausbildung in das Mesenchym verläuft, hier aber frei oder auch in einem zusammengeballten Zellhaufen endet und später degeneriert. Die sich im Ectoderm differenzirenden kleinen Placoden, die bei *Sc. catulus* sehr zahlreich im Gebiet der Ectodermeinsenkung auftreten, finde ich auch bei *Sc. canicula*, aber nicht so häufig. Der Verlauf ihrer Entwicklung ist hier der gleiche wie dort: die Zellen differenzieren sich im Ectoderm, vermehren sich hier mitotisch und entwickeln sich zu rundlichen Zellansammlungen, die aus dem Ectoderm in das Mesenchym rücken und auf den Oculomotorius zu wandern. In einem Taf. 15 Fig. 29 abgebildeten Fall »hängt« ein Placodenkörperchen noch am Ectoderm in ähnlicher Weise, wie ich es von *Sc. catulus* in Taf. 15 Fig. 30 wiedergegeben habe: die Ectodermzellen sind sehr lang ausgezogen und bilden dadurch, dass mehrere Zellen ihre in das Mesenchym ragenden Plasmaenden aneinander legen, einen langen Plasmazipfel, an dessen Spitze die Placode anliegt (die Verbindung ist in diesem Fall wohl nur artificiell unterbrochen). Die erhöhten Ectodermzellen sind radiär um eine flache Einsenkung gestellt und bieten so das typische Bild eines Sinnesorgans, das am frontal-dorsalen Rande der Sinnesplatte des Mesocephalicums liegt; dieses hat keine Verbindung mehr mit dem Ectoderm. Ob die Placoden den Oculomotorius wie bei *Sc. catulus* auch erreichen, weiß ich nicht. Auch fehlt an dem proximalen Oculomotorius das zweite Paar Ganglien, das bei *Sc. catulus* constant vorhanden ist und seine Entstehung den wandernden Placoden verdankt; ich vermute deshalb, dass bei *Sc. canicula* die Placoden in den meisten Fällen degenerieren, bevor sie den Oculomotorius erreichen.

Das Mesocephalicum zeigt in seiner Entwicklung keine Besonderheiten: aus dem dreizipfligen Körper der ersten Anlage bildet sich eine langgestreckte Spindel von Ganglienzellen, die caudad in die lange und dünne Trigemini-Mesocephalicum-Commissur, frontad in den Ophthalmicus prof. sich verlängert; an diesem liegen vor dem Mesocephalicum Neurocytenansammlungen, die der Degeneration verfallen. Ein Stadium, in dem das Ggl. mesocephalicum mit dem

im Mandibularbogen liegenden Theile des Trigemini in Beziehung tritt, fehlt in dem vorliegenden Material. Das spindelförmige Ganglion rückt auf das Dach der sich aufblühenden Mandibularhöhle, die verbindende Trigemini-Commissur wird zunächst im Bogen über das gewölbte Dach der Kopfhöhle gespannt, streckt sich aber dann in Folge der (wie bei *Sc. catulus* verlaufenden) Umgestaltung der Mandibularhöhle und verkürzt sich continuirlich; dadurch sowohl wie durch actives Wandern der Mesocephalicumzellen gliedert sich das Ganglion an den Trigemini an. Die Oculomotoriusanlage finde ich zuerst bei einem 6 mm langen Embryo als kernlose Plasmafortsätze centraler Neuroblasten, die ganz ähnliche Bilder ergeben, wie wir sie von *Sc. catulus* kennen. Die theils isolirten, theils mit einander verklebten Ausläufer haben in diesem Falle das Mesocephalicum noch nicht erreicht. Das nächste Stadium zeigt schon den Nerven mit der Dorsalfäche des Mesocephalicums in Verbindung und bis zum Hirnboden mit Neurocyten durchsetzt; die Vertheilung der Neurocyten, die vom Ganglion zum Hirnboden continuirlich an Zahl abnehmen, lässt wohl keinen Zweifel an der Herkunft der Zellen zu. Am Ganglion ist der Neurocyten liefernde Bezirk in frontal-caudaler Richtung wie bei *Sc. catulus* schmal. In späteren Stadien treten aus dem centralen Kern des Oculomotorius Neuroblasten aus, und dementsprechend finde ich unterhalb des eigentlichen Wurzelgebietes medial je eine polsterförmige Ganglienanschwellung, aber nicht so kräftig wie bei *Sc. catulus*, wo auch der Neuroblastenaustritt in stärkerem Maße stattfindet. Schleifenbildungen finde ich ebenfalls weniger stark entwickelt.

Der Zellreichtum im Wurzelgebiet ist in Stadien etwa um 10 mm Embryolänge außerordentlich groß, so dass die Neurocyten ein dickes Polster unter dem Hirnboden bilden; unterhalb des Wurzelgebietes und auch in diesem selbst liegen auf der Caudalfäche (der Lage nach Dorsalfäche) des Oculomotorius einzelne Neurocyten dem Faserstamm nur auf und ragen mit ihrem Zellkörper frei in das Mesenchym (vergl. *Sc. catulus* Taf. 16 Fig. 11). Die Beziehungen zwischen Mesocephalicum und dem medial ihm anliegenden Oculomotorius sind sehr eng, und es wandern auch in distaler Richtung zahlreiche Neurocyten von dem Mantel des Ganglions an den Nerven, jedenfalls zahlreichere als bei *Sc. catulus*, was auch aus der stärkeren Ausbildung der distalen Ganglien hervorgeht. Diese sind der Masse nach kräftiger entwickelt, außerdem finde ich zwischen dem Mesocephalicum und dem ersten an der Abzweigung des Rect. inf.-Astes liegenden Ganglion

ein Ganglion lateral am Oculomotorius, das den anderen Squaliden-species fehlt. Das Ganglion an der Abzweigung der oberen Recti ist ebenfalls vorhanden. Wie ich oben erwähnte, tritt der Oculomotorius an die Dorsalfäche des Ganglions an der dicksten Stelle der Ganglionsspindel und beschreibt deshalb in Folge der Lage des Ganglions über der Mandibularhöhle eine S-förmige Krümmung, um an die Caudalfäche der Prämandibularhöhle zu gelangen. Durch die schon von den anderen Squaliden beschriebene caudale Verschiebung der caudalen Prämandibularhöhlenwand fällt in den folgenden Stadien die Krümmung des Nervenstammes fort. Auch passiert der Nerv später zunächst die frontale Spitze des Ganglions, dann den Anfangstheil des Ophthalmicus, bleibt aber mit diesem zunächst auch durch Neurocyten verbunden. Ich bilde diese Verbindung Taf. 15 Fig. 5 von einem 11 mm langen Embryo XXXVII 616 (Horizontalschnitte) ab, um auch die mediade Anlage der oberen Rectus-Äste zu zeigen; ihr anfänglicher Verlauf stimmt demnach mit dem schon oben von *Torpedo oc.* erwähnten und Taf. 12 Fig. 23 abgebildeten Verlauf überein. Von den weiteren Verzweigungen des distalen Oculomotorius will ich nur erwähnen, dass wie bei den übrigen Squaliden der Rect. inf.-Ast medial vom Obliquusstiel vorüberzieht. Wie sich die Beziehungen zwischen Oculomotorius und Mesocephalicum weiter ausgestalten und das Ciliarnervensystem sich differenziert, habe ich nicht verfolgen können. Einen Ciliarnerven sehe ich schon im 11 mm-Stadium von dem Ophthalmicus nahe dem Bulbus laterad in das Mesenchym verlaufen, später aber von einer kleinen Ansammlung von Ganglienzellen ausgehen, die die caudad auf den Trigeminus zu gerichtete Wanderung der Mesocephalicumzellen nicht mitmachen und am Ophthalmicus an der Kreuzung mit dem Oculomotorius liegen bleiben.

### Pristiurus.

Die erste Anlage des Ggl. mesocephalicum finde ich bei einem in Horizontalschnitte zerlegten 4 mm langen Embryo (II 301); sie zeigt im Wesentlichen das gleiche Bild wie die oben beschriebene Ganglionanlage bei einem Embryo von *Sc. catulus* (vergl. auch Taf. 15 Fig. 28). Von dem *Pristiurus*-Embryo bilde ich ebenfalls einen Schnitt durch die Ganglionanlage in Taf. 15 Fig. 22 ab. Unterhalb des Ectoderms liegt eine Platte von Ganglienleistenzellen, die keine Differenzirung zu Ganglienzellen zeigen. Medial von dieser lateralen Ganglienleiste liegt das kleine Ganglionkörperchen, das durch die



Horizontalschnitte quer zu seiner Längsachse getroffen wird und durch compacte Lagerung seiner Zellen sich sofort aus der sonst lockeren Ganglienleiste heraushebt. Die Anlage des Ganglions scheint im allerersten Stadium zu stehen, da die histologische Beschaffenheit seiner Kerne und des Zellplasmas nur sehr geringe Differenzen gegenüber den undifferenzierten Ganglienleistenzellen aufweist. Der Embryo bestätigt demnach wie der erwähnte Embryo von *Sc. catulus*, dass die erste Anlage des Ggl. mesocephalicum unabhängig vom Ectoderm d. h. der Placode ist und dass sie in der medialen Partie der Ganglienleiste stattfindet. Das kleine Ganglion liegt frontal auf dem Dach der Mandibularhöhle und verzüngt sich gleichmäßig frontad und caudad zur Anlage des Ophthalmicus prof. und zu der der Trigemini-Mesocephalicum-Commissur. Ein ventraler Fortsatz, wie ich ihn von der Ganglionanlage der beiden *Scyllium*-Arten beschrieb, scheint bei *Pristiurus* zu fehlen. Im Ectoderm ist keine umschriebene Anlage der Placode erkennbar. Einzelne Zellen (in Fig. 22 sind 2 dieser Zellen getroffen) sind zwar auffällig über das innere Ectodermniveau verlängert, aber sie liegen isolirt zwischen anderen cubischen Ectodermzellen und stimmen mit diesen im Übrigen histologisch vollständig überein, so dass ich nicht mit Sicherheit behaupten will, dass diese einzelnen Zellen die Anlage des späteren Sinnesorgans repräsentiren.

Die rechte Seite desselben Embryo steht in einem etwas jüngeren Stadium: die Ganglionanlage wird von einer geringeren Anzahl von Zellen gebildet, auch scheinen die verlängerten, über das Ectodermniveau nach innen vorspringenden Ectodermzellen zu fehlen.

Auch bei dem 5 mm langen Embryo II 304 (Horizontalschnitte), der im Allgemeinen etwas weiter als der vorher beschriebene Embryo entwickelt ist, ist die rechte Körperseite gegenüber der linken in der Entwicklung etwas zurückgeblieben, was sich deutlich in der Differenzirung des Ectoderms ausspricht. Auf beiden Embryoseiten ist dorsal über der Anlage des Ggl. mesocephalicum in dem ventralen Bezirk der Ectodermeinsenkung das Ectoderm durch Umformung seiner cubischen Zellen in hohe Cylinderzellen zu einer undeutlich umschriebenen Placode verdickt. Einzelne Ectodermzellen haben sich in der Ectodermbasis abgerundet (sie heben sich auch durch blässere Färbung von den benachbarten Cylinderzellen ab, sind auch schon, wie in Taf. 16 Fig. 22, die eine differenzierte Zelle zeigt, von anderen Ectodermzellen überlagert). Auf diesem Stadium steht die rechte Embryoseite. Auf der linken Seite (Taf. 16 Fig. 23)



hat dieser Differenzierungsprocess ein schnelleres Tempo eingeschlagen. Die Zellen sind zum Theil schon aus dem Ectodermverbande ganz herausgetreten und bilden einen kurzen massiven, nach innen vorspringenden Zellzapfen, zum Theil liegen sie noch mehr oder weniger fest in das Ectoderm eingelagert. Die eine, in der Figur mit  $\times$  bezeichnete Zelle ragt noch mit ihrem äußeren Ende bis auf die äußere Ectodermoberfläche, ihr Kern hat aber schon das homogene Aussehen der differenzirten Zellen angenommen. Der nach innen vorspringende Zellzapfen trifft auf die dorsalen Mantelzellen des Ganglions (in der Figur sind 3 Ganglienleistenzellen abgebildet), von denen sich die austretenden Ectodermzellen durch eine leicht gelbliche (Orange-Hämalaunfärbung) Tönung ihres Plasmas und ihrer Kerne unterscheiden; dadurch gleichen sie mehr den Zellen des Ganglionkerns, zu dem sie aber in diesem Fall keine directe Beziehung zu haben scheinen. Jedenfalls kann man auf Grund dieser Bilder für *Pristiurus* als sicher annehmen, dass die erste Anlage des Placodenstranges vom Ectoderm ausgeht.

Bei dem gleichen Embryo finde ich rechts und links zwei verschiedene Entwicklungsstadien des Oculomotorius, und zwar ist die rechte Seite weiter fortgeschritten als die linke; hier finde ich nur kurze Plasmaausläufer centraler Neuroblasten, die frei im Mesenchym enden, während die rechte Seite ein Bild zeigt, wie ich es in ähnlicher Anordnung Taf. 13 Fig. 3 von *Torp. oc.* wiedergegeben habe: der feine Neuroblastenausläufer ist für  $\frac{2}{3}$  seiner Länge kernfrei, im letzten distalen Drittel mit Neurocyten belegt, die als breite Zellpyramide der Dorsal-Medialfläche des Mesocephalicums (auch dessen Medialfläche, die vorher frei von Mantelzellen war, zeigt jetzt einen lockeren Neurocytenbelag) aufsitzen.

Schon 6 mm lange Embryonen zeigen ein typisches Sinnesorgan, das im ventralen Bezirk der Ectodermeinsenkung dicht über dem Ganglion liegt und in Folge der stärkeren Erhöhung seiner Zellen sich auch von dem hohen Mandibularbogen etwas abhebt. Aus dem Ectodermverbande scheinen an einzelnen Stellen auch undifferenzirte Zellen auszutreten; sicher spalten sich ganze Gruppen rundlicher differenzirter Zellen ab, wie mehrere Schnitte von der gleichen Seite ergeben; in Taf. 16 Fig. 24 gebe ich einen dieser Schnitte wieder. Von dem Zellmaterial des Ganglionmantels unterscheiden sich, wie oben schon erwähnt wurde, die differenzirten Zellen durch hellere homogene Kerne, wodurch sie andererseits den Ganglienzellen des Mesocephalicums gleichen; mit diesem stehen sie in Contact, da die

Mantelzellen an der Prolifcationstelle des Ectoderms auseinander gewichen sind und so eine Berührung der ausgewanderten Ectodermzellen mit dem Ganglionkern gestatten. Irgend eine Verbindung zwischen beiden Elementen besteht indessen nicht. Die eben geschilderten Verhältnisse beziehen sich auf die rechte Seite des Embryo. Links treten nur an einer beschränkten Stelle Zellen aus dem Ectoderm, hier aber in größerer Zahl; ihre Differenzirung erscheint auch nicht so weit fortgeschritten wie rechts. — Die Oculomotorii zeigen das gleiche Entwicklungsstadium wie der Oculomotorius der rechten Seite des vorher beschriebenen Embryo. Soweit sich das an den Horizontalschnitten erkennen lässt, ist die Differenzirung der dünnen Trigeminus-Mesocephalicum-Commissur nur bis an den Trigeminus fortgeschritten, die des Ophthalmicus bis über das Auge.

In zwei Punkten gleichen die nächsten Stadien von *Pristiurus* denen der Musteliden mehr als denen der Scylliden: durch kräftige Entwicklung des Sinnesorgans und durch die Art, wie der Oculomotorius mit dem Mesocephalicum in Beziehung steht. Während der Nerv bei den Scylliden in den frühen Stadien stets an die Dorsalfläche des Ganglions tritt, sitzt bei *Pristiurus* die Neurocytenpyramide dem Ganglion medial auf, ist auch mediad gerichtet und biegt erst in einiger Entfernung vom Ganglion dorsad um. Auch ist in der Längsrichtung der Neurocyten liefernde Bezirk des Ganglions weiter ausgedehnt als bei den Scylliden und erinnert dadurch an die Verhältnisse bei *Mustelus laevis*. Die Entwicklung des Ganglionkörpers zeigt keine Besonderheiten und erfolgt zunächst in der für die Squaliden charakteristischen Weise. Das Sinnesorgan, das eine dickwandige Grube darstellt, steht mit dem Ganglion durch einen compacten Zellstrang in Verbindung, der excentrisch am ventralen Grubenbezirk ansitzt und in den Stadien von 8–10 mm Länge fast nur von den beschriebenen differenzirten Ectodermzellen gebildet wird; da in einzelnen Fällen eine deutliche Farb- und Größendifferenz zwischen diesen Zellen und den Mantelzellen des Ganglions besteht, so kann man mit einiger Sicherheit die beiden verschiedenen Elemente auseinander halten. Die aus dem Ectoderm stammenden Zellen bilden das Centrum des Stranges, während sich die Ganglienleitzellen vom Mantel des Mesocephalicums aus dem Strang auflegen. Außer Contact zwischen dem Placodenstrang und dem Ganglion kann ich keine engere Verbindung zwischen beiden Zellcomplexen erkennen, sehe vielmehr eine deutliche Grenze. Auch vermehren sich die Ganglionzellen des Ganglions ebenso wie die

Zellen des Stranges mitotisch, so dass die stetige Vergrößerung des ersteren bei dem Reichthum an Mitosen in diesen Stadien auf die Vermehrung der eigenen Zellelemente zurückgeführt werden kann; in späteren Stadien wird die Grenze undeutlich, und ich will eine Vermehrung des Ganglions auf Kosten des Stranges nicht ausschließen. Ich bilde Taf. 16 Fig. 25 einen Schnitt durch das Sinnesorgan mit einem Stück des Placodenstranges von einem 9 mm langen Embryo II 292 (Horizontalschnitte) ab. Man erkennt die excentrisch ventral am Sinnesorgan liegende Prolifcationstelle, deren rundliche Zellen sich in den schräg mediad-ventraden Placodenstrang fortsetzen; diesem liegen nun zwei langgestreckte Zellen auf, die aller Wahrscheinlichkeit nach Ganglienleistenzellen sind, da ich bei einem anderen 10 mm langen Embryo II 322 (Horizontalschnitte) Zellen von gleicher Natur in directem Zusammenhang mit dem Mantel des Ganglions finde. In Taf. 16 Fig. 26 gebe ich einen Schnitt durch das Ganglion und den proximalen Theil des Placodenstranges wieder, der die Fortsetzung des Ganglionmantels auf den Placodenstrang zeigt. In den späteren Stadien zeigt der Placodenstrang wie bei den *Mustelus*-arten eine Doppelnatur: einen frontalen Strang langer Zellen und einen diesem caudal dicht angeschmiegtten Strang rundlicher Zellen; ich vermuthete nun, dass die ersteren Zellen Ganglienleistenzellen, die letzteren Placodenzellen sind. Bei 10 mm langen Embryonen hat das Sinnesorgan etwa den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht. Wenn es sich später noch etwas vertieft, so geschieht das auf Kosten des Umfanges; auch treten dann schon Degenerationserscheinungen auf. Der Placodenstrang degenerirt unter den bekannten Deformationen; er reißt vom Sinnesorgan ab und endet frei im Mesenchym. So finde ich auf der linken Seite des 15 mm langen Embryo II 66 (Sagittalschnitte) den Placodenstrang auf der Lateral-Dorsalfäche des Mesocephalicums als spindelförmiges Ganglion aufsitzend, das proximal durch einen feinen Nerven mit dem Mesocephalicum verbunden ist und distad ebenfalls einen Nerven entsendet, der hier frei im Mesenchym endet.

Eine andere Anordnung finde ich bei dem 15–16 mm langen Embryo II 159 (Sagittalschnitte) auf der rechten Seite. Hier zeigt das Ganglion keinen Strangrest; im Mesenchym liegt aber ein isolirtes kleines Ganglion, das in der Richtung auf das Mesocephalicum einen kurzen Nervenstummel in das Mesenchym schickt. Außer Ganglienzellen finde ich eine dünne Mantelschicht flacher Zellen an dem kleinen Ganglion, das demnach den Bau des Mesocephalicums

wiederholt. Möglicher Weise ist auch diese Zellanordnung auf die Zusammensetzung des Placodenstranges, dessen Rest das kleine Ganglion darstellt, aus den beiden Zellmaterialien differenter Herkunft zurückzuführen. Wir sahen ja oben, dass sich die Ganglienleistenzellen mantelförmig auf den dermatogenen Strang legen. Die Art der Degeneration des Placodenstranges variiert auch auf den beiden Seiten desselben Embryo, ein Verhalten, das wir ja schon von den anderen Species kennen. Das Sinnesorgan verschwindet in den späteren Stadien restlos.

Neurocytenansammlungen frontal von dem Mesocephalicum an der lateralen und ventralen Fläche des Ophthalmicus finde ich bei *Pristiurus* ebenso kräftig entwickelt wie bei den *Mustelus*-Arten, besonders stark bei dem 10 mm langen Embryo II 7 (Sagittalschnitte) auf der rechten Seite, wo die Zellen zu einem breiten, unregelmäßig conturirten Strang zusammengefügt sind, der sich ventrad parallel zur Caudalfläche des Bulbus erstreckt; es scheinen auch einzelne Fasern in diesem Zellstrang entwickelt. Auf der linken Seite desselben Embryo ist der Zellstrang ebenfalls vorhanden, aber nicht so kräftig entwickelt. Der Ophthalmicus selbst ist auf der Höhe dieser Neurocytenansammlung gangliös angeschwollen und gibt dorsad einen kurzen Nerven in das Mesenchym.

Die Verbindung zwischen Oculomotorius und Mesocephalicum ist in den ersten Stadien sehr eng, und es wandern Neurocyten zahlreich proximad und distad. Auch nach dem Beginn der Angliederung des Mesocephalicums an den Trigeminus in den Stadien, in denen der Oculomotorius den Ophthalmicus bei seinem Austritt aus dem Mesocephalicum kreuzt, sind beide noch durch Neurocyten verbunden; es treten dann Faserzüge auf, die von der Ventralfläche des Ganglions distad in die Caudalfläche des Oculomotorius übergehen; bei dem 10 mm langen Embryo II 7 finde ich rechts auch eine Faserbahn, die die Dorsalfläche des Mesocephalicums mit dem proximalen Oculomotorius verbindet. In einzelnen Fällen scheint eine Verbindung zwischen Ganglion und Nerv vollständig zu fehlen; Variationen in der Art der Verbindung zwischen Mesocephalicum und Oculomotorius finde ich auch bei demselben Embryo auf den beiden Seiten. — Der Bulbarnerv nimmt bei einem 14 mm langen Embryo II 29 (Horizontalschnitte) lateral von der Ganglionspitze aus seinen Ursprung aus einem Neurocytencomplex, aus dem ventrad ein Zellstrang an den distalen Oculomotorius zieht. Der Bulbarnerv verzweigt sich mehrfach am Bulbus und enthält außer Fasern eine



Anzahl von Ganglienzellen; seine Fasern scheinen mit dem Kern des Mesocephalicums in keiner Beziehung zu stehen. An dem letzteren wird nun bald ein Zellcomplex durch die geringe Größe seiner Kerne und deren dunkle Färbung kenntlich, der lateral den Ganglienzellen aufliegt, die in den Ophthalmicus eingeschaltet sind und sich durch hellere und ein wenig größere Kerne auszeichnen. Ich finde diese Doppelnatur des Mesocephalicums bei dem 17 mm langen Embryo II 342 (Horizontalschnitte) schon ausgeprägt und treffe hier auf folgende Verhältnisse. Die Angliederung des Mesocephalicums an den Trigemini ist auf der linken Seite des Embryo weiter fortgeschritten als auf der rechten, wo noch eine kurze Faser-Commissur besteht, während links von einer Commissur kaum gesprochen werden kann, da das birnförmige Ganglion sich bis zu dem Trigemini hinzieht. Auf dieser Seite besteht der frontale verdickte Theil des Mesocephalicums etwa zu  $\frac{2}{3}$  (auf den Querschnitt bezogen) aus großkernigen Ganglienzellen, die dem Ophthalmicus angehören, während der Rest der kleinkernigen Ganglienzellen, die seitlich außen den Ophthalmicuszellen fest anliegen und auch dorsal und ventral etwas über diese greifen, laterad den Bulbarnerv aus sich hervorgehen lässt; an der äußeren Contur des Ganglions ist seine Doppelnatur nicht ausgeprägt. Auf der rechten Seite ist der Complex dunkelkerniger Ganglienzellen kräftiger entwickelt und entsendet außer dem Bulbarnerven, der an der Ganglionspitze laterad austritt, auch dorsad-laterad in das Mesenchym einen Nervenstamm, der vielleicht ein differenzirter Rest des Placodenstranges ist. Die Verbindung zwischen Mesocephalicum und Oculomotorius liegt auf der Höhe des Austrittes des Ophthalmicus aus dem Mesocephalicum (rechts in gleicher Querebene wie der Bulbarnerv) und wird durch ein sehr dünnes Faserstämmchen, dem auf der linken Seite Neurocyten caudal locker anliegen, vermittelt. Aus welchem Ganglienzellcomplex die Fasern stammen, kann ich nicht erkennen; da auf der linken Seite einige helle Kerne der Ganglionspitze schräg zum Ophthalmicus in die Richtung der Ophthalmicus-Oculomotorius-Verbindung eingestellt sind, so vermute ich, dass deren Fasern von diesen Ganglienzellen stammen.

Bei einer Embryolänge von ungefähr 19 mm treten die Anlagen der distalen Ganglien am Oculomotorius auf, zunächst als flache Neurocytenpolster, die dem im Innern fast vollständig kernlosen Faserstamm des Oculomotorius caudal-medial aufliegen, bald aber als typische Ganglienkörper von der bekannten Structur. Auch hier zeigen sich in einzelnen Fällen Entwicklungsdifferenzen auf den



beiden Seiten desselben Embryo, wie z. B. bei dem in Sagittalschnitte zerlegten Embryo II 17, bei dem rechts an der Abzweigung des Internus-Astes in der Gabelung ein typisches Ganglion (peripher gestellte Kerne, centrale Fasermasse) entwickelt ist, während links nur ein lockeres Neurocytenpolster dem Nerven anliegt. Leider ist in den nächsten Stadien die Größen- und Färbungsdifferenz zwischen den Ciliar- und den Ophthalmicus-Ganglienzellen kaum merklich, und ich kann infolge dessen beide Zellarten nicht sicher auseinander halten. Ich beschränke mich deshalb auf die Angabe, dass die Ausbildung der Ciliarganglien sehr schwankt. So finde ich bei einem 22,5 mm langen Embryo II 197 (Horizontalschnitte) am Abgang des Bulbarnerven vom Ophthalmicus nur sehr wenige Ganglienzellen; die Verbindung zwischen dem Ophthalmicus und distalen Oculomotorius besteht hier in einem feinen Faserstamm, der frontal vom Bulbarnerven aus dem Ophthalmicus ventrad in spitzem Winkel an den Oculomotorius tritt. Bei einem 25 mm langen Embryo II 267 (Horizontalschnitte) finde ich beiderseits den Ophthalmicus profundus nach dem Durchtritt durch die Orbita zu einem Ganglion angeschwollen, aus dem laterad der Bulbarnerv, links außerdem laterad-dorsad ein Nerv (Placodennerv?) in das Mesenchym tritt. Die Verbindung mit dem Oculomotorius wird durch eine dünne Faserbahn vermittelt, die den Nerven mit dem Ganglion verbindet. Bei dem gleichen Embryo ist auch das Ganglion an der Abzweigung der oberen Rectus-Äste schon angelegt; es ist in den späteren Stadien constant vorhanden. Bei dem ebenfalls 25 mm langen Embryo II 245 (Sagittalschnitte) fehlen Ciliarganglien vollständig; eine Verbindung zwischen Ophthalmicus und Oculomotorius kann ich zwar nicht finden, zweifle aber nicht an ihrem Vorhandensein und vermüthe, dass sie mir nur durch ihre Feinheit entgeht. Von proximalen Ganglien finde ich eine kleinere gangliöse Anschwellung dicht am Durchtritt durch die Orbita; im Wurzelgebiet liegen nur wenige verstreute Ganglienzellen, deren Herkunft ich nicht feststellen kann. Am distalen Oculomotorius ist das erste Ganglion schwach entwickelt; distal von der Abzweigung des Inferior-Astes liegt eine größere lange Ganglionanschwellung caudal-medial am Oculomotorius, von der aus Nerven an die benachbarte Gefäßwandung und in das Mesenchym gehen; weitere distale Ganglien scheinen zu fehlen.

Von dem proximalen Oculomotorius wäre noch zu erwähnen, dass er in mittleren Stadien (14 mm Embryolänge) wie bei den *Scyllium*-Arten Seitenschlingen bildet; ihre Anlage erfolgt in der

gleichen Weise wie dort durch Aufrichten von Neurocyten, die dann lang auswachsen. Ebenso existiren frontale feine Wurzelstränge, die sich erst in einiger Entfernung vom Hirnboden mit der Hauptmasse der übrigen Fasern vereinigen; gangliöse Anschwellungen scheinen an ihnen zu fehlen. Der Stamm des Oculomotorius macht die schon mehrfach geschilderten Entwicklungsetappen durch: kernlose centrifugale Fasern, an denen centripetale Neurocyten entlang wandern; diese Zellen durchsetzen den Faserstamm, wandern aber dann an seine Peripherie, um erst später wieder einzuwandern und die definitiven Scheiden zu bilden.

### Acanthias.

*Acanthias* zeigt von den mir zur Verfügung stehenden Squaliden die kräftigste Entwicklung der Kopfhöhlen. In frühen Stadien wirkt allerdings nur die stark aufgeblähte Mandibularhöhle auf die Configuration der Vorderkopfganglienleiste ein, und es ergeben sich Bilder, wie wir sie von den Musteliden und Scylliden kennen; auch die Consistenz und Zellanordnung der Ganglienleistenplatte entspricht dem, was die genannten Selachier zeigen. Die erste Anlage des Mesocephalicums findet vermuthlich schon im  $4\frac{1}{2}$  mm-Stadium statt; bei 2 Embryonen finde ich wenigstens über der frontalen Wölbung der Mandibularhöhle eine kleine längliche Gruppe von Ganglienleistenzellen, die durch dichteres Gefüge aus der lockeren Ganglienleiste sich hervorheben und, wie die Horizontalschnitte zeigen, ähnlich wie bei *Pristiurus* und *Scyllium* (Taf. 15 Fig. 22, 28) in dem medialen Theil der Platte liegen. Histologisch scheinen diese Zellen noch gleichwerthig den anderen Ganglienleistenzellen zu sein. Das Ectoderm ist im Grunde der Ectodermeinsenkung durch Umformung der cubischen Ectodermzellen zu Cylinderzellen etwas verdickt, geht aber continuirlich ohne scharfen Absatz in das flache Nachbarectoderm über. Die Zellhöhe ist in diesen frühen Stadien ähnlich wie bei *Pristiurus* ungleich, so dass einzelne oder auch mehrere hohe Cylinderzellen dicht neben niedrigeren liegen; wie bei *Pristiurus* macht sich diese Höhendifferenz nur auf der Innenseite des Ectoderms bemerkbar. Über die Art der Beziehung zwischen Ganglienleiste und Ectoderm in der Mesocephalicumregion habe ich keine vollständige Klarheit erhalten können: theils scheinen sich Zellen und Zellcomplexe aus der Ectodermbasis abzuspalten, theils treten besonders weit vorragende Cylinderzellen durch Plasmafortsätze mit den Ganglienleistenzellen in Beziehung.

An anderen Stellen wieder scheinen sich die letzteren selbst dicht an das Ectoderm anzuschmiegen. Leider fehlen mir die nächsten Stadien, so dass ich die Entwicklung der Beziehungen zwischen Ganglion und Sinnesorgan nicht lückenlos verfolgen noch die Zugehörigkeit der verschiedenen Zellen zu ihren Ursprungsgebieten (Ectoderm oder Ganglienleiste) feststellen kann.

Bei einem  $6\frac{1}{4}$  mm langen, in Sagittalschnitte zerlegten Embryo XXVI 248 ist das Mesocephalicum schon als lange Spindel differenziert, deren größter Durchmesser über dem frontalsten Theil der Mandibularhöhlenblase liegt. Auf der rechten Seite des Embryo ist auch in der in geschwungenem Bogen über dem dorsad aufgewölbten Mandibularhöhlendach liegenden lockeren Ganglienleiste ein dünner gangliöser Strang bis zur Frontalfläche des Ggl. Gasseri differenziert, wo er etwas stärker anschwillt; die Wurzelfasern, die aus dieser gangliösen Anschwellung hervortreten, biegen, soviel ich erkennen kann, dorsad in die Wurzelmasse des Trigemini ab. Auf der linken Seite des Embryo finde ich in der lockeren Commissur undifferenzirter Ganglienleistenzellen nur einzelne zusammenhanglose spindelförmige Ganglienzellen. Der Oculomotorius scheint noch nicht entwickelt zu sein; das Sinnesorgan und seine Verbindungen mit dem Mesocephalicum sind infolge der Schnittrichtung nicht analysirbar. In den nächsten Stadien macht sich eine für *Acanthias* charakteristische Erscheinung in der Formgestaltung des Mesocephalicums bemerkbar, die ihre Ursache in der außerordentlich starken Aufblähung der Mandibularhöhle hat: die Kopfhöhle drängt die Trigemini-Mesocephalicum-Commissur und die caudale Partie des Mesocephalicums durch die dorsad gerichtete Ausbuchtung der Obliquus superior-Tasche mediad, während die frontal von der Mandibularhöhle liegende Masse des Ganglions lateral liegen bleibt; der Ophthalmicus profundus wieder biegt etwas mediad-dorsad ab, da das Auge sehr stark entwickelt ist und dem vorwachsenden Nerven den Weg versperrt und die frontale Partie der Ganglienleiste, die den Ophthalmicus bildet, mediad-dorsad verdrängt. Das Sinnesorgan besitzt nur geringe Ausdehnung und liegt über dem auf dem Mandibularhöhlendach liegenden Ganglienabschnitt, mit ihm fest durch einen breiten Zellstrang verbunden. In der gleichen Querebene, in der das Ganglion mit dem Sinnesorgan verbunden ist, tritt auch der Oculomotorius an die Dorsal-Medial-Fläche des Ganglions; der Nerv ist in diesem Stadium vollständig von Neurocyten durchsetzt und belegt. Da der Oculomotorius an das Ganglion in einer Ebene

herantritt, die über dem Mandibularhöhlendach caudal von der Hinterwand der Prämandibularhöhle liegt, so müssen die Fasern wie bei *M. laevis* und *Sc. canicula* in rechtem Winkel frontad abbiegen, um dann an der Prämandibularhöhle ventrad wieder in ebenfalls fast rechtem Winkel zwischen die beiden Kopfhöhlen einzudringen. Um die Lagebeziehung zwischen Oculomotorius und Ganglion zu zeigen, bilde ich einen Horizontalschnitt durch den  $9\frac{1}{4}$  mm langen Embryo XXVI 181 ab in Taf. 15 Fig. 20, bei dem die mediade Verlagerung des Ganglions noch nicht eingetreten ist; wohl aber erscheint das Ganglion in dorsoventraler Richtung abgeflacht und buchtet seinerseits auf der rechten Embryoseite das Mandibularhöhlendach etwas ein. Der Oculomotorius tritt an die mediale Ganglionpartie, wo er sich etwas auffasert und eine lockere Pyramide von Fasern und Neurocyten bildet. Auf der linken Embryoseite verläuft gesondert vom Hauptstamm des Oculomotorius caudal von ihm ein zweiter dünner Nerv, der dicht caudal von dem ersten Nerven vom Hirnboden ausgeht und auf die Gasseri-Mesocephalicum-Commissur zu verläuft, wo er in einer kleinen Zellpyramide endet. Histologisch weist dieser Nerv die Structur des Oculomotorius in frühen Stadien auf: ein dünner Faserstrang, der belegt ist mit sehr langen in einer Reihe angeordneten Begleitzellen von Spindelgestalt; auch bei *Acanthias* scheint demnach die Neurocytenproduction nicht auf einen engbegrenzten Bezirk beschränkt zu sein. Das Sinnesorgan ist sehr undeutlich umgrenzt und scheint von dem Grunde der Ectodermeinsenkung aus die ganze ventrale Fläche der Einsenkung zu umfassen, geht auch continuirlich in das gleichhohe Cylinderepithel des Mandibularbogens über. Zwischen Ganglion und Sinnesorgan bestehen offenbar wie bei den anderen beschriebenen Formen doppelte Verbindungen, die zu analysiren mir aber nicht vollständig gelungen ist. Ich will nur erwähnen, dass sich dorsal vom Ganglion ein langer Strang vom Ectoderm abspaltet, der auf der linken Seite des Embryo (ich gebe ihn Taf. 15 Fig. 20 wieder) an seinem distalen Ende kugelig verdickt mediad in das Mesenchym ragt. Außer dieser von dem dorsal vom Ganglion liegenden Ectodermbezirk abgespaltenen Placodenverbindung finde ich laterale Verbindungen zwischen Ganglion und Sinnesorgan, über deren Natur ich im Zweifel bin; ebenso kann ich über die Betheiligung des sehr schwach ausgebildeten Ganglionmantels an dem Aufbau des Placodenstranges keine Angaben machen. — Die weitere Entwicklung des Mesocephalicums verläuft zunächst in der bekannten Weise: die Mandibularhöhle wird in



frontal-caudaler Richtung durch die an Volumen stark zunehmende Prämandibularhöhle von vorn, durch das wachsende Trigemini-Ganglion von hinten comprimirt und weicht laterad-dorsad aus. Dadurch kommt es zur Verkürzung der vorher durch das Mandibularhöhlendach aufgebogenen Trigemini-Mesocephalicum-Commissur. Abweichend von dem, was wir bei den anderen beschriebenen Selachiern kennen gelernt haben, ist das Verhalten der frontalen Ganglionpartie. Die oben erwähnte  $\sim$ förmige Krümmung des Ganglions und des proximalen Ophthalmicus bleibt zunächst erhalten, da die Prämandibularhöhle sich stark aufbläht, durch die ihr lateral anliegende »anterior-head-cavity« aber an der Ausdehnung in dieser Richtung eingeengt wird und infolge dessen medial von dieser Kopfhöhle sich dorsad aufwölbt. Dadurch wird die frontale Spitze des Ganglions verhindert, sich in dieselbe Sagittalebene einzustellen wie der über der Mandibularhöhle liegende Gangliontheil. Die in sagittaler Richtung sehr schmale Sinnesplatte ist noch fest durch den kurzen Placodenstrang mit dem Ganglion verbunden.

Die Gestalt der Platte in der Ebene des Placodenstranges ergibt die Fig. 20; auf der linken Embryoseite zeigt sie in ihren lateralen Partien eine flache Einwölbung; in dorsaler Richtung geht das Sinnesorgan continuirlich in das Ectoderm der Einsenkung über, so dass seine Grenze nicht zu bestimmen ist. Dorso-frontal von der Stelle, die den Placodenstrang producirt (in wie weit oder ob sich an ihm auch die Ganglienleiste beteiligt, kann ich nicht feststellen), liegt auf der rechten Seite in dem Ectoderm eine längliche Gruppe differenzirter Zellen, die sich durch 9 Schnitte verfolgen lässt und vermuthlich an ihren beiden Enden je einen feinen, im Ectoderm liegenden Nerven gebildet hat; leider ist der Embryo nicht genügend gut erhalten, um die Natur dieser Fortsätze mit Sicherheit histologisch analysiren zu können. Auf der linken Seite ist es zur Bildung einer kleineren Gruppe von Zellen gekommen, die schon aus dem Ectoderm ausgetreten ist und ihm im Mesenchym nur noch anliegt. Der Oculomotorius ist mit dem Ganglion locker durch Zellen verbunden in der gleichen Querebene, in der die Caudalwand der Prämandibularhöhle liegt; die Sförmige Krümmung der früheren Stadien fällt demnach fort.

Leider sind die älteren Embryonen, die mir zur Verfügung stehen, nicht gut erhalten; ich erwähne deshalb nur noch den 16 mm langen Embryo XXVI 396 (Sagittalschnitte); bei diesem Embryo hat sich die Distanz zwischen dem dick aufgetriebenen Mesocephalicum,



das durch eine sehr kurze Commissur mit dem Trigemini verbunden ist, und dem rinnenartig vertieften Sinnesorgan vergrößert, und die Verbindung zwischen beiden ist zu einem dünnen Zellstrang ausgebildet. Diese Verhältnisse erinnern sehr an die Bilder, die wir von *Mustelus laevis* kennen, wenn auch eine Zusammensetzung des Placodenstranges aus 2 differenten Zellsträngen nicht erkennbar ist. Auf der linken Embryoseite liegt an dem medialsten Punkte der Ectodermeinsenkung etwas frontal von dem Placodenstrang ein ziemlich großes birnförmiges Placodenkörperchen, das mit dem verjüngten Ende dem Ectoderm dicht anliegt, mit dem abgerundeten in das Mesenchym hineinragt. Auf der rechten Seite geht vor dem Placodenstrang aus einer besonderen dorsalen Gruppe von Ganglienzellen des Mesocephalicums ein zellenreicher Nerv hervor, der frontad in der Sagittalebene parallel zum Ectoderm im Mesenchym verläuft. Auch an der Ventralfläche des Ganglions ist eine Gruppe von Ganglienzellen von der Hauptmasse der Zellen abgegrenzt, die offenbar Beziehungen zu dem an das Ganglion medial dicht angeschmiegtten Oculomotorius haben. Der Ophthalmicus weicht in Folge der starken Entwicklung der Augenblase dorsad aus und verläuft in geschwungenem Bogen frontad. Der Oculomotorius zeigt keinerlei Besonderheiten; distale und proximale Ganglien fehlen in diesem Stadium.

### Rajiden.

Wie DOHRN in seiner 23. Studie über die Mandibularhöhle der Selachier beschrieben hat, zeichnet sich diese Kopfhöhle bei den Rajiden dadurch aus, dass sie ein Gebilde von sehr unbestimmter Form ist. Wenn sie auch in den dorsalen Seitenpartien kleine Blasenbildungen mit epithelialen Wandungen aufweist, so hat doch die Kopfhöhle mehr den Charakter eines schwammigen Mesenchymgewebes, erinnert jedenfalls nicht an die festwandige Blase der Squaliden. Auf frühen Entwicklungsstadien findet demnach die Vorderkopf-Ganglienleiste in der Mandibularhöhlenregion relativ wenig Widerstand gegen ihre ventrale Ausbreitung und erreicht wie bei den Torpediniden eine bedeutendere Flächenausdehnung als bei den Squaliden; der Torpediniden-Ganglienleiste gleicht die Rajiden-Ganglienleiste auch durch ihren Zellreichtum.

### Raja batis.

Bei *Raja batis* finde ich die erste Anlage des Mesocephalicums bei einem Embryo von 8 mm Länge (IV 317). (Die Länge der Rajiden-Embryonen übertrifft in Folge der starken Schwanzentwicklung die

gleichaltriger Embryonen der Torpediniden und Squaliden ziemlich beträchtlich.) Hier liegt frontal von der Mandibularhöhle auf der Höhe der Prämandibularhöhle ein unregelmäßig conturirter Complex von Ganglienzellen, die durch undifferenzierte Ganglienleistenzellen lateral vom Ectoderm getrennt sind, dorsal aber durch einige strangartig angeordnete Zellen (Ectodermzellen?) mit der Ectodermeinsenkung in Beziehung stehen. In der Mitte dieser Ganglien-Anlage liegen die spindelförmigen Ganglienzellen schon in die Richtung der späteren Trigemino-Mesocephalicum-Commissur eingestellt; eine differenzierte Verbindung mit der Anlage des Trigemino-Ganglions existirt noch nicht. Diese finde ich bei einem 9 mm langen Embryo (IV 313) auf der rechten Seite (links ist noch keine Commissur erkennbar) innerhalb der breiten Platte undifferenzirter Ganglienleistenzellen als sehr locker gefügten, dünnen Strang von spindelförmigen Ganglienzellen, der wie bei den Torpediniden ventrad in das Trigemino-ganglion abbiegt und hier in einer Gruppe von Ganglienzellen endet; Beziehungen zum Rückenmark bestehen noch nicht; diese kann ich erst bei einem 14 mm langen Embryo feststellen, bei dem die Commissur dorsad in die Wurzelmasse des Trigemino umbiegt. Soweit ich das an den histologisch wenig gut erhaltenen Präparaten der nächsten Stadien erkennen kann, differenziren sich eine große Anzahl von Zellen in der Ectodermeinsenkung auf die bekannte Weise: treten aus dem Verbande der Ectodermzellen heraus und mit dem Körper des Ganglions in Verbindung; über die Betheiligung der Ganglienleistenzellen an dem Placodenstrang kann ich keine Angaben machen. Während, wie oben gesagt wurde, die Mandibularhöhle durch ihre schwammige Ausbildung für die Entwicklung der Mesocephalicumplatte kein Hindernis bildet, entwickelt sich die Prämandibularhöhle zu einer großen festwandigen Blase, die ihrerseits die Ausgestaltung des Ggl. mesocephalicum beeinflusst: da die Prämandibularhöhle frontal durch das Auge an der Ausdehnung in dieser Richtung, dorsal durch das Mesocephalicum gehindert wird, greift sie in caudaler Richtung in ein Gebiet über, in dem bei Embryonen anderer Selachier die Mandibularhöhle liegt, deren lockeres Gewebe bei *Raja* aber der sich dehnenden Prämandibularblase keinen Widerstand bietet. So kommt es, dass das lange spindelförmige Mesocephalicum bei 13 mm Embryolänge ganz auf dem Dach der Prämandibularhöhle aufliegt. In Zusammenhang mit der Lagebeziehung des Mesocephalicums zur Prämandibularhöhle steht das Lageverhältnis zwischen dem Ganglion und dem Oculomotorius, der medial an den caudalen Theil

des Mesocephalicums tritt und von hier aus an die Hinterfläche der Prämandibularhöhle verläuft; seine erste Entwicklung habe ich nicht verfolgen können. Die Verbindung zwischen Nerv und Ganglion wird am Kreuzungspunkt zunächst nur durch Neurocyten, später auch durch Fasern vermittelt, die aus dem Ganglion in den distalen Oculomotorius übertreten. Über die weitere Entwicklung des Nerven will ich nur angeben, dass die Neurocyten im Wurzelgebiet sehr zahlreich sind und die einzelnen Bündel von Wurzelfasern dicht umspinnen, auch Seitenschlingen bilden. Eine Differenz zwischen frontalen und caudalen Wurzelbündeln scheint nicht zu bestehen. Aus tretende Neuroblasten habe ich nicht beobachtet, finde aber die Neurocyten bei einem 33 mm langen Embryo unter dem Hirnboden zu einer Platte zusammengefügt, bei einem 38 mm langen Embryo unterhalb des Wurzelgebietes auch eine mediale längliche Ganglienschwellung. Über distale Ganglien kann ich keine Angaben machen, sie werden vermuthlich erst in späteren Stadien angelegt. — Das Sinnesorgan besteht nur aus einer kleinen undeutlich umschriebenen Platte von Cylinderepithel und degenerirt sehr bald. Die Verbindung mit dem Ganglion bildet sich nicht zu einem compacten Zellstrang aus, wird vielmehr durch lockere Zellgruppen vermittelt, die aus dem Ectoderm austreten; in späteren Stadien finde ich auch einen Nerven, der von der Dorsalfäche des Mesocephalicums aus nach dem Ectoderm zu in das Mesenchym verläuft. Das Mesocephalicum entwickelt sich zu einem sehr kräftigen Ganglionkörper, der zunächst eine ziemlich regelmäßig geformte Spindelgestalt zeigt. Bald macht sich aber der Einfluss der wachsenden Augenblase auf das Ganglion bemerkbar, das durch die dorso-caudale Partie des Auges napfförmig eingedrückt wird. Eine Angliederung des Mesocephalicums an den Trigemini wird zwar durch eine Verkürzung der die beiden Ganglien verbindenden Commissur angebahnt, kommt aber zum Stillstand, vielleicht in Folge der mechanischen Einwirkung der Lateralpartie des Rectus externus, die ventral der Trigemini-Mesocephalicum-Commissur fest anliegt und zwischen beide Ganglien eingekeilt ist. Leider fehlen mir spätere Stadien, so dass ich über die weitere Entwicklung des Mesocephalicums und über die Ausbildung des Ciliarnervensystems keine Angaben machen kann. Ich will nur erwähnen, dass in dem Mesocephalicum 2 Zellarten vorkommen: solche mit großen hellen Kernen und solche mit kleinen dunklen Kernen; sie scheinen regellos durcheinandergemischt zu sein.

### Raja asterias.

Von *Raja asterias* ist leider wenig Material vorhanden. In der Anordnung des Ggl. mesocephalicum gleichen die Embryonen von *R. asterias* denen von *R. batis*; auch die Größe der Ganglien entspricht in den späteren Stadien bei der letzteren Art den Verhältnissen, die wir bei *R. asterias* kennen gelernt haben; hier erscheint nur in den frühen Stadien das Ganglion größer als bei den entsprechenden *batis*-Stadien. Die Differenz gleicht sich indessen schnell aus und das unverhältnismäßig große Mesocephalicum erleidet dieselben Formveränderungen durch die Augenmuskeln und die Augenblase selbst. Einige ältere Stadien geben günstige Ergänzungen zu den Befunden bei *R. batis*. Bei 2 Embryonen von 31 und 35 mm Länge liegt dicht unterhalb des Wurzelgebietes medial am Oculomotorius eine Ganglienschwellung. Eine starke Zellansammlung zwischen den Wurzelsträngen selbst lässt aber vermuthen, dass in späteren Stadien noch weitere Anlagen von Ganglien folgen. Bei einem anderen 27 mm langen Embryo liegt auf der linken Seite dem proximalen Oculomotorius unterhalb des Wurzelgebietes eine sehr lange Ganglienschwellung an, die sich medial zu 3 flachen Buckeln erhöht, rechts 2 distincte Ganglien, von denen das größere unterhalb des Wurzelgebietes den Nerven schalenförmig umgreift, das kleinere ein Stück weiter distal dem Nerven medial anliegt.

Die beiden oben erwähnten Embryonen zeigen auch distale Ganglienschwellungen, die mit dem Mesocephalicum noch durch Zellen in Verbindung stehen und in 2 Gruppen angeordnet sind, wie wir sie auch von den anderen Selachiern kennen. Nur liegt hier das distale Ganglion infolge der Lagerung des Obliquus inferior dem Hauptcomplex bedeutend näher.

### Zusammenfassung.

Die bei dem Aufbau eines metameren Ganglions verwendeten Zellen der Ganglienleiste stammen von dem Neuromer des Hirnes oder Rückenmarkes, das in dem betreffenden Körpermetamer liegt; aus dem gleichen Neuromer stammen die motorischen, die Musculatur des Metamers innervirenden Fasern, falls nicht secundäre Verlagerungen oder Concentrationen (wie z. B. bei dem Abducens) eingetreten sind. Prüft man nun die Frage nach der Zusammengehörigkeit von dem Ggl. mesocephalicum und dem motorischen Oculomotorius, so ist zunächst zu untersuchen, ob etwa der Oculomotorius

secundär in das Mittelhirn verlagert ist. Dafür liegen aber keinerlei Anzeichen vor, der Oculomotorius ist deshalb als der motorische Repräsentant des Mittelhirnmetameres zu bezeichnen. Die Ganglienleistenelemente des zu dem Oculomotorius gehörenden sensiblen Ganglions [als solches wird fast von allen Autoren das Ggl. mesocephalicum (= Trigemini I, Ggl. ophthalmicum, Ggl. ciliare) angesehen] müssen demnach ebenfalls aus dem Mittelhirn stammen.

In seiner 25. Studie hat DOHRN (1907) die Entwicklungsgeschichte der Vorderkopfganglienleiste eingehend behandelt und im Anschluss an frühere Autoren die Ganglienleistenproduction des Mittelhirndaches geschildert. Während aber das vom Zwischen- und Hinterhirn producirt Ganglienleistenmaterial direct laterad und ventrad »abfließt«, ist der Mittelhirnganglienleiste der directe Weg in die Ventralregion durch die starke seitliche Ausbauchung des Mittelhirns, das sich mit seiner Lateralfäche an das Ectoderm anschmiegt, versperrt, ein Umstand, auf den auch NEAL (1898) aufmerksam macht. Ventral vom Mittelhirn vereinigen sich die beiden caudal und frontal die Mittelhirnausbuchtung umfließenden Ströme zu einer einheitlichen Platte, die caudal in continuirlichem Zusammenhang mit der Trochlearis-Trigemini-Platte steht, frontad in die das Auge fast umgreifende Zwischenhirnplatte übergeht. Ich verweise auf DOHRN's Abbildungen auf Taf. 11 seiner oben genannten Studie und auf meine Taf. 12 Fig. 1 und 2, die diese Verhältnisse von *Torpedo oc.* erläutern. Der Zusammenhang der ventral-lateral vom Mittelhirn liegenden Ganglienleiste, die als Mesocephalicumganglienleiste zu bezeichnen ist, mit ihrem dorsalen Mutterboden wird sehr bald aufgelöst. Frontal vor dem Mittelhirn, meist sehr nahe der Medianlinie, findet sich häufig ein Rest der dorsalen Ganglienleistenpartien, der von Miss PLATT als N. thalamicus bezeichnet und dem Ggl. mesocephalicum zugerechnet wird (PLATT 1891). NEAL, der zunächst den Thalicus als dorsalen Nerven für das Encephalomer II in Anspruch nahm (1896), bleibt in seiner Hauptarbeit (1898) unentschieden, ob der Thalicus wirklich als Nerv aufzufassen sei, da er niemals fibrilläre Beziehungen zu dem Hirn zeige. Ich glaube, dass man den Thalicus ebenso wie den primären Trochlearis nicht als bedeutungslosen Rest von Ganglienleistenpartien unberücksichtigt lassen soll, da wir auch sonst vielerlei Anzeichen dafür finden, dass frontal von dem Mesocephalicum ein ausgedehnteres Nervensystem bestand, das aber nur noch in einzelnen Fällen angelegt wird und auch dann sehr frühzeitig zu Grunde geht; ich werde später darauf zu sprechen



kommen. Die ventral von dem Mittelhirn liegende Mesocephalicumplatte wird durch die starken Aufblähungen der Kopfhöhlen, speciell der Mandibularhöhle, in ihrer Ausdehnung stark beeinflusst, so dass sie im Verhältnis zu der Trigemini-Trochlearisplatte einen recht geringen Umfang besitzt und in dem Stadium, in dem sich das Ggl. mesocephalicum anlegt, gewissermaßen nur als frontaler Anhang der Trigemini-Trochlearisplatte erscheint. Die Art der Ganglionanlage selbst ist aber ein Beweis für die metamere Selbständigkeit dieses Ganglienleistenabschnittes: das Ggl. mesocephalicum legt sich unabhängig von der Differenzierung des Trigemini-ganglions isolirt in der Mesocephalicumplatte an durch Differenzierung der Ganglienleistenzellen (vergl. Taf. 12 Fig. 3 *Torp. oc.*, Taf. 16 Fig. 1, 2 *Scyll. cat.*, Taf. 14 Fig. 3 *Must. laevis*). Diese selbständige Anlage des Ganglions ist auch von der größeren Zahl der Autoren anerkannt. Damit wäre bewiesen, dass das Ggl. mesocephalicum, soweit es von der Ganglienleiste gebildet wird, aus dem gleichen Neuromer stammt wie die Fasern des Oculomotorius, dass demnach das Ganglion und der Oculomotorius dem gleichen Metamer angehören. Es wäre nun zu erwarten, dass die von dem Ganglion ausgehenden sensiblen Wurzelfasern zu dem Mittelhirn verliefen; aber bekanntlich sendet das Ggl. mesocephalicum seine Wurzelfasern (abgesehen von einigen wenigen Anlagen sensibler Wurzeln, die nach dem Mittelhirn zu streben; sie werden weiter unten ihre Würdigung finden) sämtlich durch die lange Commissur zwischen Trigemini- und Mesocephalicum-Anlage in das erstere Ganglion.

Ehe ich auf diesen Anschluss der beiden Ganglien an einander näher eingehe, habe ich noch zu erörtern, wie sich die Ganglionanlage innerhalb der Ganglienleiste und zu dem Ectoderm verhält, muss aber zu diesem Zweck etwas weiter ausholen und meine Ansicht über die Composition der metameren Ganglien des Kopfes aus Ganglienleiste und ectodermalem Material darlegen. Ich will zunächst auf den Aufbau der von dem Hirn und Rückenmark abstammenden Ganglienleiste eingehen. Die ersten Autoren, die die Ganglienleiste auffanden (HIS, BALFOUR u. A.), nahmen an, dass sich die Ganglienleiste des Kopfes continuirlich in die des Rumpfes fortsetze und sich nur in ihrem Lageverhältnis zu den Myotomen in den beiden Körperabschnitten verschieden verhielte; sie constatirten, dass im Kopf die Ganglien lateral von den Myotomen, im Rumpf medial davon liegen. Diese Auffassung von der Gleichwertigkeit der Rumpf- und Kopfganglienleiste wird von der Mehrzahl der

Autoren getheilt, trotzdem nach und nach sich eine Fülle von Material angehäuft hat, die gegen diese Theorie spricht. Es sind typische Spinalganglien oder deren Anlagen medial von den Urwirbeln in Körperregionen gefunden worden, in denen lateral von der Reihe der Urwirbel typische Kopfganglien lagen. Ich erinnere an die Hypoglossusganglien (FRORIEP 1884, OSTROUMOFF 1889), Vagus- und Glossopharyngeus-Spinalganglien (DOHRN 1901, 1902). Weiter brachten die KUPFFERSchen Arbeiten über die Entwicklung der Cyclostomen ein großes Beweismaterial für das Vorhandensein von Spinalganglienanlagen auch im Vorderkopf, das für Selachier durch HOFFMANN (1897 und 1899), für Amphibien durch BRACHET (1907) ergänzt wurde. Im Jahre 1901 hat nun FRORIEP eine Arbeit über die Ganglienleiste bei Selachierembryonen veröffentlicht, in der er den Nachweis versucht, dass 2 Ganglienleisten, die des Kopfes und die des Rumpfes, zu unterscheiden sind, die nicht kontinuierlich in einander übergehen, sondern in den Grenzgebieten übereinandergeschoben liegen. Ihr Ursprungsgebiet auf dem Hirndach fällt nicht zusammen: »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.« Beide Ganglienleisten bekämpfen sich in der kritischen Kopfregion sehr heftig und die Ganglienanlage der hinteren Visceralbognerven »kann zu typischer Entwicklung nur gelangen unter der Voraussetzung und in dem Umfang, als es ihr gelingt, die Spinalganglienanlage zu vernichten und die zugehörigen Urwirbel bis auf relativ unbedeutende Reste zu beseitigen«. »Diese Thatsache enthält meines Erachtens den strikten Beweis, dass typische Visceralbognerven und typische Spinalnerven niemals in den gleichen Metameren des Wirbelthierkörpers functionsfähig vereinigt gewesen sein können. Beide Kategorien von Nerven schließen sich aus.« FRORIEP's Darstellungen bewogen mich, seine Angaben an dem gleichen Material nachzuprüfen; ich bin dabei zu entgegengesetzter Auffassung gekommen, die ich hier provisorisch mittheilen will (das ausführliche Beweismaterial für meine Auffassung hoffe ich in einer späteren Arbeit bringen zu können), dass nämlich beide Kategorien von Nerven ursprünglich functionsfähig neben einander in den gleichen Metameren existirten, und dass jede Nerven-kategorie ihre Entstehung einer Ganglienleiste verdankt, dass demnach im ganzen Körper 2 Ganglienleisten neben einander bestanden.

An FRORIEP's Darstellung fällt auf, dass für das Ursprungsgebiet der »Kopfganglienleiste« keine sichere caudale Grenze angegeben werden kann. Auf der anderen Seite hat DOHRN (1902) bei seiner Widerlegung der FRORIEP'schen Theorie nachgewiesen, dass im ganzen Kopf bis vorn über das Mittelhirn der Austritt von Ganglienleistenzellen aus dem Hirn in gleicher Weise stattfindet, dass demnach die Elemente der FRORIEP'schen Rumpfganglienleiste, die nach der Ansicht dieses Autors median aus dem Hirndach austritt, auch im Vorderkopf vorhanden sein müssten. DOHRN kam es darauf an, die Gleichartigkeit des Austritts der Ganglienleistenzellen aus dem Hirndach in den beiden Körperabschnitten nachzuweisen; auf das weitere Verhalten der abgespaltenen Zellgruppen ging er nicht ein. Bei einer nochmaligen Prüfung dieser Verhältnisse finde auch ich in den beiden Körperabschnitten eine übereinstimmende Ganglienleistenproduction, kann aber weiter constatiren, dass die von FRORIEP nur in der kritischen Grenzzone gesehene Doppelnatur der Ganglienleiste nicht nur auf diese Zone beschränkt ist, sondern vom Kopf bis zum Schwanz existirt, d. h. dass im ganzen Körper 2 Ganglienleisten angelegt werden. Erst secundär tritt in den beiden secundären Körperabschnitten (Kopf und Rumpf) eine differente Entwicklung der beiden Ganglienleisten ein und zwar in der Weise, dass im Kopf im Wesentlichen nur die äußere, medial aus dem Dach des Neuralrohrs stammende Ganglienleiste, im Rumpf die innere, lateral-ventral vom Ursprungsgebiet der ersteren Leiste aus dem Neuralrohr austretende Leiste zur Ausgestaltung kommt<sup>1)</sup>. In ihrer weiteren Entwicklung sind die beiden Ganglienleisten durch ihr Lageverhältnis zu den Urwirbeln charakterisirt: Die in den Kopfabschnitten zur Ausbildung gelangende Ganglienleiste verläuft lateral, die im Wesentlichen im Rumpf vorhandene Leiste (die Spinalganglienleiste) medial von den Urwirbeln. Die Grenzen beider Leisten fallen indessen auch nach der secundären Abgrenzung von Kopf und Rumpf mit den Grenzen der beiden Körperabschnitte nicht zusammen, es werden vielmehr häufig auch im Kopf Spinalganglien angelegt oder auch ausgebildet (vergl. die Hypoglossus-, Vagus- und Glossopharyngeusspinalganglien).

1) FRORIEP lässt umgekehrt seine Rumpfganglienleiste aus der Mitte des Daches des Neuralrohres austreten, seine Kopfganglienleiste dagegen lateral-ventral davon; ich bin mir noch nicht ganz klar, wodurch er zu dieser, wie mir scheint, irrthümlichen Auffassung geführt wurde.

Was nun das Ggl. mesocephalicum betrifft, so ist die Frage, aus welcher Ganglienleiste<sup>1)</sup> — ob aus der medialen Spinalganglienleiste, der lateralen Kopfganglienleiste oder aus beiden Leisten — das Ganglion sich aufbaut, nicht leicht zu beantworten, und ich bin zum Theil bei der Beantwortung dieser Frage auf Vermuthungen angewiesen. Dass beide centrogenen Leisten vorhanden sind, nehme ich auf Grund der Bilder an, die ich bei *Torp. oc.* erhalten habe und von denen ich eines Taf. 13 Fig. 16 wiedergebe. Hier zeigt sich auf den quer durch die Ganglienleiste geführten Schnitten eine wenn auch undeutliche Anordnung der Leiste in 2 Schichten. Leider besitze ich von Embryonen dieses Stadiums keine günstigen Schnitte durch das Ursprungsgebiet der Mesocephalicumganglienleiste, so dass ich über die Abspaltung der beiden Zellplatten aus dem Dach des Mittelhirns keine Angaben machen kann. Auch verwischen sich bei *Torpedo* durch die von Anfang an massige Entwicklung des Ggl. mesocephalicum sehr schnell die bis dahin trennbaren Leisten, so dass es mir bei dieser Species nicht möglich ist, die Zugehörigkeit der ersten Mesocephalicumanlage zu einer der beiden Platten festzustellen. Mit einiger Wahrscheinlichkeit gelingt dies bei einem *Pristiurusembryo*, von dessen linker Seite ich Taf. 15 Fig. 21 einen Querschnitt durch die Anlage des Mesocephalicums wiedergebe. Unter dem Ectoderm liegt eine Platte von Ganglienleistenzellen, die unter einander durch ihre Fortsätze mehr oder weniger innig verbunden erscheinen, während sie von der medial von ihnen liegenden Ganglionanlage durch einen deutlichen Spalt getrennt sind. Das kleine Ganglionkörperchen ist glatt conturirt und auch ventral-medial gegen einige, wie es scheint undifferenzirte Leistenzellen abgesetzt, die aber zu den Zellen der lateralen Ganglienleiste keine Beziehungen haben und ihrer Lage nach ebenfalls zu der medialen Platte gehören. Ähnlich wie bei dem eben erwähnten *Pristiurusembryo* liegen die Verhältnisse auf der rechten Seite eines Embryo von *Scyllium catulus*, von dem ich einen Querschnitt durch die Mesocephalicumanlage Taf. 15 Fig. 28 abbilde. Hier liegt die Ganglionanlage medial von einer breiten Platte undifferenzirter Ganglienleistenzellen (ich muss aber zugeben, dass andere Schnitte durch dieselbe Embryoseite kein so

---

1) Auf die Betheiligung der Haut am Aufbau des Ganglions werde ich später bei der Besprechung der Placode näher eingehen; in der Benennung des verschiedenen Ganglionmaterials folge ich dem KUPFFER'schen Schema, welches das vom Neuralrohr stammende Ganglion als centrogen, das von der Haut als dermatogen bezeichnet.

klares Bild wie der abgebildete Schnitt geben). Auch bei *Scyllium canicula* finde ich die Anlage des Ggl. mesocephalicum in der medialen Partie der Ganglienleiste, ebenso bei *Acanthias*, während die *Mustelus*- und *Raja*-Embryonen mir keinen Aufschluss über eine Doppelnatur der Mesocephalicumganglienleiste und über die Entstehung des Ganglions aus einer der beiden Leisten geben. Ich bin aber überzeugt, dass bei genügender Anzahl von Embryonen des entsprechenden Stadiums sich auch bei diesen Selachierarten Anhaltspunkte für die ursprüngliche Composition der Ganglienleiste finden werden. In allen Fällen, auch bei *Torpedo* und *Raja*, konnte ich wenigstens constatiren, dass die erste Anlage des Ggl. mesocephalicum lateral von undifferenzirten Ganglienleistenzellen bedeckt waren.

Trotz des geringen Belegmaterials glaube ich deshalb als sicher annehmen zu können, dass die erste Anlage des Ggl. mesocephalicum von der medialen Partie der Mesocephalicumganglienleiste, also der Spinalganglienleiste, ausgeht, womit gleichzeitig gesagt ist, dass die erste Anlage des Ganglions unabhängig von dem Ectoderm und dessen Placodenverdickung sich anlegt. In den allgemeinen Bemerkungen über die Ganglienleisten und ihre Lagebeziehungen zu den Urwirbelanlagen habe ich als Charakteristikum für die Spinalganglienleiste ihre Lage zwischen Medullarrohr und Urwirbel angeführt. Eine spinale Anlage des Ggl. mesocephalicum müsste demnach sich zwischen Prämandibularhöhle und Hirn einschieben. Das Prämandibularsegment zeigt aber die bekannte Eigenthümlichkeit, dass die beiden Seitentheile der Kopfhöhle durch ein Zwischenstück verbunden sind; dadurch ist eine Lagerung des Ganglions medial von der Kopfhöhle schon ausgeschlossen. Auch in anderer Beziehung liegt das Ganglion schon in sehr frühen Stadien gegenüber der Prämandibularhöhle verschoben. Wie ich bei den einzelnen Squalidenspecies auseinandersetzte, bewirkt die starke Aufblähung der Mandibularhöhle in den frühen Stadien eine Entwicklungshemmung der frontal von ihr liegenden Prämandibularhöhle und greift in deren Gebiet über. Infolge dessen liegt die Mesocephalicumanlage je nach dem Grade der Aufblähung der Mandibularhöhle mehr oder weniger weit auf das Dach dieser Kopfhöhle verschoben und gelangt erst nach der (in der oben geschilderten Weise stattfindenden) Reduction der Mandibularhöhle in den Bereich der Prämandibularhöhle. Hier schiebt sich das Ganglion zwischen die Lateralfläche der Kopfhöhle und das Ectoderm und nimmt so



eine Lage ein, die der eines Ganglions der äußeren centrogenen Ganglienleiste und nicht der eines spinalen Ganglions entspricht. Die erste Anlage des Ganglions in der medialen Partie der Mesocephalicumganglienleiste scheint mir aber ein genügender Beweis für die Annahme zu sein, daß in dem späteren Ganglion auch spinale Elemente enthalten sind; dafür sprechen auch die weiter unten angeführten Beziehungen des Ganglions zu dem Oculomotorius.

Im Verlauf der Weiterentwicklung lässt sich das Material der beiden Ganglienleisten nicht mehr auseinanderhalten und infolge dessen nicht feststellen, in welchen Verhältnissen sich spinale und laterale Ganglienleiste am Aufbau des Ganglions beteiligen. Man erkennt in der Regel nur eine compacte Masse von spindelförmigen Ganglienzellen, die in den Verlauf des Ophthalmicus und zum Theil auch der Bulbarnerven eingeschaltet sind, und einen Mantel undifferenzirter Zellen, deren Zugehörigkeit zu einer von den beiden Leisten sich ebenfalls nicht feststellen lässt. Vielleicht ist die von *Mustelus vulg.* p. 328 beschriebene und Taf. 15 Fig. 19 abgebildete Zusammensetzung des Ggl. mesocephalicum aus 2 neben einander liegenden Gangliencomplexen auf die ursprüngliche Composition des Ganglions aus 2 von den beiden centrogenen Leisten stammenden Ganglien zurückzuführen; ein Beweis für diese Annahme fehlt mir, da ich die Entwicklung der Doppelbildung nicht habe verfolgen können. — Ich wende mich nun zur Beteiligung des dermatogenen Materials an der Anlage des Ggl. mesocephalicum. Die lateralen undifferenzirten Mantelzellen der Ganglionanlage zeigen sehr frühzeitig die Tendenz, Beziehungen zu dem Ectoderm anzuknüpfen. Da gleichzeitig vom Ectoderm aus die Bildung der Placode und die Abspaltung von Zellmaterial zur Bildung eines Lateralis-Ganglions vor sich geht, so ergeben sich höchst verwickelte Verhältnisse, die sich nur in günstigen Fällen entwirren lassen. Nach dem KUPFFERschen Schema schwillt im Kopf der laterale Theil der Wurzelleiste zu einem Ganglion an (Ganglion mediale), das sich auf der Höhe der dorsalen Mesodermkante an das Ectoderm anlegt. An dieser Stelle spaltet sich ein Ganglion (Ganglion laterale) von dem Ectoderm ab, das zusammen mit dem Ganglion mediale das Hauptganglion bildet. Der gleiche Vorgang wiederholt sich dann dorsal an der Hinterfläche der zu dem betreffenden Segment gehörenden Kiemenspalten, und es wird hier die epibranchiale Placode gebildet, während die dorsale Verschmelzung als laterale Placode bezeichnet wird. Beide Placoden sind als Anlagen von Sinnesorganen aufzu-

fassen. Ich wende mich zunächst zu der lateralen Placode des Ggl. mesocephalicum.

In seiner 25. Studie ist DOHRN auf die Ectodermeinsenkungen eingegangen, die in ihrer Anordnung im Wesentlichen der Lage der Seitenkanalsystem-Anlagen der einzelnen Ganglien entsprechen. In der Mesocephalicumregion liegt ventral von der stärksten Ausbauchung des Mittelhirns eine weite flache Ectodermgrube, in deren ventralem Bezirk dorsal von dem Mesocephalicumganglion sich die Mesocephalicumplacode anlegt. Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, dass diese flache, etwa parallel mit dem Mittelhirnboden verlaufende Ectodermgrube zum Theil wenigstens artificiell ist oder durch Schrumpfungerscheinungen des embryonalen Mesenchyms vertieft und dadurch deutlicher wird: dorsal von der Einwölbung erstreckt sich die Seitenfläche des Mittelhirns bis an das Ectoderm, ventral von der Grube liegt die Ganglienleiste, die sich auf festere Mesodermorgane (Kopfhöhlen) stützt und dadurch dem Ectoderm ventral von der Einsenkung ebenso einen Halt bietet, wie das Mittelhirn dorsal. Das Ectoderm der Einsenkung selbst hat dagegen außer dem zarten Mesenchym keinen weiteren Halt, und das Mesenchymgewebe neigt ja, wie jeder auch noch so vorsichtig behandelte Embryo zeigt, sehr zum Schrumpfen. So halte ich es für fast sicher, dass bei der Fixirung das schrumpfende Mesenchym das Ectoderm nach sich zieht und so die große flache Grubenanlage hervorruft.

Die Placodenanlage selbst macht sich schon in ihren ersten Entwicklungsstadien durch histologische Differenzirungsvorgänge im Ectoderm bemerkbar. Ihre Lage ist bei allen untersuchten Formen constant: in dem ventralen Theil der flachen Ectodermeinsenkung dorsal über der Mesocephalicumanlage. Die Differenzirungsvorgänge, die sich in dem Ectoderm abspielen, verlaufen nach 2 Richtungen hin: ein Theil der bis dahin cubischen Ectodermzellen formt sich zu hohen Cylinderzellen um, die, abgesehen von ihrer Gestalt, auch durch die dunkle Tönung ihres Plasmas sich meist von dem umgebenden Ectoderm abheben. (Bei den Torpediniden ist das benachbarte, ventral von der Placodenanlage liegende Ectoderm ebenfalls relativ dick, so dass sich die Placode in ihren ersten Stadien wenig von den ventralen Bezirken abhebt. Bei den Squaliden ist dagegen die Placodenanlage auch ventral abgesetzt, da hier offenbar durch die mächtige Aufblähung der Mandibularhöhle das Ectoderm gedehnt wird.) Gleichzeitig tritt eine starke Zellvermehrung ein, wobei die in Mitose befindlichen Zellen meist an der äußeren Ectodermfläche

liegen. In diesen hohen Cylinderzellen haben wir die Anlage des Sinnesorgans zu sehen. Der zweite Differenzierungsvorgang besteht darin, dass sich in der Placodenanlage Zellen, einzeln oder in ganzen Gruppen, aus dem Verbande der Nachbarzellen loslösen, sich in der Ectodermbasis abrunden und allmählich ganz aus dem Ectoderm austreten und sich mit dem benachbarten Zellmaterial der Mesocephalicumganglienleiste vereinigen. (Ich verweise auf Taf. 13 Fig. 10, 11, 12 *Torp. oc.*, Taf. 15 Fig. 12, 13 *Mustelus vulg.*, Taf. 16 Fig. 16, 17 *Scyllium cat.*, Taf. 16 Fig. 22, 24 *Pristiurus*, wo die differenzierten Zellen in gelblicher Färbung wiedergegeben sind.) Diese differenzierten Zellen sind als die erste Anlage des Ganglion laterale aufzufassen. Für diese Vorgänge in der Placodenanlage ist es unwesentlich, ob eine Mesocephalicumanlage schon existiert oder nicht. Wie *Torpedo ocellata* zeigt, treten schon Zellen aus dem Ectodermverband, ehe sich in der Mesocephalicumplatte Differenzierungsvorgänge bemerkbar machen. Andererseits ist bei *Scyllium* und *Pristiurus* schon eine ausgesprochene Ganglionanlage vorhanden, während eine Placode noch vollständig fehlt.

Dass für die Placodenbildung die Nähe der Ganglienleiste oder ein von dieser ausgehender Reiz, der die Vermehrung der Ectodermzellen und ihre Differenzierung und Abspaltung aus dem Verbande des Ectoderms auslösen könnte, unnötig ist, beweisen die vielen kleinen Placoden, die bei *Scyllium* dorsal-frontal von der Mesocephalicumplacode angelegt werden und sich bis zu einem bestimmten Stadium weiterentwickeln; ich werde weiter unten auf sie eingehen. Beweisend für die Weiterentwicklung von derartigen Placoden ohne die Nachbarschaft der Ganglienleiste ist auch der p. 279 beschriebene und Taf. 13 Fig. 14 abgebildete Fall von *Torpedo ocellata*; hier hat sich zwischen das Ggl. mesocephalicum und das Ectoderm ein kräftiger Muskelzipfel eingeschoben, wodurch eine im Ectoderm liegende kleine Placode vollständig von der Ganglienleiste abgeschnitten ist. Trotzdem entwickelt sich die Placode weiter, wie eine Mitose in ihrem Innern zeigt. Die von dem Ectoderm abgespaltenen Zellen sind demnach in ihrer Entwicklung selbständige Anlagen, die sich unabhängig von der Ganglienleiste entwickeln können.

Ich erwähnte schon oben, dass sich in der Regel die Mesocephalicumganglienleiste dicht an die Placodenanlage andrängt und dass durch die Vermischung der verschiedenen Zellen verschiedener Provenienz höchst verwickelte Verhältnisse geschaffen werden, die nicht immer eine Analyse ermöglichen. In einer Anzahl von Fällen

bestehen indessen genügende Differenzen in der histologischen Beschaffenheit beider Zellarten, um sie wenigstens für einige Zeit auseinanderhalten zu können. Bei *Sc. catulus* (vergl. Taf. 16 Fig. 16, 17) legen sich undifferenzierte Ganglienleistenzellen in breiter Masse an das Ectoderm, das seinerseits Zellen abstößt. Diese differenzierten Ectodermzellen treten in geschlossener Gruppe frontal von dem breiten Ganglienleistenstrang aus dem Ectoderm und lassen sich bis auf die Dorsalfäche des Ganglionkerns des Ggl. mesocephalicum verfolgen. Ein Vorstadium zu diesen Vorgängen zeigen wohl die beiden Taf. 15 Fig. 12, 13 abgebildeten Fälle von *Mustelus vulg.*; man erkennt wieder das Material der Ganglienleiste, das sich fest an das Ectoderm legt, sieht auch, dass Differenzierungsvorgänge im Ectoderm stattgefunden haben, aber ein Austritt von Ectodermzellen ist noch nicht zu constatiren. Bei beiden Arten überwiegt zunächst das Ganglienleistenmaterial gegenüber den austretenden Ectodermzellen. Bei *Pristiurus* dagegen ist das Umgekehrte der Fall, wie Taf. 16 Fig. 23, 24, 25, 26 veranschaulichen; hier spielen die Ganglienleistenzellen gegenüber den abgespalteten Placodenzellen eine untergeordnete Rolle und die letzteren lassen sich als compacter Strang bis zu dem Kern des Ggl. mesocephalicum verfolgen. In der Regel tritt dann in den späteren Entwicklungsstadien sehr bald eine derartige Vermischung der Ganglienleisten- und Placodenzellen ein, dass es nicht mehr gelingt, das Schicksal der verschiedenen Zellgruppen zu verfolgen. In einigen Fällen habe ich indessen Ganglienbildungen constatiren können, die mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die von der Placode abgespaltenen Zellmaterialien zurückzuführen und demnach als Repräsentanten eines Ggl. laterale aufzufassen sind.

Von *Sc. catulus* erwähnte ich bei einigen Embryonen diese Ganglienbildungen. In dem einen Taf. 15 Fig. 26 abgebildeten Falle zeigte das kleine Ganglion keine Faserverbindung mit dem Rest des Sinnesorgans, und man könnte aus diesem Grunde annehmen, dass es sich hier nur um ein abgespaltenes Stück des centrogenen Mesocephalicums (vielleicht ein ausnahmsweise getrennt erhaltenes Ganglion der lateralen centrogenen Leiste) und nicht um ein dermatogenes Ganglion handle. In dem zweiten Falle (vergl. Taf. 15 Fig. 8) besteht aber eine Faserverbindung zwischen dem Rest des Sinnesorgans und dem kleinen, von dem centrogenen Mesocephalicum deutlich getrennten Ganglion, so dass hierdurch wohl die Abkunft des letzteren vom Ectoderm gekennzeichnet ist. Im dritten Fall endlich, der durch eine in den Oculomotorius von dem gleichen

Ganglienkörper ausgehende Faserbahn besonders interessant ist, ist die Verbindung zwischen Placodenstrang und Ectoderm unterbrochen; die Lage des kleinen Ganglions (vergl. Taf. 16 Fig. 18, 19) entspricht aber genau den Verhältnissen des zweiten Falls. Auch bei *Pristiurus* konnte ich einmal finden, dass der Rest des Placodenstrangs (die Verbindung mit dem Sinnesorgan war gelöst) als distinctes Ganglion lateral-dorsal dem Mesocephalicum aufsaß. Und weiter sind von *Mustelus laevis* Fasern zu erwähnen, die aus dem Rest des Placodennerven lateral am Mesocephalicum vorüber in den distalen Oculomotorius übertreten.

Für die Annahme, dass die aus dem Ectoderm stammenden Zellgruppen gangliöser Natur sind und die Tendenz haben, sich zu Ganglienzellen zu differenzieren, sprechen sehr die Placodenstrangreste, die ohne Verbindung mit Ectoderm und Ganglion sich zu typischen kleinen Ganglien differenzieren. Allerdings lässt sich in diesen Fällen eine Beteiligung der Ganglienleiste nicht ausschließen, aber die schon erwähnten kleinen Placodenganglien von *Scyllium*, bei denen eine Beteiligung der Ganglienleiste ausgeschlossen ist, sind ein eclatanter Beweis dafür, dass sich solche isolierte Gruppen von Placodenzellen zu Ganglien entwickeln können. Jedenfalls glaube ich den Nachweis geführt zu haben, dass von der Placode ein gangliöses Zellmaterial abgespalten wird, das sich mit dem Ganglion der centrogenen Ganglienleiste vereinigt, in einzelnen Fällen auch als distinctes Ganglion laterale erkennbar ist.

Es wäre noch die Frage zu erörtern, ob auch das sich sehr früh an das Ectoderm anlegende centrogene Leistenmaterial des Placodenstrangs Nervenfasern liefert. Auch hierfür liegen deutliche Anzeichen vor. Einmal deutet die mehrfach gefundene Composition der Placodenstränge aus zwei Strängen, die häufig beide den Charakter primärer sensibler Nerven haben, darauf hin, dass die beiden Zellarten, demnach also auch der Ganglienleistentheil des Strangs, zur Nervenbildung schreiten. Von *Torpedo oc.* habe ich einen Fall abgebildet (vergl. Taf. 13 Fig. 21), bei dem unterhalb der Placode bis an deren Randbezirk ein Zellstrang vom Habitus eines primären sensiblen Nerven zu verfolgen war. Bei einem *Acanthias*-Embryo fand ich frontal von dem Placodenstrang einen im Mesenchym verlaufenden Nerven, und ebenso konnte ich bei *Torpedo marm.* Nerven constatiren, die nicht in dem Sinnesorgan endeten, sondern von dem Placodenstrang abgehen.

Überblicken wir noch einmal das über die Composition der



Mesocephalicumanlage aus den verschiedenen Zellmaterialien Gesagte, so glaube ich als sicher nachgewiesen zu haben, dass sich am Aufbau außer den beiden centrogenen Ganglienleisten auch das Ectoderm beteiligt, dass demnach das Ggl. mesocephalicum in seiner Anlage ein branchiales Hauptganglion (d. h. eine Vereinigung eines centrogenen und dermatogenen Ganglions) und ein Spinalganglion vereinigt.

Auf diesen Nachweis, dass Ganglienleiste und Ectoderm sich am Mesocephalicum beteiligen, ist besonderer Nachdruck zu legen, da die Frage nach der Beteiligung des Ectoderms am Aufbau des Ggl. mesocephalicum durch die Arbeit von BRAUER (1904) über die Entwicklung der beiden Trigeminus-Ganglien bei den Gymnophionen in den Vordergrund gerückt ist. BRAUER stellt fest, dass das Ggl. mesocephalicum (vom Verf. als erstes Trigeminus-Ganglion = Ggl. ophthalmicum bezeichnet) ohne jede Beteiligung der Ganglienleiste nur vom Ectoderm aus geliefert wird, im Gegensatz zu dem zweiten Trigeminus-Ganglion (Ggl. maxillo-mandibulare), das nur von der Ganglienleiste stammt. Da ich durch eigene Anschauung nur die Verhältnisse bei den Selachiern kannte, hegte ich einige Zweifel an BRAUER'S Beobachtungen. Herr Prof. BRAUER hatte aber die Güte (und dafür möchte ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen), mir die wichtigsten Präparate zur Durchsicht zu schicken, und ich habe mich von der Richtigkeit seiner Beobachtungen überzeugen müssen. Die Ganglienleiste ist zwar auch frontal von dem Trigeminus entwickelt, beteiligt sich aber nicht an dem Aufbau des Mesocephalicums. Dieses entsteht als typische Placode in Form einer plattenförmigen Ectodermverdickung, die sich einwölbt, zu einer epithelialen Blase umgestaltet und dann durch Umordnung und Differenzirung ihrer Zellelemente direct zu dem Mesocephalicum transformirt, wobei sich die Ganglienleiste weder beim Aufbau der Mesocephalicum-Wurzel noch bei der Bildung des Ophthalmicus profundus bethätigt. Mit dieser Art der Entwicklung der beiden Trigeminus-Ganglien stehen die Gymnophionen fast vollständig isolirt da, und BRAUER'S Voraussetzung, dass sich auch für andere Gruppen die gleiche Entstehungsweise der Ganglien herausstellen würde, ist nur für die übrigen Amphibien eingetroffen, aber auch nur zum Theil. Für *Rana*, *Bufo* und *Triton* gibt BRACHET (1907) eine rein dermatogene Entstehung des Ggl. mesocephalicum (von BRACHET als Ggl. ophthalmicum bezeichnet) zu, verneint aber die ausschließliche Entstehung des Trigeminus aus centrogenem Material und lässt vielmehr

auch dieses Ganglion zum größeren Theil aus dem Ectoderm, zum kleineren Theil aus der Ganglienleiste entstehen. Neuerdings sucht sogar GREIL (1908) auf Grund seiner Untersuchung über die Entwicklung des Kopfes von *Ceratodus* BRAUER's Angaben in Zweifel zu ziehen, da die erste Anlage der Mesocephalicumplacode (von GREIL als Ciliarplacode bezeichnet) bei *Ceratodus* vollständig mit den Bildern übereinstimmt, die BRAUER von den Gymnophionen gibt; die Placode schnürt sich auch von dem Ectoderm ab, liefert aber nicht das Ggl. mesocephalicum, das vielmehr von der Ganglienleiste aus gebildet wird. GREIL vermuthet nun, dass BRAUER die späteren Vorgänge bei den Gymnophionen nicht richtig erkannt habe. Leider geht aus dem ersten Theil von GREIL's Arbeit (der zweite ist noch nicht erschienen) nicht hervor, wie sich die abgeschnürte bläschenförmige Placode histologisch verhält. Nach den Abbildungen kann man nur erkennen, dass die Placode dem von der Ganglienleiste stammenden Theil des Ggl. mesocephalicum sich auflegt und, ihrem abnehmenden Volumen nach zu schließen, allmählich verschwindet; das »Wie?« des Verschwindens, ob durch Degeneration oder Einordnung in den Mesocephalicumzellverband, geht nicht aus den Abbildungen hervor, und der Verf. erwähnt nur, dass sich die Placode an der Bildung des Ganglions nicht betheilige. Wir werden sehen, dass sich das Ggl. mesocephalicum durchaus nicht so einheitlich bei den verschiedenen Formen entwickelt, als BRAUER erwartet und GREIL verlangt. Eine Durchsicht der Litteratur über die Mesocephalicumplacode zeigt, dass sie in sämtlichen Gruppen gefunden wurde<sup>1)</sup>: bei Cyclostomen von KUPFFER, bei Selachiern von einer sehr großen Zahl von Autoren, bei Teleostiern von GORONOWITSCH (1898), bei Amphibien von BRACHET (1907), bei Reptilien von HOFFMANN (1886), bei Vögeln von GORONOWITSCH (1893) und bei Säugern schließlich von CHIARUGI (1897). Nimmt man nun als ursprünglich eine Entwicklung des Ggl. mesocephalicum etwa zu gleichen Theilen aus der spinalen centrogenen, lateralen centrogenen Ganglienleiste und den dermatogenen Zellen an, so stehen meiner Ansicht nach die Selachier diesem Grundtypus am nächsten. Hier finde ich alle 3 Anlagen etwa gleichstark angedeutet. Ordnet man nun weiter die übrigen Gruppen nach der Betheiligung des Ectoderms an dem

---

1) Ich gebe hiermit keine vollständige Liste aller Fälle, in denen die Mesocephalicumplacode constatirt wurde, und will nur zeigen, dass sie von allen Gruppen bekannt ist.

Aufbau des Ggl. mesocephalicum an, so erhält man von den Selachiern ausgehend 2 divergirende Reihen, von denen die eine mit den Säugern, die andere mit den Gymnophionen endet. In der ersteren Reihe (Reptilien, Vögel und Säuger) verliert die Placode immer mehr an Bedeutung; sie wird zwar überall angelegt, aber die Bethheiligung von Placodenelementen am Aufbau des Ganglions scheint gering zu sein. (Die Angaben der Autoren darüber stimmen nicht überein; so findet z. B. CHIARUGI [1897] bei Säugern »chiari indizi della partecipazione dell' ectoderma tegumentale alla formazione del ganglio del trigemello«, während WEIGNER [1901] bei Zieselembrionen das Ectoderm stets deutlich gegen die darunter liegende Ganglienleiste abgesetzt findet.) In der zweiten Reihe, deren extremes Ende die Gymnophionen bilden und zu der die Cyclostomen, Fische und alle Amphibien gehören, gewinnt das Placodenmaterial für den Aufbau des Mesocephalicums immer größere Bedeutung, um schließlich bei den Gymnophionen als alleinige Quelle das gesammte Material für das Ganglion zu liefern. Die Cyclostomen stehen den Selachiern in dieser Reihe am nächsten. Bei ihnen wird nach KUPFFER's Angaben im Mesocephalicumsegment noch ein spinaler centrogenen Leistenabschnitt angelegt, er scheint aber zu abortiren, und nur das Hauptganglion (= Ggl. mediale [centrogen] + Ggl. laterale [dermatogen]) entwickelt sich zu dem Ggl. mesocephalicum. In der weiteren Reihe reduciren sich dann immer stärker die Ganglienleistenelemente, die zwar bei den Gymnophionen noch angelegt, aber für das Ggl. mesocephalicum nicht mehr verwendet werden. Welche Bedeutung diese differente Entwicklung des Ggl. mesocephalicum für die Auffassung der secundären Mesocephalicum-Wurzel und des Ophthalmicus prof. hat, werde ich bei deren Besprechung später erörtern.

Hier habe ich noch über die Ausgestaltung der Mesocephalicumplacode zu sprechen. Die einfachsten Verhältnisse finden sich bei *Pristiurus* und den beiden *Scyllium*-Arten, wo sich die Placode zu einem typischen Grubenorgan entwickelt. Die hohen Cylinderzellen stehen radiär um eine flache Ectodermeinbuchtung und gehen an den Rändern dieser Grube, die meist etwas nach außen vorgewölbt sind, continuirlich in das niedrige Ectoderm der Umgebung über. Bei den Torpediniden imponirt das Organ durch besondere Entwicklung insofern, als die Dicke der Sinnesplatte die des Nachbarectoderms bei weitem übertrifft. Die Kerne der Cylinderzellen sind in den Stadien, in denen das Organ seine größte Entwicklung

erreicht, zu mehreren übereinandergeschichtet, und das Organ wird in seiner Mitte wohl von mehreren Zellschichten gebildet, von denen nur die äußere die ursprüngliche radiäre Anordnung beibehalten hat. Die Form des Organs ist in der Regel im Wesentlichen die gleiche wie bei *Pristiurus* und *Scyllium*: eine vertiefte Ectodermgrube mit wulstigen Rändern. Es kommen aber, wie Taf. 13 Fig. 21 von *Torpedo oc.* zeigt, auch Variationen vor. Eine abweichende Gestalt des Sinnesorgans zeigen die beiden *Mustelus*-Arten; hier vertieft sich die zunächst flache Ectodermgrube tief rinnenartig, bei *Mustelus vulgaris* sogar bis zu einer tubenförmigen Aussackung mit epithelialen Wandungen (vergl. Taf. 15 Fig. 25 und 14–17). — In einzelnen Fällen schieben sich von den benachbarten Ectodermportionen her flache Zellen über den vorgewölbten Rand des Sinnesorgans und bilden eine Art Deckzellen; man kann das als einen Ausdruck besonderer Differenzirung ansehen; vielleicht sind diese Zellen aber auch ein Zeichen dafür, dass das Nachbar-ectoderm das Organ einengt und zu überwuchern beginnt. Zu erwähnen wäre noch, dass bei *Torpedo marm.* in einem Falle in der Placodenplatte eine Anlage von 2 deutlichen Sinnesorganen gefunden wurde. Weiter zeichnen sich *Torpedo oc.* und *marm.* dadurch aus, dass an dem caudalen Rande der Placodenplatte, getrennt von dem Hauptplacodenstrang, eine schwächere Verbindung zwischen Ganglionleiste und Ectoderm besteht, die bald vom Ganglionleistenmaterial (*Torpedo oc.* Taf. 13 Fig. 15), bald vom Ectoderm oder Ectoderm und Ganglionleiste gebildet zu sein scheint (*Torpedo oc.* Taf. 13 Fig. 22). — Das Sinnesorgan erreicht den Höhepunkt seiner Entwicklung schon in einem Stadium, in dem das Mesocephalicum noch nicht die Angliederung an den Trigemini beginnt, und verliert sehr bald an Umfang. Dieser Vorgang ist durch zwei verschiedene Prozesse bedingt. Der eine besteht darin, dass ein Theil der das Organ bildenden Ectodermzellen der Degeneration verfällt, was sich durch die Zerfallerscheinungen im Kern documentirt. Und da gleichzeitig die Vermehrung der Elemente des Sinnesorgans nicht mehr so intensiv ist, wie im Anfang seiner Entwicklung, so hat dadurch das Organ schon eine Einbuße von Zellmaterial. Auf der anderen Seite findet noch eine constante Abgabe von Zellen an den Placodenstrang statt und zwar, wie es scheint, häufig in ganzen Zellgruppen, die sich von der Basis des Organs abspalten, so dass dessen Reduction sehr schnell vor sich geht. Ob auch eine Rückbildung der differenzirten Cylinderzellen zu gewöhnlichen Ectodermzellen



stattfindet, muss ich dahingestellt sein lassen; sie ist aber bei den *Mustelus*-Arten zu vermuthen, bei denen sich das tief eingebuchtete Organ continuirlich verflacht. Ein Rest des Sinnesorgans ist aber noch lange Zeit in der das Auge umgebenden Circulärfalte als kleiner einschichtiger Streifen von Cylinderepithel erhalten (vergl. *M. laevis* Taf. 15 Fig. 2, 3).

Die Entwicklung und Differenzirung der zwischen Ggl. mesocephalicum und Sinnesorgan ausgespannten Placodenstränge verläuft nicht parallel dem Entwicklungsgang des Organs. Denn wie wir gesehen haben, nehmen die Placodenstränge auf Kosten des Sinnesorgans zu. Auch scheint von dem Ganglion aus noch Zellmaterial distalwärts vorgeschoben zu werden (vergl. *Torpedo oc.* Taf. 13 Fig. 21), wodurch der oder die Placodenstränge noch an Volumen zunehmen, während das Sinnesorgan schon in Rückbildung begriffen ist<sup>1)</sup>. Ebenso tritt eine nervöse Differenzirung in den Placodensträngen erst ein, wenn das Sinnesorgan den Höhepunkt seiner Entwicklung schon überschritten hat, häufig sogar erst, wenn der Contact zwischen Placodensträngen und Ectoderm gelöst ist. Typische Nervenfasern, die in das Sinnesorgan eintreten, sind selten. Ich habe einen Fall von *Torpedo oc.* (Taf. 13 Fig. 17) abgebildet; aber auch in diesem Fall ist das Sinnesorgan schon seiner Größe nach reducirt. Das Gleiche gilt für Taf. 15 Fig. 8, 11 von *Sc. catulus*, wo das Sinnesorgan auch seine typische Gestalt verloren hat und nur noch durch eine Gruppe lang nach innen ausgezogener Cylinderzellen kenntlich ist. Meist zertheilen sich die Placodenstränge in einzelne Stücke, die in den verschiedensten Anordnungen zu finden sind. Diese Placodenstrangreste verlieren aber, wie auch DOHRN in seiner 25. Studie hervorgehoben hat, ihre Fähigkeit, Nervenfasern zu bilden, weder dadurch, dass sie nicht mehr mit einem Sinnesorgan in Beziehung stehen, noch durch ihre Abtrennung vom Ggl. mesocephalicum. Man findet am Ectoderm, frei im Mesenchym und am Ganglion, Placodenstrangreste (meist runden sie sich kugelig ab), deren Zellen die typischen Charaktere von Ganglienzellen besitzen und Nervenfasern gebildet haben. Bei isolirten Placodenresten ist die Anordnung der sie bildenden Elemente in der Regel derart, dass das Centrum von einer Fasermasse ein-

---

1) Die vom Mesocephalicum aus vorgeschobenen Zellen fasse ich, wie ich oben schon erwähnte, als Anlagen von sensiblen Nerven des centrogenen Ganglions auf.



genommen wird, während die Kerne mit dem meist sehr geringen Zellplasma in der Peripherie angeordnet sind. Häufig ist auch ein derartiger Zellballen durch einen dünnen Nerven mit dem Mesocephalicum verbunden. Nach und nach werden die zelligen Placodenstrangreste, die mit dem Mesocephalicum in Verbindung blieben, in dieses Ganglion einbezogen, bis in der Mehrzahl der Fälle keine Spur des Placodenstranges zu finden ist. Bei einer Anzahl der Embryonen ist dagegen von dem Placodenstrang ein Nerv entwickelt, der schräg dorsad-frontad an die Haut (das Sinnesorgan ist in allen diesen Fällen schon degeneriert) verläuft oder auch frei im Mesenchym endet. Da sich nun die Anlage des Obliquus superior als zipfelförmige Ausstülpung der Mandibularhöhle in diesen Stadien frontad schiebt, so versperrt sie dem Nerven den Weg und zwingt ihn infolge dessen, sich der Muskelanlage von der Ventralseite anzuschmiegen. Dieses Verhalten des Placodennervenrestes hat zu Missverständnissen Anlass gegeben. ZIEGLER (1908) z. B. beschreibt diesen Nerven, sieht ihn an der Anlage des *M. obliquus superior* enden und zieht daraus den Schluss, dass möglicher Weise dieser Muskel vor dem Auftreten des Trochlearis vom Ciliarganglion (= Mesocephalicum) innerviert werde. Einen ähnlichen Fehler macht KLINKHARDT (1905), nur bezeichnet er den Muskel als *M. rectus superior*. Nach KLINKHARDT's Zeichnung (Taf. 14 Fig. 3) kann aber kaum ein Zweifel bestehen, dass der Verf. den Placodennerven vor sich gehabt hat, und damit wird sein Schluss hinfällig, dass der zum Rectus superior gehende Nerv sich erst secundär dem Oculomotorius angliedere, ursprünglich aber vom Mesocephalicum ausgehe. Der Placodennerv hat nichts mit der Innervation irgend welcher Muskulatur zu thun: er ist ein rudimentärer embryonaler Schleimcanalnerv, der im Laufe der Entwicklung vollständig verschwindet.

Bei Gymnophionen und auch (nach GREIL) bei *Ceratodus* schnürt sich das aus der Placodenanlage sich differenzierende Sinnesorgan ganz von dem Ectoderm ab. Bei den Selachiern ist dies, wie wir gesehen haben, nicht der Fall. Das Organ reducirt zwar continuirlich seine Dimensionen, löst sich aber durchaus nicht in toto von dem Ectoderm los, sondern führt als rudimentäres Organ nach der Auflösung der Verbindung mit dem Ganglion noch eine Zeit lang ein selbständiges, wenn auch recht verstecktes Dasein (vergl. *M. laevis* Taf. 15 Fig. 2). Die Ansicht KLINKHARDT's (1905), der das Ciliarfeld, d. h. den Mutterboden der Mesocephalicumplacode, mit dem Infraorbitalfeld sich vereinigen lässt, und GUTHKE's (1906),

der ein Aufgehen des Ciliarfeldes in dem Supraorbitalfeld beschreibt, sind wohl auf die Benutzung von unvollständigem Material zurückzuführen. Functionell wird allerdings das Mesocephalicumorgan wohl durch die Sinnesorganreihe des Ophthalmicus superficialis major abgelöst, der sich secundär in die Region des Trigeminus und Mesocephalicum einschleibt, im Kopf also dieselbe Rolle spielt wie der Lateralis im Rumpf.

BRAUER vergleicht am Schlusse seiner Arbeit über die Trigeminus-Entwickelung der Gymnophionen die Mesocephalicumplacode mit der Ohranlage und dem Geruchsorgan und spricht die Ansicht aus, »dass alle drei Organe homodynam sind, so dass jedem primären Hirnbläschen ein Sinnesorgan der Haut ursprünglich zugehört hat«. Ich glaube, man kann unbedenklich diesen Satz unterschreiben; nur ist »jedes primäre Hirnbläschen« in BRAUER's Schlussfolgerung durch »jedes Neuromer« zu ersetzen.

Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass ich die Mesocephalicumplacode als laterale Placode auffasse. Ihre Position über der dorsalen Urwirbelkante, ihre Beziehungen zu dem Ganglion und ihre Ausgestaltung zu einem typischen Sinnesorgan lassen keine andere Deutung zu. Es ist mir deshalb unverständlich, dass FROEY auch in seiner neueren Zusammenstellung (1908) die Mesocephalicumplacode für epibranchial erklärt; ebenso fasst GUTHKE (1906) die Mesocephalicumplacode als epibranchial auf, gegen VAN WIJHE's (1882) richtige Ansicht, dass der aus dem Placodenstrang sich entwickelnde Nerv ein Ramus dorsalis sei.

BRAUER hat in seiner schon mehrfach citirten Arbeit den Nachweis geführt, dass die Mesocephalicumplacode sich in toto vom Ectoderm abschnürt und sich ohne jede Beteiligung der Ganglienleiste zu dem Ganglion transformirt, dass demnach die Ganglienleiste unwesentlich ist für den Aufbau des Ggl. mesocephalicum. Bei den Selachiern ist an dem Mesocephalicum sicher die Ganglienleiste beteiligt, ich finde aber bei den Scylliiden Vorgänge, die sich in gewisser Beziehung in Parallele zu der Ganglionentwickelung der Gymnophionen bringen lassen. Es handelt sich um die kleinen Placoden frontal von der Placode des Mesocephalicums, die über die ganze flache Ectodermeinsenkung verstreut liegen, stets aber dorsal von dem Ophthalmicus prof. und ventral von dem Ophthalmicus superficialis major, der sich oberhalb der Mesocephalicumplacode frontad vorschleibt. Die Vertheilung der kleinen Placoden beschränkt sich auf die Mittelhirnregion, ohne dass ich aber eine

genauere Grenze für ihre räumliche Ausbreitung (abgesehen von den beiden genannten Nerven) angeben könnte<sup>1)</sup>. Die Placodenanlage gleicht vollständig der ersten Anlage der Mesocephalicumplacode: im Ectoderm lösen sich einzelne Zellen aus dem regelmäßigen Verband der Epithelzellen und runden sich an der Ectodermbasis ab. Mehrere dieser Zellen schließen sich dann zu rundlichen Ballen zusammen, die dann je nach ihrer Größe mehr oder weniger weit in das Mesenchym hervorragen. Gleichzeitig formen sich meist die benachbarten Ectodermzellen zu hohen Cylinderzellen um, so dass die gesamte Anlage auf Querschnitten sehr deutlich ins Auge springt. Niemals habe ich irgend welche versprengte Ganglienzellen in Beziehung zu diesen Placodenanlagen gefunden. Als zweites Entwicklungsstadium wäre dann die Loslösung der Zellgruppen zu bezeichnen, die unabhängig von der Größe der letzteren ist; ebenso variiert deren Gestalt sehr stark (vergl. Taf. 15 Fig. 29 von *Scyllium canicula*, Taf. 15 Fig. 11, 26, 30, 32 von *Scyllium catulus*). Die Zellhaufen, die stets glatte Oberfläche haben, rücken immer weiter in das Mesenchym vor, wobei die Ectodermzellen, zwischen denen sie lagen, sich häufig spitz ausziehen, als ob sie einem mechanischen Zug folgten (Taf. 15 Fig. 32 von *Scyll. cat.*, Fig. 29 von *Scyll. can.*). In einzelnen Fällen können unmittelbar, nachdem die Zellgruppe aus dem Ectoderm ausgetreten ist, von ihr kurze Nerven gebildet werden, die am Ectoderm entlang kriechen; ihre Endigungsweise konnte ich nicht feststellen. Meist wird aber, ohne dass ein Nerv sich anlegte, jede Verbindung zwischen dem Ectoderm und den Placoden gelöst, und diese liegen dann frei im Mesenchym. Damit ist indessen ihr Schicksal noch nicht besiegelt. Die Placodenganglien setzen ihre Wanderungen durch das Mesenchym fort und zwar in der Mehrzahl aller Fälle direct auf den proximalen Oculomotorius zu. Natürlich lässt sich im Einzelfall die Richtung der Bewegung nicht verfolgen, aber man kann diese nach den verschiedenen Fällen reconstruieren. Auch gibt die Gestalt der Ganglien vielfach einen Anhaltspunkt dafür,

---

1) DOHRN (1907) scheint diese kleinen Placodenganglien sämtlich für Reste des Placodenstranges der Mesocephalicumplacode nach seiner Auflösung in einzelne Stücke zu halten. Man muß aber beide aneinanderhalten, da die Placodenganglien eine ganz bestimmte Entwicklung und bestimmte Beziehungen zu dem Oculomotorius zeigen, während die Placodenstrangreste durch ziellose Wanderungen und Degenerationserscheinungen ihre Natur als Organreste documentieren.

dass sie sich in der Richtung auf den Oculomotorius zu durch das Mesenchym schieben: sie strecken sich meist zu einem mehr oder weniger spindelförmigen Körper aus, dessen Längsachse mit der angenommenen Bewegungsrichtung zusammenfällt (vergl. Taf. 15 Fig. 7, 11, 31). Und schließlich finde ich eine ganze Anzahl dieser Ganglien lateral am proximalen Oculomotorius liegen, die ihrer Position nach kaum eine andere Provenienz haben können. Ich verweise auf Taf. 15 Fig. 7, 35. Im ersteren Fall bilden die Ganglien kegelförmige Körper, die laterad (in der Richtung auf das Ectoderm zu und ihrem vermuthlichen zurückgelegten Weg entsprechend) je einen kurzen Nerven in das Mesenchym und an den Stamm des Oculomotorius, außerdem proximad und distad ebenfalls je einen Nerven abgeben. Im Fall der Fig. 7 zeigt das Ganglion der rechten Seite wie bei den eben erwähnten Ganglien die 3 Nerven; nur befindet sich der in das Mesenchym ziehende kurze Nerv schon in Degeneration, während er auf der linken Seite vollständig fehlt. Das fernere Schicksal dieser Placodenganglien ist mir unbekannt; ich vermüthe nur, dass sie mit den bei *Scyllium* besonders kräftig entwickelten proximalen Ganglien verschmelzen.

Die Mechanik der Wanderung ist schwer verständlich. Die glatte Oberfläche der kleinen Ganglien schließt wohl ein amöboides Wandern aus; man müsste in den Fällen, in denen die Ganglien in der Richtung auf den Oculomotorius zu spitz ausgezogen sind, diesem spitzen Fortsatz, der das Ende von einer oder auch mehreren Zellen darstellen würde, die Fähigkeit zusprechen, durch Ausstrecken und Contraction, wobei dann das freie Ende sich im Mesenchym fixiren müsste, das ganze Ganglionkörperchen nach sich zu ziehen. Nach HARRISON'S (1908) Untersuchungen sind ja die auswachsenden Spitzen der Neuroblasten amöboid, und als Neuroblasten-Ansammlungen sind diese wandernden Placoden aufzufassen. Ich habe aber keine Anhaltspunkte für diese Art der Wanderung. Eine Annahme bestimmter Bahnen, in denen die Ganglien wandern könnten, stößt ebenfalls auf sehr große Schwierigkeiten. Denn der Oculomotorius steht mit diesem großen Ectodermbezirk, von dem aus diese Placoden gebildet werden, nie in directem Zusammenhang. Die einzigen Beziehungen des Oculomotorius zu dem Ectoderm werden durch die Ganglienleiste vermittelt, die ihrerseits aber nur mit der Hauptplacode des Ggl. mesocephalicum in Contact tritt, mit den kleinen Placoden aber nicht. Diese Bahnen müssten also secundäre Einrichtungen sein und nicht HENSEN'Sche primäre Bahnen darstellen.

Und weiter würde die Annahme bestimmter Bahnen immer noch keinen Anhaltspunkt für die Art der Wanderung geben. Dagegen scheint mir sicher zu sein, dass der Reiz, der die Wanderung der Ganglien auslöst, von dem Oculomotorius ausgeht. Dafür spricht die Gestalt der wandernden Ganglien, die meist in der Richtung ihrer Wanderung in die Länge gezogen sind. Und dass die Wanderungsintensität sehr stark ist, scheint mir aus dem Verhalten der Ectodermzellen hervorzugehen, die durch das vorrückende Ganglion spitz ausgezogen werden. Andere Nerven als der Oculomotorius scheinen für die Ganglien keinen Attractionspunkt darzustellen; es käme als solcher der Ophthalmicus superficialis major in Frage, der meist den Placoden viel näher liegt als der Oculomotorius. Ich habe aber nie eine Angliederung der Ganglien an diesen Nerven beobachten können. So muss man an einen ursächlichen Zusammenhang zwischen dem Oculomotorius und den kleinen Placodenganglien denken.

Als Organanlagen entsprechen die kleinen Placodenganglien, solange sie noch mit dem Ectoderm in Contact stehen, der Mesocephalicumplacode + dem von ihr abgespaltenen Ganglion laterale. Ein Vergleich mit der Gymnophionenplacode lässt sich nur insoweit durchführen, als bei beiden Anlagen die Ganglienleiste sich nicht beteiligt; während aber bei den Gymnophionen sich das ganze Sinnesorgan transformirt, bleibt auch bei den kleinen Placoden wie bei der Mesocephalicumplacode das Sinnesorgan als solches bis zur Degeneration erhalten. Ich werde später bei der Behandlung der Frage, ob frontal vor dem Mesocephalicum noch segmentale Nerven ursprünglich existirten, noch einmal auf diese kleinen Placoden zurückkommen.

Nach dem allgemein acceptirten Schema gehört zu jedem Kopfnervensegment außer der dorsolateralen Placode eine epibranchiale Placode, die der Caudalfläche der vor dem entsprechenden Körpersegment liegenden Kiemenspalte dorsal aufliegt und an der sich die gleichen Prolificationsvorgänge wie an der lateralen Placode abspielen. Für den ersten Moment mag die Frage nach einer epibranchialen Placode des Ggl. mesocephalicum ziemlich überflüssig scheinen, da in diesem Körpersegment Kiemenspalten und deren Wände fehlen. Die erste epibranchiale Placode, die erhalten ist (wie es scheint aber auch nicht mehr constant), liegt an der Frontal-lateralfläche des Mandibularbogens und zwar in seinem dorsolateralen Theil; diese Placode ist in ihrer Fläche zwar sehr ausgedehnt, aber



undeutlich umschrieben, da das gesammte Kiemenectoderm von einem hohen Cylinderepithel gebildet wird. Das austretende Zellmaterial vermischt sich mit den Zellen des offenbar sehr complicirt gebauten Trigeminalganglions, ohne, wie es scheint, ein distinctes Ganglion zu bilden. Wie DOHRN in seiner Studie über die Mandibularhöhle der Selachier (1904) auseinandersetzt, ist der Mandibularbogen durchaus nicht das einheitliche Gebilde, als das es auf einen flüchtigen Blick hin erscheint. In ihm sind verschiedene segmentale Mesodermabschnitte und vermuthlich ebenso mehrere Ganglienabschnitte vereinigt, die sich vereinigen konnten, nachdem die vorderen Kiemenpalten und die trennenden entodermalen Kiementaschen zum Wegfall kamen. Der Gedanke liegt deshalb nahe, in der epibranchialen Placode des Trigemini einen Complex epibranchialer Placoden zu vermuthen. Und wenn es dann gelänge, zwischen dem Ggl. mesocephalicum und den unter der epibranchialen Placode des Trigemini liegenden Ganglienbezirken des Trigemini Beziehungen festzustellen, so läge die weitere Vermuthung nahe, dass die epibranchiale Trigeminiplacode außer anderen auch die epibranchiale Mesocephalicumplacode vereinige. Thatsächlich konnte ich eine gangliöse Verbindung zwischen Ggl. mesocephalicum und den epibranchialen Trigeminibezirken bei *Torpedo ocellata*, *marmorata* und *Raja batis* nachweisen, während sie bei den Squaliden zu fehlen scheint. Zuerst habe ich diese Verbindung für die Anlage der definitiven Mesocephalicumwurzel gehalten, konnte mich aber dann davon überzeugen, dass die Mesocephalicumwurzel unabhängig von dieser ersten Verbindung zwischen Ggl. mesocephalicum und Trigemini entsteht. Was die Verbindung selbst betrifft, so verweise ich auf Taf. 12 Fig. 4, 29 von *Torpedo oc.* Man erkennt deutlich, dass der gangliöse Strang caudad-ventrad in den im Mandibularbogen liegenden Trigeminibezirk umbiegt und hier mit Gangliengruppen des Trigemini verschmilzt. Die von derselben Species stammende Taf. 12 Fig. 5 zeigt weiter die erste Anlage der Mesocephalicumwurzel, die als caudad-dorsad gerichteter Auswuchs des Ganglions getrennt von dem ersteren Ganglionstrang sich anlegt. — Eine epibranchiale Placode des Ggl. mesocephalicum ist bis jetzt nur von KUPFFER (1895) für *Ammocoetes* beschrieben und in seinen sehr klaren Bildern wiedergegeben. Es sind aber schon von mehr als einer Seite Bedenken gegen die Klarheit der KUPFFERSchen Bilder erhoben worden, zuletzt speciell in der Epibranchialfrage von KOLTZOFF (1902), der an dem gleichen Material wie KUPFFER arbeitete, so dass ein definitives Urtheil viel-

leicht noch nicht gefällt werden darf. Ich will aber auf KUPFFER's Abbildung Fig. 43 (1895) von einem 6,5 mm langen *Ammocoetes* verweisen; die beiden Hauptganglien des Trigemini (Mesocephalicum und Trigeninus) liegen dicht aneinandergedrängt, haben aber getrennte Wurzeln. Von der Ventralfläche des Ggl. mesocephalicum geht ein zelliger Strang ventrad zu einer Zellgruppe über der Abzweigung des N. maxillaris von dem Trigeninus-Ganglion; diese Zellen sind als reducirte Epibranchialganglien bezeichnet und entsenden einen feinen Nerven (N. buccalis), der zuerst etwa parallel zu dem N. maxillaris verläuft, dann aber etwas dorsad abbiegt. Würde man sich beide Ganglien von *Ammocoetes* in der Horizontalrichtung auseinandergezogen denken, das epibranchiale Ganglion aber in der gezeichneten Position an dem Trigeninus und durch einen Zellstrang mit dem Mesocephalicum verbunden lassen, so würde man die gleichen Lageverhältnisse erhalten, wie ich sie in Taf. 12 Fig. 5 gezeichnet habe. In späteren Stadien finde ich bei Selachiern keine Anhaltspunkte dafür, dass zwischen Ggl. mesocephalicum und dem epibranchialen Trigeninusbezirk noch Verbindungen existiren. Ob die oben von *Mustelus vulg.* beschriebene, ventral von der Trigeninus-Mesocephalicum-Commissur parallel mit ihr verlaufende Faserverbindung zwischen beiden Ganglien als differenzirter Rest der ursprünglichen Verbindung zwischen Mesocephalicum und epibranchialem Trigeninusbezirk aufzufassen ist, lasse ich dahingestellt.

Wenden wir uns nun zu der Wurzel des Ggl. mesocephalicum. Auf Grund der Abstammung des Ganglienleistenabschnittes, in dem und aus dem sich das Ggl. mesocephalicum anlegt, müsste man annehmen, dass die sensiblen Wurzeln des Ganglions in das Mittelhirn einwachsen. Bekanntlich ist dies nicht der Fall, die Ganglionwurzel dringt bei den Selachiern in das zweite Trigeninusneuromer ein (auf eine Ausnahme komme ich weiter unten zu sprechen). Die Anlage der Wurzel ist zunächst gangliös, d. h. es bildet sich in der Trigeninus-Mesocephalicum-Commissur der Ganglienleiste eine lockere Kette von Neuroblasten, die sich von dem Mesocephalicum bis zu dem Trigeninus erstreckt. Leider habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, ob sich die Ganglienzellen in loco differenziren oder von dem Mesocephalicum aus vorgeschoben werden. Einzelne Bilder, die ich bei *Mustelus laevis* fand und die in dem lockeren Gewebe der Ganglienleiste einzelne isolirte Neuroblasten ohne Zusammenhang mit dem Ggl. mesocephalicum zeigten,

lassen darauf schließen, dass eine Differenzirung der Ganglienleistenzellen der Commissur stattfindet. Gleichzeitig entsenden die Neuroblasten der Ganglionanlage ihre Wurzelfasern durch die undifferenzirte Commissur in die caudale Trigeminuswurzel, so dass ein aus Ganglienzellen und Fasern bestehender Strang gebildet wird, der in einen Mantel von undifferenzirten Ganglienleistenzellen gehüllt ist und so vollständig den Bau des Ggl. mesocephalicum wiederholt. Und wie für die Vergrößerung des Ganglions der Neurocytenmantel Material liefert, so ist auch für die Commissur der gleiche Vorgang anzunehmen, da sich deren Neurocytenmantel continuirlich verringert, ohne dass Degenerationserscheinungen (abgesehen von solchen im primären Trochlearis) eintreten und so eine Verringerung des Neurocytenmantels durch Zellzerfall wahrscheinlich machen.

Die Frage, ob sich an der Commissur beide Ganglienleisten theiligen, kann ich nicht entscheiden. In der weiteren Entwicklung tritt dann zunächst eine Umlagerung der Elemente in der Art ein, dass die Ganglienzellen der Commissur an den Trigeminus wandern; infolge dessen erscheint der zwischen Trigeminus und Mesocephalicum ausgespannte Strang als zellenfreier Faserstrang, der in einen Neurocytenmantel gehüllt ist. Die Länge dieser Commissur ist von dem Volumen der Mandibularhöhle und deren Gestaltveränderungen direct abhängig. Bei den Squaliden mit ihrer weit aufgeblähten Mandibularhöhle wird die Commissur in mehr oder weniger weitem Bogen über das Dach gespannt (vergl. Taf. 16 Fig. 3, 4); sie verkürzt sich dann in dem gleichen Maße, wie der Durchmesser der Kopfhöhle in sagittaler Richtung sich verkleinert (in Folge der Pression der Prämandibularhöhle und durch dorsal-laterale Ausstülpung des Obliquus superior). Gleichzeitig mit dieser Verkürzung der Commissur beginnt der Vorgang der activen caudalen Wanderung des Ggl. mesocephalicum, den BEARD (1887) und andere Autoren schon beobachtet haben und der darin besteht, dass die Mesocephalicumganglienzellen aus dem frontalen Theil des Ganglions sich in den caudalen Theil verschieben, während dieser selbst sich caudad nach dem Trigeminus zu verschiebt. Dass der Vorgang der Annäherung des Ggl. mesocephalicum an den Trigeminus nicht etwa nur durch Verkürzung der Commissur bedingt ist, geht aus den mannigfachen Gestaltveränderungen des Ganglions hervor, die es bei den Wanderungen erleidet. In der Regel bleibt ein kleiner Rest von Mesocephalicumganglienzellen an oder neben dem Ophthalmicus in dem ursprünglichen Niveau liegen, meist in

directer Beziehung zu dem Ciliarnervensystem; ich werde deshalb bei der Besprechung dieses Systems darauf zurückkommen, ebenso auf die Ausgestaltung der Verbindung zwischen dem Mesocephalicum und dem Oculomotorius. Die Hauptmasse des Ganglions schiebt sich aber so eng an und in das Trigeminalganglion, dass der Ophthalmicus prof. in späteren Stadien nur als Nerv des großen Ggl. Gasseri erscheint.

Die Motive für die Angliederung des Ggl. mesocephalicum an den Trigemini sind in der Zusammenpressung der Kopforgane in Folge der Kopfbeuge zu suchen; dadurch und besonders durch die ventrad-caudad gerichtete Umrollung des Augenbulbus wurden die beiden Ganglien rein mechanisch einander genähert. In der Ontogenie ist dieser »phylogenetische« Vorgang als active Wanderung des Zellmaterials erhalten, wenn auch theilweise eine passive Annäherung der beiden Ganglien durch Volumzunahme und Veränderung des Neigungswinkels, den die Ganglienlängsachsen mit einander bilden, erfolgt (man vergleiche beispielsweise die verschiedene Neigung der beiden Ganglien zu einander in Taf. 14 Fig. 7 und 13). Dass ontogenetisch die caudale Wanderung des Ggl. mesocephalicum abgesehen von den eben erwähnten Lageverschiebungen nicht durch die Änderungen in den mechanischen Verhältnissen bedingt ist, geht wohl klar daraus hervor, dass in vielen Fällen die beiden Embryoseiten verschiedene Stadien der Angliederung des Ggl. mesocephalicum an den Trigemini zeigen, trotzdem auf den beiden Körperseiten die mechanischen Verhältnisse die gleichen sind. Ich betone das, um nicht etwa die Anregung dazu zu geben, dass ein übereifriger Experimentator auch diese Anschauung, dass die Annäherung des Mesocephalicums an den Trigemini ursprünglich durch mechanische Veränderungen der Lagebeziehung bedingt sei, experimentell nachprüfe.

Wie ich oben hervorhob, treten die Wurzelfasern des Ggl. mesocephalicum bei den Selachiern mit der caudalen Trigeminiwurzel in das zweite Trigemini-Neuromer und nicht etwa mit der frontalen Wurzel in das erste, eine Erscheinung, die u. A. auch MITROPHANOW (1893) beschreibt und abbildet. In Widerspruch damit stehen die von SCHAUNSLAND (1903) geschilderten Verhältnisse bei *Callorhynchus*; bei dieser Species tritt der Ramus ophthalmicus profundus trigemini bisweilen getrennt von dem Haupttheil der Trigeminiwurzel in das erste Neuromer des Nachhirns, d. h. in das erste Trigemini-Neuromer. Nach SCHAUNSLAND's Abbildungen (Taf. 14



Fig. 106, 107) scheint diese Trennung erst secundär einzutreten, würde aber auch in diesem Falle sehr auffällig und schwer verständlich sein. Eine Nachuntersuchung ist deshalb dringend notwendig. Auch die Homologisirung der Trigemini-Mesocephalicum-Commissur der Selachier mit der Wurzel des Ggl. mesocephalicum der Gymnophionen stößt auf Schwierigkeiten. Denn bei diesen Formen ist zwar die Ganglienleiste im Mesocephalicum-Niveau in der Anlage vorhanden, wird aber nicht zum Aufbau des Ganglions verwendet und degenerirt, während sie bei den Selachiern die Commissur zwischen Trigemini und Mesocephalicum und secundär auch die Wurzel des letzteren Ganglions liefert. Die Mesocephalicumwurzel der Gymnophionen wird dagegen nur von den Fasern der dermatogenen Zellen gebildet, würde demnach, wenn man für den Aufbau der Wurzel des Selachier-Mesocephalicums auch die Betheiligung der dermatogenen Zellen (Ggl. laterale) annimmt (sie kann aber nur sehr unwesentlich sein), nur einem Theil der Wurzel der Selachier entsprechen. Da sie nun außerdem in ein anderes Neuromer eintritt als die Mesocephalicumwurzel der Selachier, so liegt die Vermuthung sehr nahe, dass die Wurzeln bei den beiden Gruppen nicht homolog sind. Dazu kommt noch, dass die zu der Wurzel umgewandelte Commissur der Selachier auch die sensiblen Elemente oder wenigstens einen Theil der sensiblen Elemente des Trochlearis (Ophthalmicus minor; vergl. DOHRN's Studie über den Trochlearis) enthält, während die Mesocephalicumwurzel der Gymnophionen nur die sensiblen Wurzeln der einen Placode enthält. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den übrigen Formen mit getrennten Wurzeln. Scheinbar ist ja das Verhalten der Mesocephalicumwurzel der Gymnophionenreihe (s. die Ausführungen über die Placode) primitiv. Ich bin aber der Ansicht, daß die complicirten Verhältnisse bei den Selachiern die ursprünglichen sind: hier lässt sich noch feststellen, dass die sensiblen Elemente des Trigemini, des Trochlearis (besser gesagt: der beiden zu dem Trochlearis vereinigten Nerven), des Ggl. mesocephalicum und der frontal vor diesem Ganglion liegenden rudimentären Nerven durch eine Commissur verbunden sind, die secundär den Charakter einer Wurzel dieser verschiedenen sensiblen Nerven annimmt (erhalten bleiben davon der Ophthalmicus minor und der Ophthalmicus profundus). Bei der Gymnophionenreihe dagegen sind die sensiblen Ganglienleistenelemente des Trochlearis vollständig ausgefallen; da weiter das Mesocephalicum immer weniger Ganglienleistenelemente zum Aufbau



verwendete, so degenerirte die Ganglienleistencommissur, und die Wurzelfasern des nun fast oder ganz ausschließlich dermatogenen Mesocephalicums bildeten eine neue Wurzel, die aus irgend welchen noch unbekanntem Gründen in das erste Trigemini-Neuromer einwuchs.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass ich mich mit der Deutung der Mesocephalicumwurzel der Selachier den Autoren anschließe (MARSHALL-SPENCER [1881] u. A.), die sie als ursprüngliche Commissur zwischen Ggl. mesocephalicum und Trigenimus ansehen.

Ich wende mich nun zu der Entwicklung des Oculomotorius. MISS PLATT (1891), SEDGWICK (1892) und MITROPHANOW (1893) haben angegeben, dass die erste Anlage des Oculomotorius von dem Ggl. mesocephalicum ausgehe und dass damit die ursprünglich sensible Natur des Nerven bewiesen sei. Meine Beobachtungen stimmen nicht damit überein. In allen Fällen, in denen mir entsprechend junge Entwicklungsstadien vorlagen, konnte ich feststellen, dass die ersten Oculomotoriusfasern als Ausläufer centraler Neuroblasten entstehen, die frei durch das Mesenchym auf das Ggl. mesocephalicum hinwachsen. Dass es sich dabei um echte Nervenfasernanlagen handelt, zeigt der Taf. 14 Fig. 22 von einem Embryo von *Scyllium cat.* wiedergegebene Neuroblast, der die Anlagen der Neurofibrillen sehr deutlich erkennen läßt. Der Process der Achsencylinderbildung tritt meist gleichzeitig bei mehreren Neuroblasten ein; die aus dem Hirnboden austretenden Fasern vereinigen sich bald unterhalb des Hirnbodens zu einem Nervenstämmchen und wachsen, vermuthlich sehr schnell, peripherwärts. Die Zugehörigkeit dieser motorischen Nervenanlage zu dem Ggl. mesocephalicum tritt nun klar in die Erscheinung: der wachsende Nerv wählt als nächstes Endziel stets das Ganglion. Diese Entwicklungsverhältnisse sind nicht besonders auffällig bei den Torpediniden, da hier das Mesocephalicum nur wenig caudad aus der Querebene, in der die Caudalfläche der Prämandibularhöhle liegt, d. h. gegen das Endgebiet des Oculomotorius verschoben ist. Besonders deutlich wird aber das Verhalten der ersten motorischen Fasern bei den *Mustelus*- und *Scyllium*-Arten in Folge der durch die starke Aufblähung der Mandibularhöhle bedingten Verlagerung des Mesocephalicums. Wie Taf. 14 Fig. 5 von *Mustelus laevis* zeigt, liegt schon die erste Ganglionanlage über dem Dach der Mandibularhöhle, die die bekannte Blasenform angenommen hat. Die vom Mittelhirn peripherwärts wachsenden Oculomotoriusfasern würden demnach, wenn sie direct auf ihr motorisches Endgebiet, die Caudalwand der Prämandibularhöhle, zuwüchsen, das Ganglion caudal

von sich lassen und gar nicht berühren. So aber wachsen die motorischen Fasern sämtlich auf das Mesocephalicum zu, biegen am Dach der Mandibularhöhle frontad ab und schieben sich über die frontal-dorsale Wölbung ventrad zwischen diese Kopfhöhle und die Prämandibularhöhle ein. Dass dieser Umweg ein recht beträchtlicher ist, zeigt Taf. 14 Fig. 20 von einem *Mustelus laevis*-Embryo. Erst secundär verlagert sich in Folge der eintretenden Reduction der Mandibularhöhlenblase in frontal-caudaler Richtung die Caudalfläche der Prämandibularhöhle in annähernd die gleiche Querebene, in der der Oculomotorius an das Ggl. mesocephalicum herantritt; infolge dessen verschwindet die doppelte Knickung des distalen Oculomotorius. Jedenfalls geht aus diesem natürlichen Experiment mit absoluter Sicherheit hervor, dass die ersten auswachsenden motorischen Oculomotoriusfasern zunächst Beziehungen zu dem Mesocephalicum anknüpfen und dann erst an ihr motorisches Endgebiet weiterwachsen.

Wie ich hervorgehoben habe, sind die auswachsenden Neuroblastenfortsätze nackt. Und die Fasern bleiben, auch wenn sie zu einem Faserstämmchen verschmelzen, nackt, bis sie das Ganglion erreicht haben. Ein derartiges Stadium liegt bei dem Embryo von *Torpedo oc.* vor, von dem ich Taf. 13 Fig. 4 ein Stück des linken Mesocephalicums mit dem herantretenden zarten Oculomotorius abbilde. Die Zeichnung veranschaulicht den Beginn des zweiten Entwicklungsstadiums des Oculomotorius, in dem die Neurocyten vom Ganglion aus an den nackten Oculomotoriusfasern centrad vorwachsen. In dem vorliegenden Fall schicken sich offenbar schon einige Zellen des Ganglionmantels zu der Wanderung an, indem sie ihren Verband mit den übrigen Mantelzellen lockern und sich aufrichten. Das nächste Stadium, ebenfalls von *Torpedo oc.*, ist Taf. 13 Fig. 3 abgebildet: auch hier handelt es sich um ein sehr feines Oculomotoriusstämmchen, das sich bis zur Dorsalkante des Ggl. mesocephalicum verfolgen lässt. Bis zur Hälfte seines Verlaufes (vom centralen Kern aus gerechnet) ist das Nervenstämmchen vollständig zellfrei. Man sieht zwar in der Nachbarschaft Mesenchymzellen, die aber in keinerlei engerer Beziehung mit dem Nerven stehen. In seiner distaleren Hälfte dagegen ist das Stämmchen mit Zellen bekleidet, die ihrem ganzen Habitus nach identisch sind mit den Zellen des Ganglionmantels. Für die Zellwanderung in der Richtung von dem Ganglion aus nach dem Hirn spricht auch der von *Torpedo oc.* Taf. 12 Fig. 27 abgebildete Fall.

Dort macht das Faserstämmchen des Oculomotorius eine scharfe bogenförmige Ausbiegung. Distal davon liegen zahlreiche Neurocyten, während proximad nur 3 hinter einander geschaltete Zellen vorgedrungen sind; man erhält den Eindruck, als ob diese Ausbuchtung für das schnelle Vordringen der Neurocyten ein Hindernis bilde. Dasselbe scheint der Fall zu sein an der Stelle, wo sich die einzelnen Wurzelfasern zu dem gemeinsamen Stamm des Oculomotorius zusammenschließen. Denn hier tritt meist eine Stauung der Zellkerne ein, so dass die unvereinigten Wurzelfasern nackt bleiben; höchstens schiebt sich, wie Taf. 12 Fig. 25 (von *Torpedo oc.*) zeigt, das Plasma der Neurocyten etwas an den Wurzelfasern vor.

Die Production von Neurocyten von Seiten des Mesocephalicums nimmt bei den verschiedenen Species einen verschiedenen Umfang an, sowohl was die Quantität der Zellen als auch den Flächenbezirk am Ganglion anbelangt, der das Material liefert. Während z. B. bei den Torpediniden und den *Scyllium*-Arten der Neurocyten liefernde Bezirk relativ klein ist, betheiligt sich bei *Mustelus laevis* die ganze mediale Fläche des Mesocephalicums. Auch bei *Mustelus vulg.* findet schon in den ersten Stadien eine sehr kräftige Zellwanderung von einem größeren Bezirk des Ganglions aus statt (vergl. Taf. 15 Fig. 13). Dass auch bei den Torpediniden die Gesamtfläche des Mesocephalicums zur Neurocytenabgabe an den Oculomotorius in besonderen Fällen fähig ist, geht meines Erachtens aus dem Taf. 14 Fig. 1 wiedergegebenen Befunde hervor. Hier tritt anormalerweise ein Theil der Oculomotoriusfasern an die frontale Spitze des Mesocephalicums mit dem Effect, dass sich die Mantelzellen des Ganglions wie in dem normalen, Taf. 13 Fig. 4 abgebildeten Falle zu einer kleinen Zellpyramide aufrichten und an das Faserstämmchen anlegen.

Wie ich oben auseinandersetzte, betheiligen sich am Aufbau des Ggl. mesocephalicum 3 Ganglienelemente: 2 centrogene und ein dermatogenes. Für die Beurtheilung des Oculomotorius ist natürlich die Feststellung von Bedeutung, ob alle 3 Elemente oder welche von den 3 Elementen des Ggl. mesocephalicum in directer Beziehung zu dem Nerven stehen. Für das centrogene Leistenmaterial wird leider in demselben Maße, wie ein Auseinanderhalten der beiden Leisten schwierig oder unmöglich wird, auch die Ableitung der an den Oculomotorius tretenden Neurocyten von einer der beiden Ganglienelementen erschwert und unmöglich gemacht. Höchstwahrscheinlich betheiligen sich aber beide Leisten an der Neurocytenproduction. Auch bei dem von den Placodensträngen aus, deren

Doppelnatur ich oben erwähnte, an den Oculomotorius wandernden Zellmaterial kann ich nur vermuthen, dass die Zellen von dem dermatogenen Material und nicht von dem am Placodenstrang ebenfalls beteiligten Ganglienleistenmaterial stammen. Die Beziehungen zwischen dem Oculomotorius einerseits und dem Ganglion oder Placodenstrang andererseits sind häufig sehr innig. So tritt bei dem Taf. 15 Fig. 8–11 abgebildeten Fall von *Scyllium catulus* der Nerv durch die Masse der Ganglienzellen hindurch; er berührt auch den kleinen Ganglienkörper, der an der Basis des Placodenstranges liegt und, wie ich oben ausführte, wohl als dermatogenes Ganglion aufzufassen ist (ob Faserverbindungen bestehen, kann ich nicht feststellen, vermuthet aber, dass von den Zellen des dermatogenen Ganglions auch Fasern an den proximalen Oculomotorius gehen). Bei einem anderen Embryo (vergl. Taf. 15 Fig. 33) tritt der Oculomotorius medial an die Mitte des Placodenstranges und verläuft mit ihm, parallel zu den im Placodenstrang entwickelten Fasern, gemeinsam zu dem Ggl. mesocephalicum, wo er auf dessen Medialseite abbiegt.

Die Frage, ob von dem Ggl. mesocephalicum aus sensible Wurzeln auch an den Oculomotorius treten, glaube ich bejahen zu können. Ich verweise auf Taf. 15 Fig. 23 von einem Embryo von *Mustelus vulgaris*; hier tritt der Oculomotorius in normaler Weise medial an das Ggl. mesocephalicum und erhält von hier aus sein Neurocytenmaterial. Dem dorsalen Placodenstrang (es sind im vorliegenden Fall zwei Placodenstränge entwickelt) sitzt eine kleine Zellpyramide auf, die sich in eine kurze Zellkette fortsetzt und durch diese mit dem Oculomotorius verbunden ist. Fasern sind nicht in dieser Kette enthalten und es ist infolge dessen ausgeschlossen, dass die Zellen an einer motorischen Faser des Oculomotorius entlang centrad vorgewandert sind. Da andererseits aber die wandernden Neurocyten sich nicht zu derartigen festgefügtten Strängen zusammenschließen, sondern stets lockere Gruppen bilden, so nehme ich an, dass hier die Anlage einer sensiblen Wurzel vorliegt. Weiter verweise ich auf einen Embryo von *Torpedo oc.* (Taf. 13 Fig. 1). Auch hier tritt der Oculomotorius (in einer anderen Schnittebene als der gezeichneten) in der für *Torpedo* typischen Weise an das Ganglion und erhält von diesem Neurocyten. Unabhängig von dem Herantreten des Oculomotorius erhebt sich auf der dorso-medialen Ganglienfläche eine kleine Zellpyramide, die keine Beziehung zu einer motorischen Faser hat; ebenso stehen die beiden hinter

einander liegenden Spindelzellen, die nicht weit von dieser Zellpyramide frei im Mesenchym liegen, nicht in Verbindung mit dem Oculomotorius, und ich nehme an, dass auch hier Anlagen sensibler Wurzeln vorliegen. Endlich verweise ich noch auf einen Embryo von *Scyllium catulus*, bei dem ein langer Placodennerv nach der Degeneration des Sinnesorgans ohne Verbindung mit dem Ectoderm erhalten ist; von diesem Nerv geht ein theils faseriger, theils gangliöser Seitenzweig in den Stamm des Oculomotorius über. Taf. 15 Fig. 34 gibt diese Verhältnisse wieder. Außerdem zeigen sich in einiger Entfernung von dieser kräftigen Verbindung zwischen Placodennerven und Oculomotorius näher nach dem Ectoderm zu Andeutungen einer gleichartigen, wenn auch bedeutend schwächeren Verbindung beider Nerven. Man kann dieses Bild ohne Bedenken als ein weiter entwickeltes Pendant zu der oben erwähnten Verbindung zwischen Placodenstrang und Oculomotorius bei *Mustelus vulg.* auffassen; ein Unterschied zwischen beiden Stadien besteht darin, dass bei diesem Embryo eine Differenzirung der vorher zelligen sensiblen Wurzelanlage zu einem Nerven eingetreten ist. Und dass sich diese sensiblen Wurzeln als Faserbahnen auch in späteren Stadien erhalten können, zeigt das Vorkommen bei einem 10 mm langen Embryo von *Pristiurus*, bei dem ich eine Faserverbindung zwischen Ggl. mesocephalicum und proximalem Oculomotorius constatiren konnte. Auch die wandernden Placoden von *Scyllium* sind hier zu erwähnen; sie sind dermatogene kleine Ganglien, die sich an den Oculomotorius anlegen und außer centrifugalen Fasern auch centripetale Wurzelfasern in den Stamm des Oculomotorius eintreten lassen, d. h. sensible Wurzeln bilden (vergl. Taf. 15 Fig. 35).

Ich glaube, diese Fälle genügen als Stütze für die Annahme, dass auch ontogenetisch von dem Ggl. mesocephalicum aus sensible Wurzeln in das Mittelhirn entsendet werden, zu dem das Ganglion als metamerisches Ganglion gehört. Wie erwähnt, haben Miss PLATT, MITROPHANOW und SEDGWICK auf Grund ihrer Untersuchungen an Selachiern den gleichen Schluss gezogen. Ich vermuthe aber, dass MITROPHANOW keine Anlagen sensibler Wurzeln vor Augen gehabt hat und sich durch das zweite Entwicklungsstadium des Oculomotorius, in dem die Neurocyten am Nerven zahlreicher in der Nähe des Ggl. mesocephalicum als am Hirnboden angehäuft sind, hat täuschen lassen. Ebenso ist wohl SEDGWICK durch das zweite Entwicklungsstadium des Oculomotorius zur Annahme verleitet worden, dass der Nerv sich vom Ganglion aus anlege. Die Fig. 1 auf Taf. 5



der Arbeit von Miss PLATT (1891) könnte dagegen als Anlage einer sensiblen Wurzel aufgefasst werden, etwa entsprechend dem Bild, das ich Taf. 13 Fig. 1 von *Torpedo oc.* gegeben habe.

Bei einem 25 mm langen Embryo von *Chlamydoselachus* steht nach ZIEGLER's Angaben der Oculomotorius nicht in Verbindung mit dem Hirnboden. Das Entwicklungstadium des Embryo ist aber zu alt (der Oculomotorius ist schon weit von dem Mesocephalicum abgerückt, das Ganglion bis auf einen Rest an den Trigemini angegliedert), als dass man an eine frühe sensible Nervenanlage denken könnte, die noch nicht bis in den Hirnboden vorgedrungen wäre; ich nehme an, dass in Folge von Schrumpfungerscheinungen die Wurzeln vom Hirnboden abgerissen sind.

Außer den von dem Ggl. mesocephalicum an den proximalen Oculomotorius wandernden Zellen, über deren Bedeutung ich noch sprechen werde, treten noch Zellen aus dem centralen Kern des Oculomotorius in und an den Faserstamm, ein Erscheinung, die von vielen Autoren beobachtet wurde. Die austretenden Zellen gehören offenbar verschiedenen Zelltypen an; einmal findet man typische Neuroblasten in allen Stadien des Austrittes aus dem Hirnboden, so dass es sich in diesen Fällen wohl nur um eine Verlagerung der Neuroblasten aus dem Hirnboden in den Stamm des Nerven handelt; die Ursachen der Verlagerung sind nicht erkennbar. (Vergl. Taf. 12 Fig. 26, Taf. 14, Fig. 21, 23, 24.) Der zweite Typus austretender Ganglienzellen, von denen ich zwei Taf. 12 Fig. 28 und Taf. 14 Fig. 25 abbilde, ist multipolar; diese Zellen wandern offenbar am Oculomotoriusstamm entlang und bilden die bekannten Wurzelganglien (an denen sich auch die Neuroblasten der ersten Art beteiligen) und ebenso auch die unterhalb des Wurzelgebietes liegenden proximalen Ganglien. Die Zahl der austretenden Ganglienzellen variirt sehr je nach der Species. Am zahlreichsten fand ich sie bei *Scyllium catulus*, sie sind aber auch bei Torpediniden häufig und nur bei den *Mustelus*-Arten seltener, fehlen vielleicht hier unter Umständen auch ganz. Da bei *Mustelus vulgaris* aber beträchtliche Ganglienschwellungen am Oculomotorius im Wurzelgebiet und distal davon liegen (vergl. Taf. 14 Fig. 28, 29), so wird dadurch eine Differenzirung von centrad wandernden Neurocyten aus dem indifferenten Stadium zu Ganglienzellen wahrscheinlich gemacht. Dafür sprechen auch die Verhältnisse bei *Scyllium*; hier finde ich bei einem 17 mm langen Embryo die langen Zellpolster am proximalen Oculomotorius aus Ganglienzellen und Neurocyten gemischt.

Bei einem anderen Embryo der gleichen Art hat das Zellpolster der einen Seite typischen Gangliencharakter, auf der anderen Seite sind dagegen nur wenige Ganglienzellen in die Masse undifferenzirter Neurocyten eingesprengt. Dass die von dem Ggl. mesocephalicum stammenden Neurocyten die Potenz haben, sich zu Ganglienzellen zu differenziren, geht ja auch daraus hervor, dass von ihnen die später zu besprechenden sympathischen Ganglien gebildet werden. Ich stehe deshalb im Widerspruch mit DOHRN (1891), wenn er behauptet, dass die in den Stamm des Oculomotorius geschalteten »Ganglienzellen keinen anderen Ursprung haben können, als die Region des Vorderhornes im Mittelhirn«. Auf der anderen Seite habe ich keine Anhaltspunkte dafür finden können, dass die austretenden Ganglienzellen zu Scheidenzellen für die Oculomotoriusfasern verwendet werden, wie CARPENTER (1906) für *Gallus*-Embryonen annimmt.

Die Ganglienbildung in der Wurzel selbst ist mehrfach beschrieben, von einigen Autoren aber wieder geleugnet. Da das Ganglion bei einzelnen Embryonen, bei manchen Species vielleicht bei der Mehrzahl der Embryonen, oder auch überhaupt fehlen kann, so ist der Widerspruch in den verschiedenen Angaben auf die untersuchte Species oder auf unvollständiges Material zurückzuführen. Die Vertheilung der Ganglien am proximalen Oculomotorius variirt sehr stark; sie können an den Wurzelsträngen selbst, ventral davon medial oder lateral am Stamm, oder auch weiter distal oberhalb des Abgangs der zu dem Rectus sup. und int. führenden Nerven liegen (unmittelbar an der Abzweigung dieser Nerven liegt ein sympathisches Ganglion, auf das ich später eingehen werde). Die Wurzelganglien sind nicht auf die caudalen Wurzelstränge beschränkt, wie MARSHALL (1881) will (er unterscheidet eine »ganglionic root« von den frontalen zarten Wurzelfasern ohne Ganglienzellen), finden sich vielmehr, wenn auch seltener und in geringer Größe, auch an dem frontalsten Wurzelstrang (vergl. Taf. 14 Fig. 29). Und wie die Position der Ganglien, so variirt auch ihre Form und Größe bei den einzelnen Formen und Individuen.

Über die functionelle Bedeutung der Ganglien am proximalen Stamm des Oculomotorius ein Urtheil zu fällen, ist noch nicht möglich, da die Endgebiete ihrer Fasern und ebenso die histologische Beschaffenheit ihrer Zellen noch nicht oder nur ungenügend bekannt sind. Die medial von den Ganglienpolstern bei *Scyllium* ausgehenden feinen Fasern (vergl. Taf. 15 Fig. 7, Taf. 16 Fig. 21),

die nach dem Hirnboden zu streben und zum Theil kleine detachirte Ganglien enthalten, und die für einen Theil der Zellen festgestellte Multipolarität der Ganglienzellen lassen darauf schließen, dass auch sympathische Elemente in den proximalen Ganglien enthalten sind. Andererseits stimmen sie nicht mit den echten sympathischen Ganglien des distalen Oculomotorius nach der Größe und Färbung der Zellkerne und deren Anordnung überein, so dass sie nicht mit jenen zu homologisiren sind.

Außer den vom Hirn und von dem Ggl. mesocephalicum an den proximalen Oculomotorius abgegebenen Ganglienzellen oder zu solchen sich differenzirenden Neurocyten kommt bei den Scylliiden noch die Haut als Quelle für proximale Ganglien in Betracht, insofern als die dermatogenen kleinen Placodenganglien, wie ich oben beschrieben habe, sich von ihrem Mutterboden ablösen und an den Oculomotorius als kleine Ganglien legen (vergl. Taf. 15 Fig. 7, 35).

Die erwähnte Doppelnatur der Oculomotoriuswurzel wurde von verschiedenen Autoren, z. B. MARSHALL (1881), SCHWALBE (1879), NEAL (1898), GASKELL (1889) u. A., erwähnt, zum Theil aber falsch gedeutet und in falschem Sinne verwerthet, insofern als durch diese Doppelnatur der Wurzel (»dorsale« und »ventrale« Wurzel) die Vollwerthigkeit des Oculomotorius als segmentaler Nerv bewiesen werden sollte (z. B. SCHWALBE). Das ist nicht der Fall. Die Doppeltheilung ist nur ein Ausdruck dafür, dass sich die verschiedenen Fasern (motorische und sympathische) nicht regellos vermischen, sondern in gesonderten Gruppen verlaufen. Bei den Selachiern bilden die motorischen Wurzelstränge die Hauptmasse der caudalen Wurzelfasern, während die zarteren frontalen und etwas weiter medial gelagerten sympathischen (s. GASKELL) Wurzelfasern weniger zahlreich sind. Inwiefern sich an der Production dieser frontalen Fasern außer den Zellen der proximalen Ganglien auch die Zellen des Ggl. ciliare oder der distalen Ganglien betheiligen, kann ich nicht angeben.

Ich wende mich nun zu dem System des Ggl. ciliare und der distalen Ganglien, die insofern alle gleichwerthig sind, als sie sämmtlich von dem Ggl. mesocephalicum abstammen.

Die ersten Entwicklungsstadien sind bei allen untersuchten Species im Wesentlichen dieselben. Die auswachsenden motorischen Fasern des Oculomotorius treffen, wie wir oben sahen, auf die dorso-mediale Fläche des Ggl. mesocephalicum, biegen dann (abgesehen von einzelnen Fällen, in denen die Nervenfasern das Ganglion durchsetzen oder auf dessen Lateralfäche treten) an die mediale Fläche

und wachsen, jenachdem das Ganglion über dem Zwischenraum zwischen Mandibularhöhle und Prämandibularhöhle liegt oder caudal auf das Dach der Mandibularhöhle verschoben ist, ventrad (vergl. Taf. 12 Fig. 7) oder frontad weiter, um im letzteren Falle (Taf. 14 Fig. 20) über die frontale Wölbung der Mandibularhöhle ventrad an das Endgebiet abzubiegen. Auch hier will ich betonen, dass der Oculomotorius von dem Moment an, wo er bei seinem centrifugalen Wachsthum auf das Ggl. mesocephalicum trifft (und er wächst stets, von anormalen Hemmungsbildungen abgesehen, auf das Ganglion zu), in den nächsten Stadien in sehr engen Zellbeziehungen zu dem Ganglion bleibt und zwar auch dann, wenn die Fasern an dem Ganglion vorbei wachsen und an die Prämandibularhöhle treten. Und da gleichzeitig mit den Fasern die vom Ganglionmantel sich loslösenden Neurocyten distad wandern, so macht sich zwischen der Anlage des distalen und der des proximalen Oculomotorius ein gewisser, wenn auch unwesentlicher Gegensatz bemerkbar: dieser Nervenabschnitt hat ein Stadium nackter Fasern, jener ist, soweit ich das feststellen kann, vom Anfang seines Auftretens an ein Gemisch von Fasern und Zellen, wobei die letzteren sehr stark überwiegen und die ersteren fast vollständig verdecken können (vergl. Taf. 16 Fig. 15).

Die Wanderung der Neurocyten ist nicht eng an die einzelnen Fasern gebunden; dafür spricht das Bild der eben erwähnten Fig. 15 und weiter die Fälle, in denen Neurocyten von dem Ophthalmicus prof. aus an den distalen Oculomotorius wandern und zwar von einer Stelle aus, die der Oculomotorius selbst nicht berührt (vergl. Taf. 16 Fig. 4, 5). Die Neurocytenwanderung erfolgt demnach nur zum Theil gleichzeitig mit den vorwachsenden Neuroblastenfortsätzen oder Fasern (gegen FRORIEP 1907, der die Nervenzellen des sympathischen Systems fast sämmtlich aus dem ventralen Theil des Medullarrohrs ableitet; seine Annahme hat aber nur für einen Theil der proximalen Ganglien Gültigkeit), zum Theil schwärmen die Neurocyten frei durch das Mesenchym, wie ROMBERG (1890) und HIS jun. (1890) beschreiben. Für KOHN's (1907) Annahme einer mitotischen Sprossung finde ich keine Anhaltspunkte. Es finden sich, wie in allen embryonalen Geweben, auch in der Menge der wandernden Neurocyten Mitosen: sie sind aber nicht so zahlreich, dass nur durch die Theilung der Zellen deren fortschreitende Verlagerung erklärt werden könnte.

Während nun in der ersten Zeit proximad und distad Neurocyten von dem Ggl. mesocephalicum an den Oculomotorius abgegeben

werden (vergl. Taf. 12 Fig. 12, 18, 23), reducirt sich die Neurocytenwanderung in den späteren Stadien zuerst auf der Dorso-Medialseite (vergl. Taf. 12 Fig. 22), während die Production von Neurocyten an der Ventralfläche noch zunimmt, so dass sich in dem Winkel zwischen distalem Oculomotorius und Ggl. mesocephalicum ein compactes Polster von Zellen anhäuft. Es ist auch nicht ausgeschlossen, dass die Neurocyten der Dorsal- und Medialfläche des Ganglions, soweit sie nicht an den proximalen Oculomotorius wandern, sich ebenfalls ventrad verlagern; denn in demselben Maße, wie das ventrale Polster zunimmt, lockert sich auch die dorsale und mediale Verbindung zwischen dem Oculomotorius und dem Ganglion. Nur in einzelnen Fällen scheinen Reste der Verbindung zwischen Medialfläche des Ganglions und dem Nerven erhalten zu bleiben, sich auch eventuell zu differenziren. Zwei dieser Fälle habe ich bei *Torpedo oc. constata*t (vergl. Taf. 12 Fig. 13, 17). Die an den distalen Oculomotorius wandernden Neurocyten ordnen sich zunächst zu einem langen Zellstrang an, der sich an die Caudalfläche des Nervenstammes anlegt und sich bis zu der Abgabe des Rectus inf.-Astes hinzieht (vergl. Taf. 16 Fig. 6), an dieser Stelle auch constant eine stärkere Anhäufung von Neurocyten zeigt. Schon in diesen Stadien finden sich von dem Zellpolster ausgehende Nervenanlagen, die zunächst nur kleine, laterad in das Mesenchym vorspringende Zellpyramiden darstellen, bald aber sich zu typischen Nerven differenziren (über diese Bulbarnerven s. unten p 410). Die Zahl und Stärke dieser Nervenanlagen variirt bei *Torpedo* sehr stark (vergl. Taf. 12 Fig. 8, 9, 10, 13, 22). Dadurch, dass das Ggl. mesocephalicum sich mit seiner Hauptmasse caudad an den Trigemini verlagert, während der Oculomotorius annähernd in seiner ursprünglichen Verlaufebeine bleibt, rücken beide von einander ab, bleiben aber durch einen Zellstrang mit einander verbunden, der das Neurocytenpolster an der Ventralfläche der Ganglionspitze mit dem an der Caudalfläche des Oculomotorius verbindet. Dieser zunächst zellige Strang differenzirt sich zu einem Faserstrang und stellt die Anlage der Radix brevis des Ggl. ciliare dar, das in diesem Stadium durch das Neurocytenpolster an der Ganglionspitze repräsentirt wird und als selbständiger Ganglienkörper erst in die Erscheinung tritt, wenn das Ggl. mesocephalicum sich vollständig an den Trigemini angliedert; dieser caudad gerichteten Wanderung folgt die Anlage des Ggl. ciliare nicht, bleibt vielmehr auf dem ursprünglichen Niveau liegen. Die Beziehungen zu dem Mutterganglion werden durch einen Strang vermittelt, der an der



Ventralfläche des Ophthalmicus verläuft und die Radix longa des Ggl. ciliare darstellt. Dieses Stadium habe ich in den Querschnitten von *Torpedo* (Taf. 12 Fig. 14, 15, 16) abgebildet. Das nächste definitive Stadium eines wohlausgebildeten Ggl. ciliare von *Torpedo oc.* gibt Taf. 12 Fig. 11 wieder. Die Neurocyten sind zu kleinkernigen, dunkel gefärbten Ganglienzellen differenzirt und bilden ein Ganglion, das lateral vom Oculomotorius, lateral-ventral vom Ophthalmicus liegt und mit diesem durch die Radix longa, mit dem distalen Oculomotorius durch die Radix brevis verbunden ist. Sowohl von den beiden Radices wie von dem Ganglion selbst gehen Bulbarnerven aus. Die Zellen des Ciliarganglions gehören bei *Torpedo* sämmtlich zu dem kleinkernigen, vermuthlich multipolaren Ganglienzelltyp, den auch die Zellen der distalen Ganglienanschwellungen, auf die ich unten weiter eingehen werde, zeigen. Diese relativ einfachen Verhältnisse werden bei *Scyllium* dadurch complicirt, dass ein Theil der Mesocephalicumganglienzellen dem caudad wandernden Ggl. mesocephalicum nicht folgen, sondern als Relicte an dem Ophthalmicus prof. in mehr oder weniger enger Beziehung zu dem Ciliarganglion liegen bleiben. Die Mesocephalicumganglienzellen sind durch die Größe und blasse Färbung ihrer Kerne von den Ciliarganglienzellen, deren Kerne klein und dunkel gefärbt sind, leicht zu unterscheiden, so dass man an den Kernen der Zellen die Composition der Ganglien-complexe erkennen kann. (Über die Zellformen kann ich nichts aussagen, da die mir zur Verfügung stehenden Präparate — Sublimatfixirung, Hämalanfärbung — diese Details nicht erkennen lassen.) Ich habe Taf. 16 Fig. 8, 9, 14, 20 verschiedene Modificationen in der Anordnung der verschiedenen Zellgruppen wiedergegeben. In dem Fall von Taf. 16 Fig. 8, zu der der Schnitt Taf. 16 Fig. 13 von der linken Seite des gleichen Embryo als Detailbild die Zellgruppierung wiedergibt, sind beide Zellarten, Mesocephalicumzellen und Ciliarganglienzellen, zu einem Ganglion vereinigt. Ein Theil der großkernigen Ganglienzellen ist in den Ophthalmicus prof. eingeschaltet, die übrigen geben theils Fasern an den sehr kräftigen Bulbarnerven (es ist nur ein Bulbarnerv entwickelt), theils an den Oculomotorius; die letzteren führen vermuthlich zu den distalen Ganglien und repräsentiren demnach die Radix brevis: eine distincte Radix longa ist nicht entwickelt. Später kann eine Trennung der verschiedenen Ganglienzell-complexe eintreten; ich habe Taf. 16 Fig. 9, 14, 20 verschiedene Modificationen der Ganglienvertheilung wiedergegeben. Wieder andere Verhältnisse liegen bei *Mustelus laevis* vor. Hier ist,

wie es scheint, der Bulbarnerv stets von der Faserbahn getrennt, die von dem Ophthalmicus prof. oder von dem Ggl. mesocephalicum aus an den distalen Oculomotorius zu den sehr stark entwickelten distalen Ganglien führt. Der Bulbarnerv erscheint als einfacher Seitenast des Ophthalmicus (Taf. 14 Fig. 13); in anderen Fällen bilden wie bei *Scyllium cat.* Mesocephalicumrelicte an der Abzweigungstelle des Bulbarnerven am Ophthalmicus ein kleines Ganglion (Taf. 14 Fig. 12), durch das die zu den distalen Ganglien führenden Fasern treten können (Taf. 14 Fig. 19). Ein distinctes Ggl. ciliare, wie ich es bei *Torpedo* und *Scyllium* beschrieben habe, konnte ich bei *Mustelus laevis* nicht finden. Auch das von ALLIS (1902) beschriebene Ciliarganglion scheint direct am Stamme des Oculomotorius zu liegen, an der Stelle, wo der Ast des Rectus inf. sich abzweigt, und entspricht deshalb seiner Position nach dem ersten distalen Ganglion. Da ALLIS von großen und kleinen Ganglienzellen spricht, so sind in diesem Falle vermuthlich Mesocephalicumganglienzellen zusammen mit den Neurocyten an den distalen Oculomotorius gewandert.

Die distalen Ganglien sind als vorgeschobene Partien des Ggl. ciliare aufzufassen und sind durch die Radix brevis mit diesem verbunden. In den Fällen, in denen das Ciliarganglion mit dem ersten distalen Ganglion verschmolzen ist, fehlt natürlich eine Radix brevis. Die distalen Ganglien verhalten sich in ihrem histologischen Aufbau genau wie der kleinkernige Abschnitt des Ciliarganglions: die Zellkörper (Plasma ist kaum erkennbar und deshalb auch der Zelltyp nach der Form nicht bestimmbar) mit ihren kleinen dunkel gefärbten Kernen liegen in der Peripherie der Ganglien, während das Ganglioninnere von einer dichten Fasermasse erfüllt ist (vergl. Taf. 14 Fig. 14, 15). Die Entwicklung der distalen Ganglien habe ich schon oben skizzirt. Die Neurocyten der Ventralfläche des Ggl. mesocephalicum wandern an dem distalen Oculomotorius entlang, zunächst bis zum Rectus inf.-Ast, wo eine kleine Aufstauung eintritt; dann schieben sich aber von hier aus Neurocyten weiter distad bis zu der Theilung des Obliquus inf.-Nerven, wo sie sich ebenfalls je nach der Species mehr oder weniger stark anhäufen. Bei *Torpedo*, wo die distalen Ganglien schwach entwickelt sind, liegen sie nur an den beiden genannten Punkten (Rect. inf.-Ast, Obliquus inf.-Theilung); bei *Mustelus laevis* dagegen bildet besonders das erstere Ganglion ein sehr langes, dem Oculomotorius auf einer längeren Strecke anliegendes gangliöses Polster (vergl. Taf. 14 Fig. 13).

Bei *Scyllium* liegen zwischen den beiden Hauptganglien kleinere Gangliencomplexe, von denen aus einzelne Ganglienzellen oder Gruppen von solchen in das Mesenchym wandern, ohne aber ihre Verbindung mit den Mutterganglien zu lösen. Auch die Hauptganglien stehen unter einander durch Faserbahnen, die dem motorischen Oculomotoriusstamm ventral-caudal dicht anliegen, und ebenso, wie oben ausgeführt wurde, mit dem Ophthalmicus prof. oder Ggl. mesocephalicum in Verbindung.

Im Anschluss an die distalen Ganglien ist ein Ganglion zu erwähnen, das durch seine Lage am proximalen Stamm des Oculomotorius in dem Winkel, den die Nervenfasern des Rectus sup. und Rectus int. mit dem Oculomotorius bilden, und dadurch, dass seine Wurzelfasern wahrscheinlich zusammen mit den Wurzelfasern der proximalen Ganglien in den Hirnboden treten, nicht mit den distalen Ganglien zu homologisiren ist, durch seinen histologischen Bau und seine Abstammung von dem Ggl. mesocephalicum aber den distalen Ganglien gleicht. Ich habe das Ganglion von *Mustelus laevis* Taf. 14 Fig. 27 und von *Scyllium cat.*, wo es besonders entwickelt ist, Taf. 16 Fig. 9, 14, 20 abgebildet. Wie sich die Nerven des Ganglions verhalten, habe ich nicht feststellen können, ich kann deshalb auch keine Angaben über seine Bedeutung machen. Bemerkenswerth scheint mir das Factum, dass das Ganglion an der Abgangsstelle der für den Rectus sup. und int. bestimmten Oculomotoriusäste liegt; denn auch an den weiteren Verzweigungstellen des Oculomotorius (Abzweigung des für den Rectus inf. bestimmten Astes und an der Theilung des Obliquus-Stammes) liegt ja je ein Ganglion. Deren Nerven lassen sich wenigstens zum Theil als Gefäßnerven bestimmen. Die Übereinstimmung in der Lage dieser Ganglien an Abzweigungspunkten von Muskelästen lässt aber vermuthen, dass alle diese Ganglien auch irgend eine directe Beziehung zu den Muskelnerven und dadurch zu den Muskeln selbst haben; worin diese Beziehungen bestehen, bleibt noch festzustellen.

Ich habe noch einige Angaben über die Bulbarnerven zu machen, die in der Literatur als Nervi ciliares longi und breves bekannt sind. Das System dieser verschiedenen Nerven muss noch embryologisch auf die Richtung ihres Verlaufs und auf ihre Endigung hin revidirt werden; diese Revision ist indessen nur mit Hülfe von speciellen Nervenfärbungen möglich, und ich muss (da das derartig behandelte mir zur Verfügung stehende Material nur sehr unvollständig ist) darauf verzichten, genauere Angaben über die Bulbar-

nerven zu machen, und mich auf die Angabe ihrer Abzweigungsstellen beschränken. Die Zahl und Stärke der Nervenanlagen variiert ebenso wie das gesammte Ciliargangliensystem; ein Blick auf Taf. 12 Fig. 8, 9, 10, 13, 22 zeigt diese Variabilität sofort. Die Bulbarnerven gehen von der Radix longa, dem Ciliarganglion, der Radix brevis oder von dem ersten distalen Ganglion aus. Dadurch ist bewiesen, dass die Bulbarnerven nicht gleichwerthig sind; denn die von der Radix longa sich abzweigenden Nerven und ebenso wahrscheinlich ein Theil der aus dem Ciliarganglion austretenden Bulbarnerven (sicher bei den Formen, bei denen das Ciliarganglion gemischt ist) haben keinerlei Beziehungen zu den sympathischen Elementen: es sind Nerven des Ggl. mesocephalicum, die an den Bulbus gehen. Bei *Mustelus vulg.* scheint diesem Bulbarnerven des Ggl. mesocephalicum ein größerer Theil des Ganglions zu entsprechen; ich finde in einem frühen Stadium die zugehörigen Ganglienzellen von dem Rest des in den Ophthalmicus eingeschalteten Ganglions deutlich getrennt (Taf. 15 Fig. 19). Die von D'ERCHIA (1894) schon eingeschränkte Annahme ANTONELLI's (1890) aber, dass die Radix longa nur Trigeminafasern führe, die theils zwischen Ggl. mesocephalicum und Ggl. ciliare abgehen, theils aus diesem heraustreten oder auch distal von ihm sich abzweigen, ist zurückzuweisen. Die Radix longa enthält neben Mesocephalicumfasern auch die Wurzelfasern des Ggl. ciliare und ist »als in die Länge gezogener Rest der Verbindungsbrücke« (s. KRAUSE 1882) zwischen dem Ggl. ciliare und seinem Mutterganglion anzusehen. Welche von den aus dem Ciliarganglion selbst und aus der Radix brevis abgehenden Bulbarnerven aus dem Ggl. mesocephalicum, aus dem Ggl. ciliare, oder aus dem Oculomotorius stammen, habe ich, wie erwähnt, nicht feststellen können.

Aus dem distalen Ganglion an der Abzweigung des Rectus inf.-Astes (in dem das Ggl. ciliare enthalten sein kann) treten auch Gefäßnerven aus, deren Endgebiet die Wandungen der umgebenden Gefäße, speciell der Arteria ophthalmica, sind; ich verweise auf Taf. 13 Fig. 24, Taf. 14 Fig. 27 und Taf. 16 Fig. 14. In dem letzteren Fall ist in den einen der beiden Gefäßnerven ein kleines detachirtes Ganglion eingeschaltet. Die distalen Ganglien zeigen überhaupt das Bestreben, Tochterganglien in das Mesenchym vorzuschieben, und da jedes Tochterganglion mit dem Mutterganglion verbunden bleibt, so entstehen wohl dadurch die von PESCHEL (1893)<sup>1)</sup>

1) Die Arbeit lag mir nicht im Original vor.

und HOLTZMANN (1896) erwähnten Nervengeflechte mit eingestreuten Ganglien. Auch von anderen Autoren werden Gefäßnerven, die vom Ggl. ciliare ausgehen, erwähnt, so von ANTONELLI (1890), HOFFMANN (1899), ÓNODI (1901) und ALLIS (1902).

Überblickt man die gesammte, recht beträchtliche Literatur über das Ggl. ciliare, so zeigt sich, dass die zahlreichen Autoren in der Bewerthung der morphologischen Stellung des Ggl. ciliare in 3 Gruppen zu ordnen sind. Eine kleinere Gruppe von Autoren, von denen ich SCHWALBE (1879), VAN GEHUCHTEN (1892) und ANTONELLI (1890) nenne, betonen, dass das Ganglion ein rein spinales, dem Oculomotorius zugehöriges Ganglion sei. Besonders SCHWALBE sucht vergleichend-anatomisch die spinale Natur des Ganglions festzulegen; die vergleichend-anatomische Untersuchung kann aber in diesem Falle zu Irrthümern führen, da am erwachsenen Thier die Provenienz der einzelnen in und an den Oculomotorius geschalteten Ganglien nicht mehr festzustellen ist, die Zahl und Position der einzelnen Ganglien bei verschiedenen Species, innerhalb der Species und selbst innerhalb des Individuums sehr variirt und Verwechslungen differenten Ganglien deshalb nicht zu vermeiden sind. Das Beispiel von *Scyllium* zeigt das wohl am besten: hier liegen Ganglien am Oculomotorius, deren Zellen aus dem centralen Kern stammen; andere proximale Ganglien werden von einem Gemisch centraler Neuroblasten und Mesocephalicumneuroblasten, die als indifferente Neurocyten centrad wandern, gebildet; für eine dritte Ganglienart des proximalen Oculomotorius konnte ich eine dermatogene Herkunft nachweisen; am Rectus sup. liegt ein Ganglion, das wie das Ggl. ciliare und die übrigen distalen Ganglien von dem Mesocephalicum abstammt, und schließlich ist noch die Gruppe echter Mesocephalicumzellen zu erwähnen, die ebenfalls an dem distalen Oculomotorius liegt. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass das Ggl. ciliare nicht als segmentales Ganglion des Oculomotorius aufzufassen ist, sondern ein secundäres Abspaltungsproduct des zu dem Oculomotorius-metamer zugehörigen Ggl. mesocephalicum ist, dass es sich demnach zu dem Oculomotorius verhält wie ein sympathisches Ganglion zu einer ventralen Wurzel. Zu dieser Ansicht ist auch die zweite Gruppe, die Mehrzahl der zahlreichen Untersucher, auf entwicklungsgeschichtlichem, histologischem und physiologischem Wege gekommen.

Der Vergleich des Ggl. ciliare mit einem sympathischen Rumpfganglion lässt sich durchführen, da der Nachweis gelungen ist, dass in dem Mutterganglion auch ein Spinalganglion enthalten ist; damit



fällt CHIARUGI's (1897) Einwand fort, der das Ggl. mesocephalicum als einfaches Kopfganglion auffasst. Der Vergleich lässt sich aber nur durchführen für die Fälle, in denen das Ggl. ciliare auch seiner histologischen Beschaffenheit nach rein sympathischer Natur ist. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall. KRAUSE (1882) (er ist wohl der erste Vertreter der dritten Autorengruppe) wies bei seiner Widerlegung von SCHWALBE's Ansicht eine Doppelnatur des Ganglions nach, das von spinalen und sympathischen Zellen gebildet wird. HOLTZMANN (1896) prüfte dann genauer diese Doppelnatur des Ganglions und kam zu sehr interessanten Ergebnissen, die Widersprüche zwischen früheren Autoren (z. B. zwischen RETZIUS 1894 und VAN GEUCHTEN 1892) aufklärten. HOLTZMANN fand z. B. im Ciliarganglion der Vögel nur cerebrospinale Zellen, in dem der Katze (abgesehen von unipolaren Zwergzellen zweifelhafter Natur) nur sympathische Zellen, während das des Hundes cerebrospinale und sympathische Zellen gemischt enthält, und nimmt an, dass diese verschiedenartige Composition des Ciliarganglions ihren Grund darin hat, dass in dem einen Fall nur die cerebrospinalen Ganglienzellen, in dem anderen die sympathischen, im dritten Fall beide Elemente einer gemischten Ganglionanlage zur Entwicklung kommen. Gestützt wird diese Ansicht durch physiologische Experimente, die Resultate liefern, welche parallel zu der anatomisch-histologischen Differenz im Bau des Ciliarganglions gehen. Ich habe oben gezeigt, dass die sämtlichen Zellen des Ciliarnervensystems (dazu gehören auch die distalen Ganglien) von dem Ggl. mesocephalicum abstammen; die verschiedenartige Composition des Ciliarganglions hängt nun meiner Ansicht nach nur davon ab, ob echte Mesocephalicum-Ganglienzellen mit den Neurocyten (die theils Mutterzellen der sympathischen Ganglienzellen, theils embryonale Scheidenzellen sind) distad wandern oder nicht. Im letzteren Fall wird das Ciliarganglion rein sympathischer Natur sein. Im ersten Fall können beide Zellarten vereinigt bleiben; dann ergibt sich ein gemischtes Ggl. ciliare. Oder die beiden Zellarten bilden getrennte Gangliengruppen, von denen die eine nur spinale Zellen enthält, während die sympathischen Zellen sich am distalen Oculomotorius vertheilen. Das letztere Verhalten scheint bei den Vögeln vorzuliegen, bei denen dann das von HOLTZMANN als Ggl. ciliare untersuchte Ganglionkörperchen nur den Mesocephalicum-Ganglienzellen entsprechen würde, während die sympathischen Zellen am Oculomotorius zu suchen wären. Leider fehlt mir Material, um diese Verhältnisse

entwicklungsgeschichtlich nachzuprüfen; denn nur die Entwicklungsgeschichte kann über diese Verhältnisse Aufschluss geben. Über die Entwicklung des Ciliarganglions von Vögeln liegt aus neuerer Zeit leider nur eine Arbeit von CARPENTER (1906) vor. Der Verf. findet beim erwachsenen Huhn das Ciliarganglion am Oculomotorius liegen und aus einem kleineren dorsalen sympathischen Abschnitt und einer größeren ventralen Gruppe von bipolaren Zellen bestehen. Die erste Gruppe leitet CARPENTER vom Ggl. mesocephalicum ab, von dem aus die Zellen zuerst frei durch das Mesenchym, später an dem vom Ggl. mesocephalicum in die Anlage des Ggl. ciliare wachsenden Ramus communicans entlang wandern. Die Anlage des Ggl. ciliare soll von einem Theil der aus dem Hirnboden in den Oculomotorius austretenden Medullarzellen (die übrigen ausgewanderten Medullarzellen werden zu Scheidenzellen, vielleicht auch zu Kapselzellen für die Ganglienzellen) gebildet und später zu dem größeren Abschnitt des Ciliarganglions selbst werden. Ich vermute, dass CARPENTER ein proximales Ganglion des Oculomotorius als Anlage des Ggl. ciliare bezeichnet; damit würde die geschilderte Entwicklung und die Position der Ciliarganglionanlage übereinstimmen. In die Schilderung der späteren Entwicklung möchte ich einige Zweifel setzen, denn der Verf. hat offenbar nicht alle Stadien der Entwicklung vor Augen gehabt, auch genügen seine Abbildungen nicht, um ein klares Bild von den Beziehungen zwischen Ophthalmicus und Ggl. mesocephalicum einerseits und dem Oculomotorius andererseits zu geben. Taf. 7 Fig. 24 soll z. B. den Oculomotorius in seiner ganzen Länge zeigen. Ich kann aber nicht annehmen, dass der Nerv als ein derartig dickes massives Bündel vorwächst, und vermute deshalb, dass dem Verf. die feinen Spitzenfäserchen und damit wohl auch die ersten Beziehungen zwischen Ggl. mesocephalicum und Oculomotorius entgangen sind. Gerade diese ersten Beziehungen zwischen Ganglion und Nerv sind aber für das Studium der Entwicklung des Ciliarnervensystems von größtem Werth; eine Nachprüfung wäre demnach sehr wünschenswerth.

In der Literatur, die das Ggl. mesocephalicum berücksichtigt, ist mit wenigen Ausnahmen nur von dem Ophthalmicus profundus als dem Nerven des Ganglions die Rede. Das ursprüngliche Innervationsgebiet des Ggl. mesocephalicum ist aber durchaus nicht identisch mit dem des Ophthalmicus; es gingen vielmehr von dem Ganglion Nerven aus, die ontogenetisch bei den Selachiern

zwar noch angelegt werden, meist aber frühzeitig degeneriren. Den Placodennerv, der mit dem zugehörigen Sinnesorgan ein wichtiges segmentales Charakteristikum darstellt, habe ich schon oben behandelt, ebenso die mehrfach gefundenen Nervenfasern, die von dem Placodenganglion ausgehen und sich dem distalen Oculomotorius beimischen. Eine zweite vergängliche Nervenanlage findet sich sehr häufig an der Ventralfläche der frontalen Spitze des Ganglions, zum Theil auch frontal von dem Ganglion selbst, ventral am Ophthalmicus. In der Mehrzahl aller Fälle zeigt sich die Anlage dieses Nerven als verdichtete Gruppe von Ganglienleistenzellen, die zwar keine Differenzirung in Ganglienzellen zeigen, durch ihre dichte Gruppierung aber sich aus der übrigen peribulbären Ganglienleiste, die zu Mesectoderm wird, hervorhebt. Dass es sich nicht etwa nur um Mesectodermzellen handelt, die durch irgend welche Verhältnisse zu compacterer Anordnung gezwungen werden, geht daraus hervor, dass sich diese Zellgruppen nicht an der Mesenchymbildung betheiligen, sich vielmehr meist unter histolytischen Erscheinungen auflösen. In einigen Fällen (vergl. *Scyllium cat.* Taf. 16 Fig. 4, 5) werden die Zellen auch beim Aufbau des Oculomotorius verwendet, ob als Scheidenzellen oder auch als Neuroblasten für die distalen Ganglien lasse ich dahingestellt. Auch ihre Tendenz, sich zu Strängen zu gruppieren (vergl. *Torpedo oc.* Taf. 14 Fig. 1), lässt auf ihre ursprünglich nervöse Natur schließen. Diese Nervenanlage verläuft etwa parallel zu der Anlage des distalen Oculomotorius und gelangt auf die Lateralfäche der Prämandibularhöhle, wo sie frei endet, ohne in irgend eine engere Beziehung zur Kopfhöhlenwandung zu treten.

NEAL (1898) hat offenbar bei *Acanthias* die gleiche Anlage vor Augen gehabt; er bildet sie auf seiner Taf. 4 in Fig. 19 als kurzen ventralen Nerven ab, der von der frontalen Spitze des Ggl. mesocephalicum aus nach seiner Angabe an die anterior head cavity verläuft und zu dieser »apparently« in Beziehung tritt. Ebenso ist wohl der Taf. 8 Fig. 61 von NEAL gezeichnete Nerv, der direct an das Dach der Prämandibularhöhle tritt, identisch mit unserer Nervenanlage; allerdings ist der Nerv nach Angabe des Autors fibrillär, entspräche demnach einem späteren Entwicklungsstadium. Ebenso werden ventrale Nervenanlagen am Ophthalmicus und Ggl. mesocephalicum von CHIARUGI (1897) erwähnt. In einigen Fällen konnte ich constatiren, dass der Ophthalmicus profundus auf der Höhe dieser Nervenanlagen gangliös angeschwollen war und so im

Aufbau das Ggl. mesocephalicum recapitulirte. Bei einem *Pristiurus*-Embryo fand ich auch einen von dieser gangliösen Anschwellung aus dorsad in das Mesenchym verlaufenden Nerven. Bei den beiden *Scyllium*-Arten ergab schon die erste Anlage des Ggl. mesocephalicum Anhaltspunkte dafür, dass das Ganglion ursprünglich an seiner Ventralfläche einen kräftigen Nerven besaß; ich fand die erste Ganglionanlage (vergl. Taf. 16 Fig. 1, 2) nicht, wie bei den übrigen Arten, rund oder spindelförmig, sondern dreizipfelig. Von den 3 Nervenanlagen entwickeln sich indessen nur die der Trigemino-Mesocephalicum-Commissur und die des Ophthalmicus prof., während die ventrad-frontad gerichtete verstreicht. Vielleicht sind die späteren undifferenzierten Nervenanlagen in Beziehung zu dieser primären Anlage zu bringen. Alle diese Beispiele genügen meines Erachtens zu dem Schluss, dass ein Theil des ursprünglichen Innervationsgebietes des Ggl. mesocephalicum nicht mehr von diesem Ganglion versorgt wird; die entsprechenden Nerven werden zwar noch angelegt, degeneriren aber.

Wenden wir uns nun zum Ophthalmicus profundus und seiner Bedeutung. Leider konnte ich seine Entwicklungsgeschichte nicht mit Sicherheit in allen Details feststellen. Ich vermute aber, dass sie mit der Entwicklung der Trigemino-Mesocephalicum-Commissur vollständig übereinstimmt. Die erste Anlage des Ophthalmicus geht von dem Ggl. mesocephalicum aus, das in der Richtung des späteren Nerven zugespitzt erscheint und die Achsen-cylinder seiner Ganglienzellen in der Bahn des Ophthalmicus vorschickt. Vermuthlich differenziren sich aber auch Ganglienleistenzellen der peribulbären Ganglienleiste zu Ganglienzellen, die sich zwischen die Ophthalmicusfasern einzeln oder, wie in den schon erwähnten Fällen, auch in ganzen Gruppen einschalten. Ich habe keine Anhaltspunkte für die Annahme finden können, dass diese Ganglienzellen frontad wandern; besonders die starken gangliösen Anschwellungen des Ophthalmicus caudal und frontal von dem Auge, wie sie DOHRN in seiner 25. Studie Taf. 11 Fig. 11, 13, 14 abgebildet hat, lassen darauf schließen, dass sich diese Ganglienzellen in loco differenziren. Der Ophthalmicus wäre demnach in seiner Anlage ebenso wie die Trigemino-Mesocephalicum-Commissur als Commissurenerv aufzufassen, der die Wurzelfasern der frontal von dem Ggl. mesocephalicum liegenden, mehr oder weniger rudimentären Ganglien aufsammlte und durch das ebenfalls auf diesen Collector aufgereichte Mesocephalicum in das 2. Trigemino-neuromer



leitete. In demselben Maße, wie in den verschiedenen Gruppen die frontal von dem Ggl. mesocephalicum liegenden Ganglien zum Wegfall kommen, verliert der Ophthalmicus prof. seinen ursprünglichen Charakter einer Commissur und wird zu einem Nerven des Ggl. mesocephalicum, und nach Degeneration der übrigen Mesocephalicumnerven zu dem Nerven dieses Ganglions. Meine Auffassung von der Bedeutung des Ophthalmicus prof. stimmt mit der von MARSHALL (1881), MISS PLATT (1891), CHIARUGI (1897) und DOHRN (1907) überein. Mancherlei andere Deutungen, die ausgesprochen worden sind (Ramus dorsalis, Ramus ventralis), sind nach dem oben Gesagten zurückzuweisen.

Die Schwierigkeiten, die sich einer Homologisirung des proximalen Ophthalmicus, d. h. der jetzigen Mesocephalicumwurzel, innerhalb der verschiedenen Gruppen entgegenstellen, bestehen auch für den distalen Ophthalmicus. Denn bei den Selachiern ist die Betheiligung von Fasern, die aus Placodenelementen stammen, im Verhältnis zu den Fasern der Ganglienleistenelemente sehr gering, während in der Gymnophionenreihe die letzteren Elemente mehr und mehr zum Fortfall kommen. Bei den Gymnophionen selbst liegt dann nach BRAUER's Untersuchungen der extremste Fall vor: Der Ophthalmicus wird ebenso wie die Wurzel des Ggl. mesocephalicum nur von Fasern gebildet, deren Mutterzellen aus der Placode stammen.

Die Entwicklung der Oculomotoriusmuskulatur und ihrer Innervation habe ich weniger eingehend verfolgt. Die eigenthümlichen Lagebedingungen der Prämandibularhöhle bringen Verkümmierungen und Verdrehungen (in sagittaler Richtung) mit sich, die eine Analyse der metameren Bestandtheile außerordentlich erschweren. Die Schwierigkeiten der Analyse spiegeln sich auch in den zahlreichen Arbeiten über die Gliederung des Vorderkopfmesoderms wieder. Als sicher bewiesen erscheint nach der eingehenden Studie DOHRN's (1904) über die Prämandibularhöhle, dass in dem Zwischenstück der Kopfhöhle Urwirbel enthalten sind. Ich selbst finde in der Entwicklung der Prämandibularhöhlen-Augenmuskeln und ihrer Innervation sehr deutliche Anzeichen dafür, dass in der Kopfhöhle zwei verschiedene Gruppen von Muskeln enthalten sind. Die eine Gruppe, der Obliquus inferior und der Rectus inferior, wird von den ventralen (in rein topographischem Sinne gesprochen) Partien der Kopfhöhlenseitenfläche gebildet, während die zweite Gruppe, der Rectus superior und Rectus internus, von den dorso-lateralen (eben-



falls im topographischen Sinne) Partien ihr Material von Muskelzellen erhält. Entsprechend der Anordnung der Muskulatur in zwei Gruppen theilt sich der Oculomotorius in zwei Etappen. Zuerst zweigen sich die zu dem Rectus sup. und int. gehenden Äste ab. Bemerkenswerth ist dabei die Richtung dieser Nervenanlagen: sie biegen über die dorso-laterale Kante der Kopfhöhle mediad (vergl. Taf. 15 Fig. 5, Taf. 12 Fig. 23), zeigen demnach die Tendenz, auf die Medialfläche des Mesodermabschnitts zu treten. Erst secundär (vergl. Taf. 14 Fig. 3) wird die Verlaufsrichtung dieser Äste um annähernd 180° gedreht. Die zweite Theilung des Oculomotorius findet auf der Höhe des Obliquusbläschens statt; hier spaltet sich der zu dem Rectus inferior frontad ziehende Ast von dem Obliquusast ab. Da der letztere sehr kräftig ist, so erscheint der erstere später nur als Seitenzweig des Obliquusnerven. Auffallender Weise variirt die Lage des Rectusnerven in seiner Lage zu dem Obliquus: bei den Torpediniden verläuft er (mit einer Ausnahme) lateral von der Anlage des Obliquusmuskels, bei den Squaliden medial. In der Entwicklung der beiden Muskelgruppen finde ich keine ausgesprochenen Verschiedenheiten. Nur der Obliquus nimmt durch die Art seiner Anlage und durch die weitgehende Verlagerung eine Ausnahmestellung ein. Er legt sich als epitheliales Bläschen im ventralen Theil der Lateralfäche der Kopfhöhle an (Taf. 13 Fig. 7, 8); das Bläschen schiebt sich durch starke Zellvermehrung an der Bläschenbasis bei gleichbleibendem Durchmesser in das Mesenchym vor und entwickelt sich zu einem langen epithelialen Schlauch, auf dessen Oberfläche, besonders am freien Ende, sich Zellen flächenförmig auflagern, die aus dem freien Bläschenende auswandern (Taf. 13 Fig. 9). Diese Zellen erwähnt auch DOHRN (1904), er konnte aber ihre Herkunft nicht feststellen. Der Obliquus vereinigt wahrscheinlich zwei Muskelanlagen in sich. Dafür spricht die mehrfach beobachtete Andeutung einer Gabelung des distalen Muskelendes (Taf. 12 Fig. 18). Auch ZIEGLER (1908) und BROHMER (1909) erwähnen eine Gabelung der Obliquusspitze bei *Chlamydoselachus*, deuten die beiden Spitzen aber fälschlich als Anlagen des Obliquus und Rectus inf. Für die Composition des Muskels aus zwei Anlagen spricht auch der Umstand, dass der zugehörige Nerv sich stets in zwei Hauptäste theilt. — Der Rectus inferior entwickelt sich aus der Seitenwand der frontal-ventralen Kopfhöhlenpartie, die durch den Bulbus schalenförmig eingedrückt wird; infolge dessen schiebt sich die frontal-ventrale Spitze der Prämandibularhöhle taschenförmig laterad-frontad vor. An der Bil-

dung des Muskels theilhaftig sich aber im Wesentlichen die Lateralfläche der Tasche. Die beiden Muskeln der dorsalen Muskelgruppe zeigen ebenfalls taschenförmige Anlagen, insofern sich die dorso-laterale Kante der Kopfhöhle laterad vorschiebt, während deren Seitenfläche durch den Bulbus eingedrückt wird. An der Bildung der beiden Muskeln nimmt sicher auch die Dorsalfläche der Prämandibularhöhle und zwar auch in ihren medialen Partien theil, und es ist deshalb zu vermuthen, dass diese beiden Muskeln Myotomelemente enthalten. An dem Rectus sup. ist die gleiche Erscheinung zu beobachten wie an der Spitze des Obliquusblächens, nur dass am Rectus die Zellen aus der Lateralfläche und nicht aus der Spitze auswandern. (Über die an den Abzweigungstellen der einzelnen Muskelnerven liegenden Ganglien s. oben p 410 den Absatz über distale Ganglien.)

Ich habe hier noch einige Äste des distalen Oculomotorius zu erwähnen, die zwar nur in einzelnen Fällen gefunden wurden, trotzdem aber wohl allgemeinere Bedeutung haben. Taf. 14 Fig. 2 zeigt einen laterad in das Mesenchym verlaufenden Seitenzweig des Rectus inf.-Astes, der vermuthlich als sensibler Nerv anzusprechen ist. Weiter ist eine specielle Ausgestaltung eines Theiles der zum Rectus inf. gehenden Fasern zu erwähnen, wie ich sie zweimal in identischer Ausbildung bei zwei Embryonen von *Mustelus laevis*, beide Male allerdings nur auf einer Körperseite aufgefunden habe; das starke Faserbündel verläuft mediad bis an das Infundibulum (Taf. 14 Fig. 27), wo es nicht weiter zu verfolgen ist. Da in den Nerven ein kleines Ganglion vom Typus der distalen Ganglien eingeschaltet ist, so ist er vermuthlich als sympathischer Nerv anzusehen; sein Endgebiet wird in den Wandungen der zahlreichen, das Infundibulum umgebenden Gefäßschlingen liegen. In verschiedenen Fällen konnte ich auch Beziehungen des Oculomotorius zur Mandibularhöhle feststellen (vergl. Taf. 14 Fig. 26).

Die Resultate meiner Arbeit, die sich, wie es bei einem so eingehend durchforschten Gebiet natürlich ist, zum Theil an die Arbeiten anderer Autoren eng anschließen, will ich noch einmal kurz zusammenfassen. Das Ggl. mesocephalicum und der Oculomotorius gehören demselben Metamer, oder wenn man das Mittelhirn als aus zwei Neuromeren und die Prämandibularhöhle aus zwei segmentalen Mesodermabschnitten componirt annimmt, den gleichen Metameren an. Die Zugehörigkeit der beiden Nervensysteme zu einander lässt sich einmal dadurch beweisen, dass die Ganglienleistelemente des Gan-

glions und die Neuroblasten des Oculomotorius aus dem gleichen Hirnabschnitt, dem Mittelhirn, stammen; ein weiterer Beweis ist der Umstand, dass der Oculomotorius bei seinem Auswachsen stets zu dem Ganglion in Beziehung tritt, auch wenn dieses von dem motorischen Endgebiet des Oculomotorius weit abgerückt ist. Ferner konnte nachgewiesen werden, dass von dem Ganglion aus wenigstens einige sensible Wurzelfasern durch den Oculomotorius in das Mittelhirn einwachsen, und dass das sympathische System des distalen Oculomotorius von dem Ggl. mesocephalicum abgespalten wird. Ich glaube demnach, dass die Frage nach der primären Zusammengehörigkeit dieser beiden Systeme zu bejahen ist. Das Ganglion enthält in seiner Anlage sämtliche für ein segmentales Ganglion wesentlichen Bestandtheile, die aber zu einem einheitlichen Ganglionkörper verschmelzen: beide centrogenen Ganglienleisten, die laterale Leiste und die mediale Spinalganglienleiste, sind vorhanden und beide Leisten betheiligen sich an der Anlage. Wie jedes vollständige Kopfganglion legt sich das laterale centrogene Ganglion (im vorliegenden Fall der durch die Verschmelzung des lateralen und medialen Ganglions gebildete Ganglionkörper) an das Ectoderm; an der Contactstelle bildet sich eine Placode (dorso-laterale Placode), von der aus sich das Ganglion laterale abspaltet und als dermatogenes Ganglion an das centrogene anschließt. Die Placode gestaltet sich zu einem typischen Sinnesorgan aus, das aber im vorliegenden Fall ebenso wie der zugehörige Nerv degenerirt. Die für ein segmentales Kopfganglion charakteristische epibranchiale Placode ist, bei den Torpediniden und Rajiden wenigstens, vermuthlich in der epibranchialen Placode des Trigemini enthalten. Ich komme nun zu der viel umstrittenen Frage: ist der motorische Oculomotorius als Seitenhornnerv oder als ventrale Wurzel aufzufassen? Die nicht vollständig aufgeklärte Gliederung des zu dem Oculomotorius gehörenden Mesodermabschnittes, der Prämandibularhöhle, gestattet nicht, die Natur des Nerven nach seinem Innervationsgebiet zu bestimmen. Wir sind auf andere Indicien zur Classifizierung des Nerven angewiesen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die erste Oculomotoriusanlage in der gleichen Weise erfolgt wie die Anlage einer ventralen Wurzel: nackte Neuroblastenfortsätze verlassen das Neuralrohr, schließen sich außerhalb des Neuralrohrs zu einem nackten Faserstamm zusammen, der bis zu dem zugehörigen segmentalen Ganglion wächst und von hier aus seine Scheidenzellen erhält. In den Nerven treten auch centrale Neuroblasten aus. Von dem Ganglion aus wan-

dern an den distalen Nervenabschnitt außer Scheidenzellen auch die Neuroblasten der sympathischen Ganglien, die mit ihrem Mutterganglion durch einen Ramus communicans in Verbindung bleiben. Das sind die für eine ventrale Wurzel charakteristischen Entwickelungserscheinungen. Auf der anderen Seite finden sich aber zahlreiche Anzeichen dafür, dass mit diesen ventralen Wurzelementen auch Seitenhornelemente vereinigt sind. Darauf lassen die engen Beziehungen schließen, die der Nerv mit dem Mesocephalicum eingeht: ich konnte einen Fall beschreiben, in dem der Oculomotorius durch die Masse des Ganglions hindurchtritt; in anderen Fällen geht er sehr innige Beziehungen zu dem Placodenstrang ein. Und weiter sprechen die verschiedenen Fälle von Anlagen sensibler Wurzeln und die Angliederung der kleinen Placodenganglien an den Nerven dafür, dass in dem Oculomotorius sensible Elemente enthalten sind, dass der Nerv demnach auch ein gemischter Seitenhornnerv ist. Dieser Annahme scheint die Position der centralen Neuroblasten zu widersprechen, die dem Kern einer ventralen Wurzel entspricht. Aber, um eine Vermuthung DOHRN's wieder auszusprechen: ist es nicht denkbar, dass sich der laterale und ventrale Kern zu einem einheitlichen Kern vereinigt haben? Oder ist die Trennung eines einheitlichen ventralen Kerns in einen lateralen und ventralen Kern in der Kopfgregion eine secundäre Erscheinung? Die Antwort auf diese Fragen wird erst eine Bearbeitung der Entwicklung der centralen Neuroblastensysteme mit den specifischen Fibrillenmethoden geben können. Steht man auf dem Standpunkt der alten Theorie BALFOUR's, dass sensible Wurzeln mit den motorischen ursprünglich vereint waren, so würde das Verhalten der Oculomotoriuswurzeln als ursprünglich anzusehen sein. Ich persönlich halte aber die Vereinigung der beiden Wurzeln für secundär.

Das primär mit seinen sensiblen und motorischen Wurzeln segmental angeordnete Mesocephalicum-Oculomotoriussystem wird secundär in die sensiblen und motorischen Elemente zerlegt, wobei die motorischen Neuronen des Oculomotorius die centralen Beziehungen beibehielten, während die sensiblen Neuronen des Ggl. mesocephalicum eine neue Wurzel erhielten. Bei den Selachiern wurde diese Wurzelbildung dadurch eingeleitet, dass sich zwischen den einzelnen Vorderkopfganglien (Trigeminus, Trochlearis, Mesocephalicum [Oculomotorius] und den noch weiter frontal angelegten Ganglien) eine Commissur ausbildete, die allmählich den Charakter einer Wurzel annahm, während in gleichem Maße die segmentalen sensiblen

Wurzelfasern degenerirten. Andeutungen dieser primären sensiblen Wurzeln finden sich bei dem Oculomotorius ebenso wie bei dem Trochlearis. Die von FRORIEP und neuerdings sehr eingehend von DOHRN behandelten Trochlearisganglien der Torpediniden sind sehr deutliche Beweise für die Deutung des Trochlearis als eines vollständigen segmentalen Nerven. Bei den Squaliden sind dagegen die sensiblen Trochleariselemente ebenso wie die sensiblen Oculomotorius-elemente (d. h. das Ggl. mesocephalicum) in die Commissur aufgenommen und erscheinen später in ihrer Ausgestaltung zum Ophthalmicus minor ebenso als Nerv des Ggl. Gasseri wie der Ophthalmicus profundus, der die sensiblen Fasern des Ggl. mesocephalicum und der ursprünglich frontal von diesem Ganglion liegenden Ganglien repräsentirt. DOHRN's Trochlearisarbeit hat auch sehr wahrscheinlich gemacht, dass der Trochlearis die Reste von zwei vollständigen segmentalen Nerven in sich vereinigt; für den Oculomotorius lässt sich das Gleiche vermuthen. Und wenn man dann weiter die complicirte Structur des Trigeminalganglions und die Composition der entsprechenden Mesodermsegmente (III. Kopfhöhle und Mandibularhöhle) berücksichtigt, so scheinen Zweifel daran ausgeschlossen zu sein, dass die Segmentation des Selachiervorderkopfes nur ein unvollständiges, reducirtes Bild der ursprünglichen Segmentation des Vorderkopfes gibt. Leider versuchen in neuester Zeit zwei Autoren, die bis jetzt bekannten Thatsachen über die ursprüngliche Segmentation des Wirbelthierkopfes für ein sehr einfaches Schema zu verwerthen. ZIEGLER (1908) und sein Schüler BROHMER (1909) suchen zu beweisen, dass im Vorderkopf nur drei Segmente existiren: Mesocephalicum-Prämandibularhöhle, Trigemini-Mandibularhöhle, Facialis + Acusticus-Hyoidhöhle. Die Art der Beweisführung der beiden Autoren ist aber durchaus nicht einwandfrei. Was die Nervenmetamerie betrifft, so ist zunächst ein Satz ZIEGLER's zu beanstanden (p 674): »Da ich die Augenmuskeln für relativ junge Muskeln halte, welche nicht direct aus segmentalen Muskeln hervorgingen, so meine ich, dass man die Innervirung der Augenmuskeln nicht zu phylogenetischen Schlüssen brauchen kann.« Auch wenn man zugeben wollte, dass die Augenmuskeln nicht direct aus segmentalen Muskeln hervorgingen (ZIEGLER gibt nicht an, warum er die Augenmuskeln für »relativ junge« Muskeln hält), so wäre damit durchaus noch kein Urtheil über die Verwerthbarkeit der Innervation der Augenmuskulatur für phylogenetische Schlüsse gesprochen. Denn secundäre Verschiebungen und Veränderungen der Mesodermsegmente



bedingen zwar Verschiebungen und Veränderungen im peripheren Abschnitt des entsprechenden motorischen Nerven, die centralen Verhältnisse brauchen aber durchaus nicht dadurch berührt zu werden. Gerade die motorischen Augenmuskelnerven scheinen in ihren Beziehungen zu den Neuromeren sehr conservativ zu sein, trotz aller peripheren Verschiebungen ihrer Muskeln, die zum Theil, wie bei den beiden Obliqui, sehr beträchtlich sind. Und deshalb ergeben die Augenmuskelnerven ein außerordentlich werthvolles Material für das Studium der ursprünglichen Metamerie. Oder mit Hülfe von welchen Indicien hat ZIEGLER festgestellt, dass die Prämandibularhöhle und das Ggl. mesocephalicum in ein Metamer gehören, wenn er den Oculomotorius nicht dazu brauchen kann? Man kann wohl die Zugehörigkeit des Ggl. mesocephalicum zu dem Mittelhirn durch den Nachweis der Abstammung des Ganglions von dem Mittelhirn beweisen; dass aber auch die Prämandibularhöhle als Mesodermabschnitt in das gleiche Metamer gehört, lässt sich nur durch seine Innervation durch den Oculomotorius beweisen. Dass secundär aus diesem Mesodermabschnitt Augenmuskeln entstehen und der Oculomotorius dadurch zu der nach ZIEGLER's Ansicht für phylogenetische Schlüsse werthlosen Würde eines Augenmuskelnerven gelangt, hat meines Erachtens auf die Erkenntnis der ursprünglichen Metamerieverhältnisse durchaus keinen nachtheiligen Einfluss. Das Gleiche gilt für den Trochlearis, der allerdings ZIEGLER am wenigsten in sein Schema zu passen scheint; denn der Autor übergeht DOHRN's Trochlearisarbeit, die auf Grund von sehr großem und vielseitigem Selachiermaterial die metamere Bedeutung des Trochlearis nachweist, vollständig mit Stillschweigen. Und ebenso findet der Abducens, dessen Innervationsgebiet und Bedeutung für die Erkenntnis der Metamerie ebenfalls von DOHRN eingehend behandelt wurde, in ZIEGLER's Schema als Augenmuskelnerv keine besondere Würdigung.

Weiter ist meines Erachtens die Methode, mit der ZIEGLER und BROHMER die Mesodermmetameren behandeln, nicht einwandfrei; sie besteht darin, alle Mesodermabschnitte, die nicht in das gewählte Schema passen, als Microcölen zu bezeichnen und als bedeutungslose Mesodermdivertikel unberücksichtigt zu lassen. Dass sich Microcölen (»Dieser Ausdruck soll solche Hohlräume im Mesoderm bezeichnen, welche man nicht als Ursegmenthöhlen auffasst« ZIEGLER p 661) im Kopfmesoderm bilden können, wird niemand, der die Kopfmesodermentwicklung kennt, bestreiten; es handelt sich dann aber nur um Höhlenbildungen, die an nicht prädeterminirten

Stellen in der Mesodermmasse auftreten. Wenn aber ein Mesodermabschnitt, wie die anterior head cavity, bei vielen Formen an bestimmter Stelle mit eigenen epithelialen Wandungen auftritt, so muss man ihn bei der Beurtheilung der Kopfmetamerie berücksichtigen, auch wenn ein zugehöriger motorischer Nerv fehlt; denn auch nach BROHMER's<sup>1)</sup> Ansicht können motorische Wurzeln verschwinden, die entsprechenden Urwirbel aber erhalten bleiben. Dafür, dass ein entsprechendes sensibles Nervensystem angelegt wird, liegen ja zahlreiche Anzeichen vor. Ich erinnere an die Nervenanlagen, die sich frontal von dem Mesocephalicum an dem Ophthalmicus prof. anlegen und denen in einzelnen Fällen eine gangliöse Anschwellung dieses Nerven selbst entspricht. (Dass diese Anlagen nur in einzelnen Fällen bis zu einem merkbaren Entwicklungsstadium gelangen, setzt ihren Werth für phylogenetische Erwägungen durchaus nicht herab; das Gleiche gilt auch für das unregelmäßige Auftreten der anterior head cavity, was aber von ZIEGLER und BROHMER in entgegengesetztem Sinne verwerthet wird.) Weiter deuten die kleinen Placoden bei den Scylliiden darauf hin, dass auch ein dermatogenes Nervensystem frontal von der Mesocephalicumplacode existirte, und schließlich ist vielleicht auch der Thalamicus als rudimentäre Nervenanlage aufzufassen. Es finden sich also vielerlei Anzeichen dafür, dass frontal von der Prämandibularhöhle ein vollständiges Metamer existirte; die anterior head cavity darf in einem Kopfschema deshalb nicht unberücksichtigt bleiben.

Auch die Auffassung, dass die Mandibular- und Hyoidhöhle nur je einem metameren Mesodermabschnitt entspricht, ist nicht richtig. Die Polymerie der beiden Kopfhöhlen wird durchaus nicht nur aus den verschiedenen Höhlenbildungen dieser Mesodermabschnitte erschlossen, sondern auch auf Grund der sehr starken Anzeichen für eine Composition der entsprechenden Nerven, Trochlearis und Abducens, aus mehreren metameren Einheiten. Und wenn BROHMER (p 39: »Wenn man eine ursprüngliche Gliederung des Wirbelthierkopfes annehmen will, so muss man zu jedem Mesodermsegment einen Nerven zuordnen können. Diesen vergleichend-anatomischen Gesichtspunkt läßt DOHRN vollständig außer acht.«) DOHRN vorwirft, dass er die Innervation der Mesodermabschnitte nicht berücksichtige,

---

1) BROHMER schreibt über die metotischen Urwirbel bei *Spinax*-Embryonen: »Bei dem ersten Segment war allerdings keine Nervenanlage vorhanden; man muss annehmen, dass sie im Laufe der Phylogenie bereits vollständig geschwunden ist.«

so kann man nur annehmen, dass BROHMER die Arbeiten DOHRN's, in denen dieser Autor gerade für die Polymerie des Trochlearis und Abducens wichtiges Beweismaterial bringt, nur sehr oberflächlich kennt. Weiter ist ZIEGLER und BROHMER der Vorwurf zu machen, dass sie die ursprüngliche Gliederung des centralen Nervensystems überhaupt nicht berücksichtigen, was verständlich ist, da die Neuromeren durchaus nicht in das einfache ZIEGLERSche Schema passen, während sie andererseits eine werthvolle Bestätigung für die durch das Studium der Mesodermgliederung und des peripheren Nervensystems gewonnene Auffassung von der ursprünglichen Metamerie ergeben. Ich glaube deshalb, dass ZIEGLER's Schema zu verwerfen ist, da alle bekannten Facta dagegen sprechen.

BROHMER hat *Chlamydoselachus* in den Vordergrund seiner Untersuchungen gestellt, »weil gerade dieser Hai am geeignetsten erscheint, uns Aufschlüsse über die Phylogenie der Wirbelthiere und besonders über die Kopffrage zu geben«. Ein Gesetz, nach dem Alles, was sogenannte primitive Formen in ihrer Embryonalentwicklung zeigen, primitiv ist, ist aber durchaus noch nicht bewiesen; denn wie stark abgeänderte Formen in ihrer Entwicklung sehr primitive Züge zeigen können (z. B. die Torpediniden in der Trochlearisentwicklung), so können sogenannte primitive Formen sehr vereinfachte Entwicklungsvorgänge zeigen (z. B. *Chlamydoselachus* und *Heptanchus* in der Gliederung des Vorderkopfmesoderms). Aus diesem Grunde ist es verfehlt, dem *Chlamydoselachus*-Material a priori eine besondere Beweiskraft in phylogenetischen Fragen zuzusprechen. Zu BROHMER's Entschuldigung kann man anführen, dass seine Anschauung leider von vielen Autoren getheilt wird.

Zum Schluss will ich noch einige histogenetische Fragen streifen. Oben erwähnte ich, dass Nervenanlagen, die bis zu einem bestimmten Stadium, aber noch vor Bildung der Nervenfasern, sich entwickelt haben, unter histolytischen Erscheinungen degeneriren und nicht als Mesectoderm Verwendung finden. Diese Beobachtung gibt mir den Anlass, mich auch zu der Mesectodermfrage zu äußern. Für die Selachier ist von DOHRN (1902) in sehr eingehender Weise die Betheiligung der Ganglienleiste des Kopfes an dem Aufbau des Stützgewebes der Kiemenbögen verfolgt worden; DOHRN konnte die früheren Angaben von KASTSCHENKO (1888), GORONOWITSCH (1893) und Miss PLATT (1894) bestätigen und ergänzen, während die Ansichten dieser Autoren durch BUCHS (1902) bekämpft wurden. Nach DOHRN hat dann BRAUER (1904) für Gymnophionen, BOEKE (1904) für

Teleostier und BRACHET (1907) für Amphibien die Betheiligung der Ganglienleiste am Aufbau des Kopfmesoderms bestätigt. Neuerdings ist nun GREIL (1908) als Gegner der Mesectodermtheorie aufgetreten. Der Verf. untersucht die Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Ceratodus forsteri*, zieht aber zum Vergleich auch Amphibien und Selachier heran. Aus diesem Grunde will ich näher auf seine Ausführungen, soweit sie die Vorderkopfganglienleiste betreffen, eingehen. GREIL ist der Ansicht, dass bei den Selachiern die Vorderkopfganglienleiste durchaus nicht den Umfang annimmt, wie ihn die verschiedenen Autoren, von denen er speciell NEAL (1898) anführt, angeben<sup>1)</sup>, dass vielmehr freie Mesodermzellen, die sich von den Kopfhöhlen ablösen, sich sehr frühzeitig an die Ganglienanlage herandrängen und dadurch über deren wirklichen Umfang hinwegtäuschen. Ich habe DOHRN's<sup>2)</sup> Angaben über die Vorderkopfganglienleiste nichts Neues hinzuzufügen. Die Verhältnisse liegen bei den Selachiern so klar, dass eine Täuschung durch »freie« Mesodermzellen vollständig ausgeschlossen ist. Auch liegt die peribulbäre Ganglienleiste schon in großer Ausdehnung vor, ehe von den Kopfhöhlen (in Frage kämen nur die Prämandibularhöhle und die PLATTSche Höhle) freie Mesodermzellen sich loslösen. Für eine Degeneration der mächtigen Gewebeplatte (abgesehen von einigen wenigen Nervenanlagen) liegen keine Anhaltspunkte vor, man kann vielmehr Schritt für Schritt verfolgen, wie sich die Mesectodermzellen, nachdem sich der Ophthalmicus prof. differenziert hat, noch stark vermehren und schalenförmig um das Auge und ebenso um die Nasenanlage legen. In günstigen Fällen ist die Gewebesohle deutlich gegen das mesodermale Mesenchym abgesetzt, theils durch dichtere Gruppierung ihrer Zellen, theils durch differentes Verhalten den Farbstoffen gegenüber. Soweit ich bis jetzt habe feststellen können, entsteht die gesammte

1) Verf. schreibt p 738 über diese Angaben: »Darauf [sc. Verwechslung mit freien Mesodermzellen] ist es wohl zurückzuführen, dass man in der Literatur die Nervenanlagen oft in einer Ausdehnung abgebildet findet, die den tatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht. So ist beispielsweise in den Abbildungen der Tafel 3 der NEAL'schen Arbeit (1898) der Trigemiusanlage in der Seitenansicht des Kopfes ein Areal zugewiesen, welches zum größten Theile von freien Mesodermzellen eingenommen wird. Über die ganze Umgebung der Augenblase an der ganzen Außenseite des Mandibularbogens soll sich die Trigemiusanlage ausbreiten!«

2) GREIL berücksichtigt DOHRN's Mesectodermarbeit überhaupt nicht; das ist etwas auffällig, da BRAUER, auf dessen Ausführungen GREIL eingeht, besonders betont, dass seine Untersuchungen nur eine Bestätigung von DOHRN's Angaben darstellen.



Sclera aus Mesectoderm, vermuthlich auch die Nasenkapsel. GREIL's Selachiermaterial ist offenbar für die Feststellung dieser Verhältnisse ungenügend gewesen. Was die Betheiligung freier Mesodermzellen an diesen Structures bei *Ceratodus* betrifft, so will ich nur auf GREIL's Taf. 45 + 46 und die beigefügte Pause verweisen, auf der die Vertheilung der freien Mesodermzellen für die einzelnen Stadien angegeben ist. Vergleicht man nun z. B. in der Fig. 11 und 5 die Masse des Ggl. maxillomandibulare + Ggl. ophthalmicum (= mesocephalicum), so springt sofort in die Augen, dass die Masse der Ganglien im älteren Stadium der Fig. 11 bedeutend geringer ist als die des jüngeren Stadiums der Fig. 5. Im umgekehrten Verhältnis steht dagegen die Zahl der freien Mesodermzellen in der gleichen Kopfregion: in dem jungen Stadium nehmen die Zellen nur einen geringen Flächenraum ein, der in seiner Ausdehnung in der Sagittalebene fast genau mit der Längsausdehnung der beiden Ganglien übereinstimmt, während sie im älteren Stadium frontad über das Auge greift. Der Verdacht liegt sehr nahe, dass die Zunahme der »freien Mesodermzellen« auf Kosten der Masse der Ganglien erfolgt ist. Und vergleicht man GREIL's Fig. 15 mit meiner Fig. 1 auf Taf. 12 von *Torpedo ocellata*, so ist die Übereinstimmung der Verbreitung der freien Mesodermzellen mit der Vertheilung der Ganglienleiste unverkennbar. Ich habe die Überzeugung, dass bei einer Nachprüfung der Ganglienleistenentwicklung von *Ceratodus* sich herausstellen wird, dass die freien Mesodermzellen GREIL's zum größten Theil Ganglienleistenabkömmlinge sind. Auch für eine zweite Frage würde diese Feststellung von großer Bedeutung sein. Sieht man die Textfiguren GREIL's auf den angeblichen Entstehungsort der fraglichen Mesodermzellen hin an, so kann man erkennen, dass diese Zellen zum Theil in den Winkel zwischen dem compacten Mesoderm und dem Hirn eingeklemmt liegen. Lässt sich ihre Ganglienzellennatur nachweisen, dann wären die Bilder so zu deuten, dass ein Theil der Kopfganglienleiste zwischen Urwirbel und Hirn eindringe, und damit wäre dann auch für *Ceratodus* die Anlage einer medialen centrogenen Ganglienleiste (Spinalganglienleiste) nachgewiesen.

Einige andere histogenetische Fragen will ich nur streifen. Der langjährige Streit über die Entwicklung der Nervenfasern ist ja nun beigelegt, da experimentelle wie entwicklungsgeschichtliche Arbeiten die Entstehung der Nervenfasern als Neuroblastenausläufer endgültig bewiesen haben. Der Oculomotorius ist für die Untersuchung der Entwicklung nach dieser Richtung hin nur in seinem



ersten Stadium günstig. Hier konnte ich die Angaben der ersten Untersucher bestätigen, dass die einzelnen Fasern Ausläufer centraler Neuroblasten sind. Verschiedene Bilder, die die ausgetretenen Neuroblastenfortsätze zeigen (vergl. *Scyll. cat.* Taf. 15 Fig. 2), scheinen die Beobachtungen HARRISON'S (1907) bei *Rana*-Embryonen zu bestätigen, dass die ersten Faseranlagen amöboid sind. Wachstumskeulen im Sinne RAMON'S habe ich nie beobachten können, und ich bin überzeugt, dass diese Structures, die sich nur bei Anwendung von bestimmten für feinere histologische Structures (abgesehen von den Neurofibrillen) verhängnisvollen Methoden zeigen, Kunstproducte sind. — Der motorische Oculomotorius durchläuft in seinem proximalen Theil vier verschiedene Entwicklungsstadien: 1) Die nackten Ausläufer der centralen Neuroblasten wachsen nackt bis zum Ggl. mesocephalicum; 2) Von dem Ggl. mesocephalicum wandern Neurocyten an dem Faserstämmchen centrad (vergl. *Torpedo oc.* Taf. 13 Fig. 3); sie liegen auf und zwischen den Fasern und umspinnen diese besonders im Wurzelgebiet mit plasmatischen groben Netzen (vergl. *Scyllium catulus* Taf. 16 Fig. 11); 3) Die Neurocyten ordnen sich sämmtlich an der Nervenoberfläche an; der Nerv bildet in diesem Stadium eine centrale Fasermasse mit einer zelligen Hülle (vergl. den Anschnitt des *Oculomotorius* Taf. 15 Fig. 8); 4) Die Neurocyten wandern wieder in die centrale Fasermasse ein und gehen zur Scheidenbildung über. Bei dem distalen Oculomotorius scheint das erste Stadium zu fehlen, da die Fasern gleichzeitig mit den Neurocyten vorwachsen. Das Ggl. mesocephalicum spielt bei den Selachiern für den Oculomotorius die gleiche Rolle wie die Zellen der Anlage des Ophthalmicus minor für den Trochlearis und im Rumpf das Spinalganglion für die ventrale zugehörige Wurzel.

Gegen das Bestehen primärer Bahnen habe ich mich schon oben im Anschluss an DOHRN ausgesprochen. Die wandernden Placoden bei *Scyllium*, die stets auf den Oculomotorius zu wandern, trotzdem ihr Ursprungsgebiet nie in directer Verbindung mit dem Nerven stand, finden offenbar ohne primäre Bahnen ihr Endziel; oder man müsste annehmen, dass sich secundäre Bahnen, an denen die Placoden wandern, bilden. Damit wäre aber die Frage nur durch die neue Frage ersetzt: Wie kommen die secundären Bahnen zu Stande und was bewirkt ihre typische Anordnung?

---

## Verzeichnis der citirten Literatur.

- Allis, E. P. 1902.** The Lateral Sensory Canals, the Eye-Muscles, and the Peripheral Distribution of certain of the Cranial Nerves of *Mustelus laevis*. in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 45 p. 87—236 T. 10—12.
- Antonelli, A. 1890.** Contributo allo studio del significato morfologico e della struttura del ganglio ciliare. in: Giorn. Assoc. Nat. Med. Napoli Anno 1 p. 209—264 Taf.
- Apolant, H. 1896.** Über die sympathischen Ganglienzellen der Nager. in: Arch. Mikr. Anat. 47. Bd. p. 461—471 T. 23.
- Balfour, F. M. 1875.** On the Development of the Spinal Nerves in Elasmobranch Fishes. in: Phil. Transact. R. Soc. London Vol. 166 p. 175—195 T. 16—18.
- Beard, J. 1887.** The Ciliary or Motoroculiganglion and the Ganglion of the Ophthalmicus profundus in Sharks. in: Anat. Anz. 2. Bd. p. 565—575.
- Boeke, J. 1904.** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. 2. Die Segmentirung des Kopfesoderms, die Genese der Kopfhöhlen, das Mesectoderm der Ganglienleisten und die Entwicklung der Hypophyse bei den Muränoiden. in: Petrus Camper Jena Deel 3 p. 439—510 25 Figg. T. 8—10.
- Brachet, A. 1907.** Recherches sur l'ontogénèse de la tête chez les Amphibiens. in: Arch. Biol. Tome 23 p. 165—257 T. 6—8.
- Brauer, A. 1904.** Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. 4. Die Entwicklung der beiden Trigemini-Ganglien. in: Z. Jahrb. Suppl. 7 p. 381—408 7 Figg. T. 21, 22.
- Brohmer, P. 1909.** Der Kopf eines Embryos von *Chlamydoselachus* und die Segmentirung des Selachierkopfes. in: Jena. Zeit. Nat. 44. Bd. 52 pgg. T. 34—37.
- Buchs, G. 1902.** Über den Ursprung des Kopfskeletes bei *Necturus*. in: Morph. Jahrb. 29. Bd. p. 582—613 T. 26—28.
- Carpenter, F. W. 1906.** The Development of the Oculomotor Nerve, the Ciliary Ganglion, and the Abducent Nerve in the Chick. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Cambridge Vol. 48 p. 141—229 7 Taf.
- Chiarugi, G. 1897.** Contribuzioni allo studio dello sviluppo dei nervi encefali nei Mammiferi in confronto con altri Vertebrati. 4. Sviluppo dei nervi oculomotori e trigemini. in: Pubbl. Ist. Stud. Sup. Sez. Med. Chir. Firenze 99 pgg. 4 Taf.
- Dohrn, A. 1891.** Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 16. Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd. p. 1—40 T. 1—5.
- 1901. Idem 18—21. ibid. 15. Bd. p. 1—279 T. 1—15.

- Dohrn, A. 1902.** Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 22. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 15. Bd. p. 555—654 T. 24—30.
- **1904.** Idem 23. Die Mandibularhöhle der Selachier. 24. Die Prämandibularhöhle. *ibid.* 17. Bd. p. 1—294 T. 1—16.
- **1907.** Idem 25. Der Trochlearis. *ibid.* 18. Bd. p. 143—436 Figg. T. 10—22.
- D'Erechia, Flor. 1895.** Contributo allo studio della struttura e delle connessioni del ganglio ciliare. in: *Monitore Z. Ital.* Anno 5 p. 235—238, Anno 6 p. 157—164 T. 4.
- Froriep, A. 1885.** Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. in: *Verhandl. Anat. Ges.* 5. Vers. München p. 55—65 6 Figg.
- **1885.** Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus. und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. in: *Arch. Anat. Phys. Anat. Abth.* Jahrg. 1885 p. 1—55 T. 1, 2.
- **1901.** Über die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. *ibid.* Jahrg. 1901 p. 371—394 3 Figg. T. 17.
- **1907.** Über Entwicklung und Bau des autonomen Nervensystems. in: *Med. Nat. Arch.* Berlin u. Wien 1. Bd. p. 301—321.
- **1908.** Über die Elemente des peripherischen Nervensystems und ihre Entwicklung. 3 Vorlesungen, 28 pgg. Aus: *Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane.* 2. Bd. Leipzig.
- Gaskell, W. H. 1889.** On the relation between the structure, function, distribution and origin of the cranial nerves; together with a theory of the origin of the nervous system of Vertebrata. in: *Journ. Phys. Cambridge* Vol. 10 p. 153—211 3 Figg. T. 16—20.
- Gehuchten, A. van. 1892.** Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques Mammifères et chez l'Homme. in: *La Cellule* Tome 8 p. 81—95 Taf.
- Greil, A. 1898.** Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystemes von *Ceratodus forsteri*. 1. Theil: Gesamtentwicklung bis zum Beginn der Blutzirkulation. in: *Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena* 4. Bd. p. 661—934 T. 44—84.
- Goronowitsch, N. 1893.** Untersuchungen über die Entwicklung der sog. »Ganglienleisten« im Kopfe der Vögelebryonen. in: *Morph. Jahrb.* 20. Bd. p. 187—259. T. 8—11.
- **1898.** Untersuchungen über die erste Anlage der Kranialnerven bei *Salmo fario*. in: *Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou* Tome 16 p. 1—55 T. 1—3.
- Guthke, E. 1906.** Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von *Torpedo ocellata*. in: *Jena. Zeit. Nat.* 42. Bd. p. 1—60 7 Figg. T. 1—3.
- Harrison, R. G. 1907.** Observations on the living developing nerve fiber. in: *Amer. Journ. Anat.* Vol. 7 *Anat. Rec.* p. 116—118.
- His, W. 1868.** Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 237 pgg. 12 Taf.
- His, W. jun. 1891.** Die Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbelthieren. in: *Abh. Math. Phys. Cl. Sächs. Ges. Wiss.* 17. Bd. p. 1—74 18 Figg. T. 1—4.

- His, W. jun. und Romberg, E. 1890.** Beiträge zur Herzinnervation. in: Fortschr. Med. p. 374—380, 416—420.
- Hoffmann, C. K. 1886.** Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. in: Morph. Jahrb. 11. Bd. p. 176—219 1 Fig. T. 10—12.
- **1897.** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. *ibid.* 25. Bd. p. 250—304 9 Figg. T. 13. 14.
- **1899.** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. *ibid.* 27. Bd. p. 325—414 5 Figg. T. 14—18.
- Holtzmann, H. 1896.** Untersuchungen über Ciliarganglion und Ciliarnerven. in: Morph. Arb. 6. Bd. p. 114—142. T. 4 und 5.
- Kastschenko, N. 1888.** Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Vorläufige Mittheilung. in: Anat. Anz. 3. Jahrg. p. 445—467.
- Klinkhardt, W. 1905.** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier. in: Jena. Zeit. Nat. 40. Bd. p. 423—486 6 Figg. T. 14—16.
- Kohn, A. 1907.** Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems der Säugethiere. in: Arch. Mikr. Anat. 70. Bd. p. 266—317 3 Figg. T. 15—17.
- Koltzoff, N. K. 1902.** Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbelthierkopfes. in: Bull. Soc. Nat. Moscou Tome 15 p. 259—589. 3 Figg. T. 1—7.
- Krause, W. 1882.** Über die Doppelnatur des Ganglion ciliare. in: Morph. Jahrb. 7. Bd. p. 43—54 T. 5.
- Kupffer, C. v. 1890.** Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*. in: Arch. Mikr. Anat. 35. Bd. p. 469—558. T. 27—32.
- **1894.** Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 2. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von *Ammocoetes Planeri*. München u. Leipzig 79 pgg. 3 Figg. 7 Taf.
- **1895.** Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 3. Heft. Die Entwicklung der Kopfnerven von *Ammocoetes Planeri*. München 80 pgg. 48 Figg.
- Marshall, A. Milnes. 1878.** The Development of the Cranial Nerves in the Chick. in: Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 18 p. 10—40 T. 2, 3.
- **1881.** On the Head Cavities and Associated Nerves of Elasmobranchs. *ibid.* (2) Vol. 21 p. 72—97 T. 5, 6.
- Marshall, A. Milnes und Spencer, W. Baldwin. 1881.** Observations on the Cranial Nerves of *Scyllium*. *ibid.* p. 469—499 T. 27.
- Mitrophanow, P. 1893.** Étude embryogénique sur les Sélaciens. in: Arch. Z. Expér. (3) Tome 1 p. 161—220 T. 9—14.
- Neal, H. V. 1896.** A Summary of Studies on the Segmentation of the Nervous System in *Squalus acanthias*. A Preliminary Notice. in: Anat. Anz. 12. Bd. p. 377—391 6 Figg.
- **1898.** The Segmentation of the Nervous System in *Squalus acanthias*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 31 p. 147—294 Figg. 9 T.
- Ónodi, A. 1901.** Das Ganglion ciliare. in: Anat. Anz. 19. Bd. p. 118—124.
- Ostroumoff, A. 1889.** Über die Froriep'schen Ganglien bei Selachiern. in: Z. Anz. 12. Jahrg. p. 363—364.
- Peschel, M. 1893.** Über das Orbital-Nervensystem des Kaninchens mit specieller Berücksichtigung der Ciliarnerven. in: Arch. Ophthalm. 39. Bd. 2. Abth. p. 1—44 Figg. T. 1—3.

- Platt, Julia B. 1891.** A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head, based on a Study of *Acanthias vulgaris*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 5 p. 79—112 T. 4—6.
- **1894.** Ontogenetische Differenzierung des Ectoderms in *Necturus*. 1. Studie. in: Arch. Micr. Anat. 43. Bd. p. 911—966 T. 37—42.
- Retzius, Gust. 1894.** Über das Ganglion ciliare. in: Anat. Anz. 9. Bd. p. 633—637 2 Figg.
- **1895.** Ganglion ciliare. in: Biol. Unters. Retzius (2) 6. Bd. p. 37—40 T. 20.
- Schauinsland, H. 1903.** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbelthiere 1—3. 1: *Sphenodon*, *Callorhynchus*, *Chamaeleo*. in: Zoologica Stuttgart Heft 39. 168 pgg. 56. Taf.
- Schwalbe, G. 1879.** Das Ganglion oculomotorii. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Kopfnerven. in: Jena. Zeitschr. Nat. 13. Bd. p. 173—268 T. 12—14.
- Sedgwick, A. 1893.** Notes on Elasmobranch Development. in: Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 33 p. 559—586 T. 35.
- Weigner, K. 1901.** Bemerkungen zur Entwicklung des Ganglion acustico-faciale und des Ganglion semilunare. in: Anat. Anz. 19. Bd. p. 145—155 6 Figg.
- Wijhe, J. W. van. 1882.** Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. in: Natuurk. Verh. K. Akad. Amsterdam. 22. Bd. 50 pgg. 5 Taf.
- Ziegler, H. E. 1908.** Ein Embryo von *Chlamydoselachus anguineus* Garm. in: Anat. Anz. 33. Bd. p. 561—574 7 Figg.
- **1908.** Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbelthiere. in: Jena. Zeit. Nat. 43. Bd. p. 653—684 11 Figg. T. 23.

### Erklärung zu Taf. 12—16.

Alle nervösen Organe sind gelb getönt. In den schematischen Figuren sind die Ganglien dunkelgelb, die Faserzüge hellgelb gehalten, undifferenzierte Zellcomplexe (Neurocyten) haben mittleren Ton. — Die Ziffern im Anfang der Erklärungen zu den Figuren sind die entsprechenden Ziffern im Text.

#### Erklärung der Bezeichnungen.

<i>Aug</i>	= Auge.	<i>F</i>	= Fasern.
<i>Bulb. N</i>	= Bulbarnerv.	<i>Gef</i>	= Gefäß.
<i>Bulb. N. Anl</i>	= Bulbarnervenanlage.	<i>Gef. N</i>	= Gefäß-Nerv.
<i>Ch</i>	= Chorda.	<i>Ggl</i>	= Ganglion.
<i>Cil. Ggl. Z</i>	= Ciliar-Ganglienzellen.	<i>Ggl. cil</i>	= Ganglion ciliare.
<i>Diff. Plac. Z</i>	= differenzierte Placodenzellen.	<i>Ggl. cil. Anl</i>	= Anlage des Ggl. ciliare.
<i>Dist. Ggl</i>	= Distales Ganglion.	<i>Ggl. fac</i>	= Facialis-Ganglion.
<i>Dist. Ggl. Anl</i>	= Anlage des distalen Ganglions.	<i>Ggl. Gass</i>	= Ganglion Gasseri.
<i>Dist. Ocul</i>	= Distaler Oculomotorius.	<i>Ggl. L</i>	= Ganglionleiste.
<i>Ect</i>	= Ectoderm.	<i>Ggl. lat</i>	= Ganglion laterale.
<i>Ect. Einsenk</i>	= Ectoderm-Einsenkung.	<i>Ggl. L. Z</i>	= Ganglienleistenzellen.
		<i>Ggl. mesoc</i>	= Ganglion mesocephalicum.



*Ggl. trig* = Trigemini-Ganglion.  
*Ggl. Z* = Ganglienzellen.  
*H. Bod* = Hirnboden.  
*H. H* = Hinterhirn.  
*Hyp* = Hypophyse.  
*Inf* = Infundibulum.  
*Inf. N* = Infundibular-Nerv.  
*Kopfh. III* = III Kopfhöhle.  
*M. H* = Mittelhirn.  
*Mand. Bog* = Mandibularbogen.  
*Mand. II* = Mandibularhöhle.  
*Mesect* = Mesectoderm.  
*Mesench* = Mesenchym.  
*Mesoc. Anl* = Anlage des Ggl. mesocephalicum.  
*Mesoc. Ggl. L* = Mesocephalicum-Ganglienleiste.  
*Mesoc. Ggl. L. Z* = Mesocephalicum-Ganglienleistenzellen.  
*Mesoc. K* = Kern des Ggl. mesocephalicum.  
*Mesoc. K. Anl* = Mesocephalicum-Kern-Anlage.  
*Mesoc. Mant* = Mantel des mesocephalicum.  
*Mesoc. Plac* = Mesocephalicum - Placode.  
*Mesoc. R* = Mesocephalicum-Rest.  
*Mesoc. Trig. Comm* = Mesocephalicum-Trigeminus-Commissur.  
*Mesoc. W* = Mesocephalicum-Wurzel.  
*Mot. F* = Motorische Fasern.  
*N. Rud* = Rudimentäre Nerven.  
*Neurobl* = Neuroblasten.  
*Neurocyt* = Neurocyten.  
*Obl. inf* = Obliquus inferior.  
*Obl. inf. Anl* = Anlage des Obl. inf.  
*Obl. inf. N* = Nerv des Obliquus inf.  
*Obl. inf. N<sub>1</sub>* = } Äste des Obl. inf. N.  
*Obl. inf. N<sub>2</sub>* = }  
*Obl. inf. St* = Stiel des Obl. inf.  
*Obl. sup* = Obliquus superior.  
*Obl. sup. Anl* = Anlage des Obliquus sup.  
*Oculom* = Oculomotorius.  
*Oculom. F* = Oculomotorius-Fasern.  
*Ophth. maj* = Ophthalmicus major.

*Ophth. min* = Ophthalmicus minor.  
*Ophth. prof* = Ophthalmicus profundus.  
*Ophth. sup* = Ophthalmicus superficialis.  
*Orb* = Orbita.  
*Plac* = Placode.  
*Plac. Anl* = Placodenanlage.  
*Plac. Ggl* = Placodenganglion.  
*Plac. N* = Placodennerv.  
*Plac. R* = Placodenrest.  
*Plac. Str* = Placodenstrang.  
*Plac. Str. R* = Placodenstrang-Rest.  
*Plac. Z* = Placodenzellen.  
*Praem. H* = Prämandibularhöhle.  
*Prim. Trochl* = Primärer Trochlearis.  
*Prox. Ggl* = Proximales Ganglion.  
*Prox. Ocul* = Proximaler Oculomotorius.  
*Rad. brev* = Radix brevis.  
*Rad. long* = Radix longa.  
*Ram. comm* = Ramus communicans.  
*Rect. ext* = Rectus externus.  
*Rect. ext. Anl* = Anlage des Rectus externus.  
*Rect. inf* = Rectus inferior.  
*Rect. int* = Rectus internus.  
*Rect. sup* = Rectus superior.  
*Rect. ext. N* = }  
*Rect. inf. N* = } Nerven der vier  
*Rect. int. N* = } Recti.  
*Rect. sup. N* = }  
*Rect. sup. N. Anl* = Anlage des Nerven des Rect. sup.  
*Scl* = Sclera.  
*Sens. F* = Sensible Faser.  
*Sens. N* = Sensibler Nerv.  
*Sens. W* = Sensible Wurzel.  
*Sinn. Org* = Sinnesorgan.  
*Sinn. Org. R* = Rest des Sinnesorgans.  
*Spongiobl* = Spongioblast.  
*Symph. F* = Sympathische Fasern.  
*Symph. Ggl* = Sympathisches Ganglion.  
*Trig. Ggl. L* = Trigemini-Ganglienleiste.  
*Trochl* = Trochlearis.  
*Trochl. Ggl. L* = Trochlearis-Ganglienleiste.  
*V. H* = Vorderhirn.

Tafel 12.

*Torpedo ocellata.*

- Fig. 1. XXXVIII 25 I + II; 4 mm lang. Sagittalschnitte; etwa 30 ×. Projection der Ganglienleiste auf die Medianebene. Die Augenblase ist im Umriss angegeben. Die Pfeile geben die Richtung an, in der die Ganglienleistenzellen von dem Dach des Hirns herabwandern. Zu beachten ist, dass das Mittelhirn in den Lateralpartien frei von Ganglienleistenzellen bleibt. Die Erklärung dieser Erscheinung gibt Fig. 2. — s. p. 271, 372, 427.
- Fig. 2. XXXVIII 164 I 23; 4 mm lang; 30 ×. Der Querschnitt zeigt die Ausbuchtung des Mittelhirns, dessen Seitenwände direct an das Ectoderm stoßen und so die Ganglienleistenzellen zu den durch die beiden Pfeile frontal und caudal von der Mittelhirnausbuchtung bezeichneten Umwegen zwingen. — s. p. 271, 372.
- Fig. 3. XXXVIII 22 I 9–12; 6 mm lang. Sagittalschnitte; etwa 30 ×. Projection der Trigemino-Trochlearis-Mesocephalicunganglienleiste; in der letzteren die Anlage des Ggl. mesocephalicum, die mit der Placode durch indifferente Zellen in Beziehung steht. — s. p. 275, 373.
- Fig. 4. XXXIX 626 II + III; 7,5 mm lang. Sagittalschnitte; etwa 30 ×. Das Ggl. mesocephalicum steht durch einen gangliösen Strang mit der im Mandibularbogen liegenden Partie des Trigeminalganglions in Verbindung; eventuelle Verbindung mit der epibranchialen Trigemino-Placode(?). Vergl. Taf. 12 Fig. 29: Anlage des Ophthalmicus profundus. — s. p. 278, 393.
- Fig. 5. XXXVIII 28 I; 8 mm lang. Sagittalschnitte; etwa 30 ×. Anlage der Wurzel des Ggl. mesocephalicum. Scheidung der Ganglienleistenelemente in nervöse Zellcomplexe und Mesectoderm; rudimentäre Nervenanlage? — s. p. 280, 393, 394.
- Fig. 6. XL 969 II; 9 mm lang. Sagittalschnitte; etwa 30 ×. Die Mesocephalicumwurzel ist bis in die caudale Trigemino-wurzel vorgedrungen. Der gestrichelte Kreis im Ggl. mesocephalicum gibt die Stelle an, an der der Oculomotorius medial mit dem Ggl. mesocephalicum in Beziehung steht. — s. p. 286.
- Fig. 7. XL 720; 11 mm lang. Sagittalschnitte etwa 30 ×. Der distale Oculomotorius ist als breite Masse erkennbar, die dorsal von dem Obliquusbläschen die Anlage der beiden Obliquusäste zeigt. Die Verbindung mit der Placode ist durchgeschnitten gedacht. — s. p. 291, 406.
- Fig. 8. XXXIX 669; 15 mm lang. Sagittalschnitte; etwa 30 ×. Von dem Auge ist die in der Ophthalmicusschnittebene liegende Schnittebene angegeben. Ventral am Ggl. mesocephalicum ist ein Zellcomplex erkennbar, der die Verbindung mit dem distalen Oculomotorius vermittelt, außerdem die Anlage eines Bulbarnerven zeigt. Der Placodenstrang ist zu einem Nerven differenzirt, steht aber nicht mehr mit dem Ectoderm in Verbindung. — s. p. 297, 407, 411.
- Fig. 9. XXXIX 686 I; 16 mm lang. Sagittalschnitte; etwa 30 ×. Der ventrale Zellecomplex am Mesocephalicum ist kräftiger entwickelt als in Fig. 8 und gibt 3 Bulbarnerven ab. Die Trigemino-Mesocephalicum-Commissur erscheint verkürzt. Der Placodenstrang ist restlos verschwunden. — s. p. 298, 407, 411.

- Fig. 10. XL 660 I + II; 14 mm lang. Sagittalschnitte; 30  $\times$ . Auch der proximale Oculomotorius steht noch mit dem Ggl. mesocephalicum durch eine breite Zellbrücke in Verbindung. — s. p. 295, 407, 411.
- Fig. 11. XLI 339 I + II; 23–24 mm lang. Sagittalschnitte; 30  $\times$ . Die frontale Spitze des Ggl. mesocephalicum, der Ophthalmicus prof. und der Oculomotorius in ihren Beziehungen zu einander. Das kleine Ciliarganglion steht durch die Radix longa mit dem Ggl. mesocephalicum, durch die Radix brevis mit dem distalen Oculomotorius in Verbindung. Von den beiden Radices und von dem Ciliarganglion gehen Bulbarnerven ab. An der Spaltung des Obliquus-Astes ein distales Ganglion. — s. p. 302, 408.
- Fig. 12. XXXVIII 114 IV 2; 10 mm lang. Horizontalschnitte; etwa 30  $\times$ . Horizontalschnitt durch das linke Mesocephalicum, dessen undifferenzirter Zellmantel mit der Placode und dem Oculomotorius (distalem und proximalem) in Beziehung steht. — s. p. 291, 407.
- Fig. 13. XLI 132 IV + V; 16–17 mm lang. Horizontalschnitte; 95  $\times$ . Die frontale Spitze des Ggl. mesocephalicum ist an dem Übergang in den Ophthalmicus prof. quer getroffen; sie steht mit dem längsgeschnittenen distalen Oculomotorius durch eine mediale und ventrale Zellbrücke in Verbindung. Die Bulbarnerven gehen theils vom Zellmantel der Ganglionsspitze, theils vom ventralen Verbindungsstrang aus. — s. p. 299, 407, 411.
- Fig. 14, 15 und 16. XLI 284, I<sub>2</sub>, 283 III<sub>2</sub>, 283 I; 21 mm lang. Schrägquerschnitte; 95  $\times$ . Schnitte durch die frontale Spitze des Ggl. mesocephalicum, die die Anlage des Ggl. ciliare mit Bulbarnerven, die Radix longa und R. brevis zeigen. Der Rest des Placodenstranges ist zu einem Nerven differenzirt. — s. p. 301, 380, 408.
- Fig. 17. XXXIX 425 I<sub>3</sub>; 25 mm lang. Horizontalschnitt; 95  $\times$ . Zwischen dem Ciliarganglion und dem distalen Oculomotorius ist die mediale Verbindung erhalten geblieben (die ventrale Verbindung liegt in einem anderen Schnitt). — s. p. 303, 407.
- Fig. 18. XL 55 I 13; 13 mm lang. Schrägquerschnitt; 30  $\times$ . Etwas späteres Stadium wie das der Fig. 12. Die Placodenverbindung ist aufgelöst. Die Obliquus-Anlage zeigt eine Andeutung einer Gabelung. — s. p. 295, 407, 418.
- Fig. 19. XLI 447 II; 7 mm lang. Horizontalschnitte comb. Der Oculomotorius der linken Seite in seiner ersten Anlage; der der rechten ist etwas weiter entwickelt, hat aber das Mesocephalicum noch nicht erreicht. — s. p. 281.
- Fig. 20. XLI 439 III; 7 mm lang. Horizontalschnitte comb. Der Oculomotorius der linken Seite nur wenig weiter entwickelt als der rechte der Fig. 19; der linke Oculomotorius hat das Ggl. mesocephalicum erreicht, von dem aus Neurocyten an dem Nerven entlang wandern. Vergl. Taf. 13 Fig. 3. — s. p. 283.
- Fig. 21. XXXVIII 380 II 7; 8 mm lang. Sagittalschnitt, der die Position der Oculomotoriuswurzel zeigt; 30  $\times$ . — s. p. 282.
- Fig. 22. XXXVIII 108 II 6–8; 12 mm lang. Horizontalschnitt; Vergr. 30  $\times$ . Der Oculomotorius liegt der Medialfläche des Ggl. mesocephalicum dicht an und steht mit einem Zellcomplex an dessen Ventralfläche in Verbindung. — s. p. 295, 407, 411.

- Fig. 23. XL 10 II; 7 mm lang. Horizontalschnitt; 30  $\times$ . Die Verbindung zwischen Ggl. mesocephalicum und der zu einem Sinnesorgan ausgestalteten Placode als feiner Nerv erhalten (vergl. Taf. 13 Fig. 17). Erste Anlage des Oculomotoriusastes für den Rectus sup. — s. p. 293.
- Fig. 24. XLI 499 IV<sub>2</sub>; 10 mm lang. Horizontalschnitt; 500  $\times$ . An dem dünnen Oculomotoriusstämmchen liegen außer Neurocyten auch 2 Ganglienzellen. — s. p. 291, 393.
- Fig. 25. XXXVIII 58 IV<sub>2</sub>; 10 mm lang. Sagittalschnitt; 480  $\times$ . Wandernde Neurocyten sind an dem Oculomotoriusstamm von dem Mesocephalicum aus bis zu dem Punkt vorgedrungen, an dem sich die einzelnen Wurzelfasern zu dem gemeinsamen Stamm zusammenschließen. — s. p. 288, 400.
- Fig. 26. XLI 499 III<sub>17</sub>; 10 mm lang. Sagittalschnitt; 500  $\times$ . Austretende Neuroblasten neben Neurocyten. — s. p. 291, 403.
- Fig. 27. XLI 481 IV<sub>5</sub>; 9–10 mm lang. Horizontalschnitt; 480  $\times$ . An dem Oculomotoriusstämmchen haben sich unterhalb des Knickes die wandernden Neurocyten gestaut. — s. p. 289.
- Fig. 28. XLI 495 II<sub>1</sub>; 11 mm lang. Horizontalschnitt; 800  $\times$ . Am Oculomotorius, der dicht mit Neurocyten belegt ist, liegt eine multipolare Ganglienzelle. — s. p. 294, 403.
- Fig. 29. XXXIX 626 III<sub>5</sub>; 7,5 mm lang. Sagittalschnitt; 360  $\times$ . Detailbild zu Fig. 4; vergl. Erklärung zu Fig. 4. — s. p. 277.

## Tafel 13.

*Torpedo ocellata.*

- Fig. 1. XLI 463 I<sub>10</sub>; 7 mm lang. Horizontalschnitt; 480  $\times$ . Von dem Mantel des Ggl. mesocephalicum wandern Neurocyten centrad, motorische centrifugale Fasern fehlen aber. (Anlage sensibler Wurzeln?) — s. p. 284, 401, 403.
- Fig. 2. XLI 456 III<sub>3</sub>; 8–9 mm lang. Horizontalschnitt; 480  $\times$ . Das Oculomotoriusstämmchen ist auf die Medialseite des Ggl. mesocephalicum gerückt. — s. p. 285.
- Fig. 3. XLI 439 III<sub>15–17</sub>; 8 mm lang. Horizontalschnitte comb.; 480  $\times$ . An den motorischen Fasern, die von dem Mittelhirn peripherwärts wachsen, wandern Neurocyten von dem Mantel des Ggl. mesocephalicum aus entlang. — s. p. 283, 284, 399, 428.
- Fig. 4. XXXIX 563 II<sub>11</sub>; 8 mm lang. Horizontalschnitt; 480  $\times$ . Die nackten Ausläufer centraler Neuroblasten sind bis zu dem Ggl. mesocephalicum vorgedrungen, von dem aus Neurocyten sich zur Wanderung an den Fasern entlang aufrichten. — s. p. 282, 399, 400.
- Fig. 5. XXXVIII 137 IV<sub>4</sub>; 5 mm lang. Horizontalschnitt; 480  $\times$ . Die Placode steht durch Zellstränge mit der Ganglienleiste in Verbindung.
- Fig. 6. XXXVIII 103 IV<sub>3</sub>; 5 mm lang. Horizontalschnitt; 480  $\times$ . In der Mesocephalicum-Ganglienleiste ist die Anlage des Ggl. mesocephalicum erkennbar. — s. p. 277.
- Fig. 7. XXXVIII 118 II<sub>10</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitt; 360  $\times$ . Anlage des Obliquus inferior als bläschenförmige Ausstülpung der Prämandibularhöhle. Hierzu das Übersichtsbild der Fig. 8. — s. p. 288, 418.

- Fig. 8. XXXVIII 118 II<sub>10</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitt; 30 ×. Vergl. Fig. 7. — s. p. 288, 418.
- Fig. 9. XLI 481 IV<sub>8</sub>; 9–10 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Aus der Mitte des Obliquusbläschens wandern Zellen auf die Bläschenoberfläche. — s. p. 290, 418.
- Fig. 10, 11, 12. XXXVIII 212 II<sub>4</sub> (Fig. 10), II<sub>5</sub> (Fig. 11), II<sub>4</sub> (Fig. 12); 4 mm lang. Horizontalschnitte; 780 ×. Anlage der Mesocephalicum-Placode. Ectodermzellen runden sich ab, lösen sich aus dem Ectoderm-Zellverband und treten zwischen die Zellen der Mesocephalicumganglienleiste. Hierzu Übersichtsbild Fig. 13. — s. p. 273, 380.
- Fig. 13. XXXVIII 212 II<sub>4</sub>; 4 mm lang. Horizontalschnitt; 95 ×. Übersichtsbild zu Fig. 10–12. — s. p. 273.
- Fig. 14. XXXVIII 118 I<sub>4</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Eine kleine Placode ist durch einen Zipfel der Mandibularhöhle (Anlage des Obliquus sup.) von der Ganglienleiste getrennt, entwickelt sich aber weiter. Übersichtsbild dazu s. Fig. 23. — s. p. 279.
- Fig. 15. XXXVIII 124 IV<sub>13</sub>; 7 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Nebenplacode caudal hinter der Hauptplacode des Ggl. mesocephalicum. Vergl. Fig. 22. — s. p. 279.
- Fig. 16. XXXVIII 161 II<sub>1</sub>; 4–5 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Anlage der Mesocephalicumplacode. Die Mesocephalicumganglienleiste zeigt undeutlich eine Composition aus 2 Zellplatten. — s. p. 272.
- Fig. 17. XL 10 II<sub>10</sub>; 12 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Die Verbindung zwischen der zu einem Sinnesorgan ausgestalteten Placode und dem Ggl. mesocephalicum ist reducirt, aber zu einer Nervenfasern differenzirt. Vergl. das Übersichtsbild Taf. 12 Fig. 23. — s. p. 293, 387.
- Fig. 18. XLI 481 IV<sub>5</sub>; 9–10 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Die Placode ist zu einem Sinnesorgan differenzirt, zeigt aber schon Degenerationserscheinungen (histolytische Elemente). — s. p. 288.
- Fig. 19. XXXVIII 141 II<sub>12</sub>; 7 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Der Kern des Ggl. mesocephalicum ist fest durch compacte Zellmassen mit der Placode verbunden. — s. p. 278.
- Fig. 20. XXXVIII 141 II<sub>16</sub>; 7 mm lang. Horizontalschnitt (480 ×), der zeigt, dass zum mindesten ein großer Theil der in Fig. 19 abgebildeten Zellmasse, die das Ggl. mesocephalicum mit der Placode verbindet, aus der letzteren stammt. — s. p. 278.
- Fig. 21. XLI 499 IV<sub>12</sub>; 10 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Die Placode ist zu einer großen Platte entwickelt, unter deren dorsal-frontaler Partie ein Zellstrang liegt; dieser stammt vielleicht von der Ganglienleiste, während der größere Complex aus der Placode selbst stammt. — s. p. 290, 382, 386, 387.
- Fig. 22. XXXVIII 118 I<sub>2</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitt; 480 ×. Nebenplacode caudal von der Haupt-Mesocephalicum-Placode. Vergl. Fig. 15. — s. p. 279.
- Fig. 23. XXXVIII 118 I<sub>2+4</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitt; 35 ×. Übersichtsbild zu Fig. 22 und 14. — s. p. 280.
- Fig. 24. XLI 282 III<sub>2</sub>; 21 mm lang. Schrägquerschnitt; 95 ×. Erstes distales Oculomotorius-Ganglion, von dem aus ein Nerv an die Wandung eines benachbarten Gefäßes tritt. — s. p. 301, 411.



## Tafel 14.

- Fig. 1. *Torpedo ocellata*. XXXVIII 288 III<sub>7</sub>; 8 mm lang. Horizontalschnitt. Oculomotoriusfasern treten anormaler Weise an die frontale Spitze des Ggl. mesocephalicum und werden von hier aus mit Neurocyten versorgt. Ventral an der Ganglionspitze eine rudimentäre Nervenanlage. — s. p. 285, 400, 415.
- Fig. 2. *T. o.* XLI 10 I<sub>10</sub>; 7 mm lang. Horizontalschnitt; 95 ×. Sensibler(?) Ast des distalen Oculomotorius. — s. p. 293, 419.
- Fig. 3. *T. o.* XLI 108 I<sub>8</sub>; 14 mm lang. Horizontalschnitt; 95 ×. Anlage des Rectus sup. und seines Nerven. — s. p. 296, 373, 418.
- Fig. 4. *Mustelus laevis*. XXVIII 617 I; 5 mm lang. Sagittalschnitte comb. Die Vorderkopfganglienleiste in eine Ebene projicirt. — s. p. 309.
- Fig. 5. *M. l.* XXIX 961 VII<sub>13+14</sub>; 6 mm lang. Sagittalschnitte. In der Mesocephalicumganglienleiste ist die Anlage des Ggl. mesocephalicum erkennbar. — s. p. 311, 398.
- Fig. 6. *M. l.* XXIX 962 I; 7 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte; 95 ×. Anlage der Mesocephalicumwurzel und des Ophthalmicus prof. Die Placode ist durch zwei Zellstränge mit dem Ganglionmantel verbunden. — s. p. 312.
- Fig. 7. *M. l.* XXIX 974 III; 10 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte; 95 ×. Die Placode wölbt sich rinnenförmig ein, die Trigemino-Mesocephalicum-Commissur beginnt, sich zu verkürzen. Es sind 2 Placodenstränge erkennbar. — s. p. 315.
- Fig. 8. *M. l.* XXVIII 656 I + II; 13 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte; 95 ×. (Von dem Ophthalmicus profundus ist nur das Anfangstück wiedergegeben.) Der Körper des Ggl. mesocephalicum ist verkürzt, er steht mit der tief eingebuchteten Placode durch 2 Zellstränge und mit dem distalen Oculomotorius durch eine dünne Faserbahn in Verbindung. Der Obliquus inf. zeigt distal eine Gabelung. — s. p. 314, 316.
- Fig. 9. *M. l.* XXVIII 668 I + II; 14 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte; 95 ×. Wie Fig. 8. Caudal am distalen Oculomotorius ein Zellstreifen als Anlage der späteren distalen Ganglien erkennbar. — s. p. 317.
- Fig. 10. *M. l.* XXIX 969 III<sub>10</sub>; 8 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte; 95 ×. Ein Stadium, das dem Stadium der Fig. 6 entspricht, aber die erste Einwölbung der Placode andeutet. — s. p. 314.
- Fig. 11. *M. l.* XXIX 866; 18 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte; 95 ×. Die Verbindung mit dem Sinnesorgan ist unterbrochen, am Ectoderm ein kleiner Rest, am Ganglion ein langer Zellstrang erhalten. Das Ganglion ist durch 2 Faserstränge mit dem distalen Oculomotorius verbunden, an dem die Anlage der distalen Ganglien erkennbar ist. Die Hauptmasse des Ggl. mesocephalicum ist an den Trigemino angegliedert. Von der Ganglionspitze geht lateralwärts ein Bulbarnerv ab. — s. p. 318.
- Fig. 12. *M. l.* XXIX 812; 21 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte. Das Ggl. mesocephalicum ist ohne Commissur an den Trigemino angegliedert. Von der Ganglionspitze geht ventralwärts eine Faser Verbindung an den distalen Oculomotorius. Von dem Ophthalmicus aus geht aus einem kleinen Zellcomplex dorsalwärts der zu einem Nerven differenzierte Placodenstrangrest, lateralwärts ein Bulbarnerv ab. — s. p. 321, 409.

- Fig. 13. *M. l.* XXIX 857 III; 21—22 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte; 95  $\times$ . Wie Fig. 12, nur fehlt der Rest des Placodennerven vollständig, der Bulbarnerv zweigt sich als einfacher Seitenast vom Ophthalmicus prof. ab. Am distalen Oculomotorius sind die distalen Ganglien als lange Zellpolster ausgebildet. Übersichtsbild zu Fig. 14. — s. p. 322, 409.
- Fig. 14. *M. l.* XXIX 857 III<sub>2</sub>; 21,5 mm lang. Sagittalschnitt; 360  $\times$ . Längsschnitt durch das distale Ganglienpolster; motorische Fasern, Ganglienzellen mit ihren Fasern. — s. p. 310, 322, 409.
- Fig. 15. *M. l.* XXIX 917 I<sub>9</sub>; 22 mm lang. Querschnitt durch das distale Ganglion; 480  $\times$ . — s. p. 409.
- Fig. 16. *M. l.* XXIX a 339 IV<sub>9</sub>; 5,5 mm lang. Horizontalschnitt (450  $\times$ ) durch die Placode mit der darunter liegenden Mesocephalicumganglienleiste. Das Ganglion selbst ist nur durch compacte Anordnung der Zellen angedeutet. Hierzu Übersichtsbild Fig. 17. — s. p. 322.
- Fig. 17. *M. l.* XXIX a 339 IV<sub>9</sub>; 5,5 mm lang. Horizontalschnitt; 30  $\times$ . Übersichtsbild zu Fig. 16. — s. p. 322.
- Fig. 18. *M. l.* XXIX a 347 II<sub>1</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitt; 95  $\times$ . Zeigt das Ggl. mesocephalicum mit der flach eingewölbten Placode verbunden. — s. p. 314.
- Fig. 19. *M. l.* XXIX 939; 23 mm lang. Combinirte Horizontalschnitte. Der distale Oculomotorius ist längs getroffen; ihm liegt der Ophthalmicus profundus fest an, ist auch durch Zellen und eine Faserbahn mit ihm verbunden. Durch die laterale Partie des gleichen Zellcomplexes tritt der Bulbarnerv. — s. p. 323, 409.
- Fig. 20. *M. l.* XXIX 974 III<sub>16</sub>; 10 mm lang. Sagittalschnitt; 95  $\times$ . Von der Medialseite des Ggl. mesocephalicum ist der Mantel wiedergegeben. Von hier aus schieben sich (wahrscheinlich zusammen mit Oculomotoriusfasern) Neurocyten zwischen Prämandibularhöhle und Mandibularhöhle als Anlage des distalen Oculomotorius. Von der gesamten Medialfläche des Mesocephalicums wandern Neurocyten an den proximalen Oculomotorius. — s. p. 315, 399.
- Fig. 21—25. *Scyllium catulus* XXXVI 182 III<sub>7</sub> (7,5 mm lang), *Sc. canicula* XVI a 125 I<sub>3</sub> (7 mm lang), *Sc. catulus* XXXVI 173 I<sub>10</sub> (15 mm lang), und *Sc. catulus* XXXVI 172 I<sub>5</sub> und I<sub>8</sub> (15 mm lang). Sagittalschnitte; 500  $\times$ . Austretende centrale Neuroblasten in verschiedenen Stadien des Austritts; der Neuroblast der Fig. 25 ist multipolar. — s. p. 322, 340, 403.
- Fig. 26. *Mustelus laevis* XXVIII 659 III<sub>9</sub>; 13 mm lang. Sagittalschnitt. Medialer Anschnitt des Ggl. mesocephalicum in Verbindung mit dem Oculomotorius, von dem aus ein Nerv an die Dorsalfläche der Mandibularhöhle tritt. — s. p. 317, 419.
- Fig. 27. *M. l.* XXIX 918; 22 mm lang. Combinirte Schräg-Querschnitte. Der Oculomotorius liegt, wie in dem Fall der Fig. 19, dem Ophthalmicus prof. fest an, durch Zellen mit dessen Ventralfläche verbunden. In gleicher Ebene geht durch einen Zellcomplex der Bulbarnerv ab. Das sehr stark entwickelte erste distale Ganglion gibt Gefäßnerven ab. Der Ast des Rectus inf.(?) ist bis an das Infundibulum mediad gewachsen, in ihn ist ein kleines Ganglion eingeschaltet. An der Abzweigung des Rect. sup.-Astes ein kleines Ganglion. — s. p. 322, 410, 411, 419.
- Fig. 28. *Mustelus vulgaris* XXVII 610 I; 20 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte, von außen gesehen; Vergr. etwa 15  $\times$ . Unterhalb des Wurzelgebietes

liegt dem proximalen Oculomotorius ein langes Ganglienzellenpolster lateral an. — s. p. 329, 403.

- Fig. 29. *M. v.* XXVII 861 II + III; 24 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte, von außen gesehen; etwa 15  $\times$ . Den caudalen Wurzelsträngen des Oculomotorius liegt lateral eine breite Ganglienmasse auf. In den frontalsten Wurzelstrang ist ein kleines Ganglion eingeschaltet. — s. p. 329, 330, 403, 404.

#### Tafel 15.

- Fig. 1. *Mustelus laevis* XXVIII 450 IV<sub>6</sub>; 15 mm lang. Sagittalschnitt; 200  $\times$ . Schematisch wiedergegebener Schnitt durch die Sinnesrinne mit 2 von der Placodenrinne abgespaltenen Zellsträngen. — s. p. 318.
- Fig. 2. *M. l.* XXIX 872 II<sub>10</sub>; 20 mm lang. Horizontalschnitt. Ein Rest des Sinnesorgans ist als begrenztes Stück einschichtigen Cylinderepithels erhalten. Ein Rest des Placodenstranges liegt als Zellklumpen unterhalb des Ectoderms, ohne Verbindung mit ihm. Die Position des Sinnesorganrestes ist in Fig. 3 erkennbar. — s. p. 320, 387, 388, 428.
- Fig. 3. *M. l.* XXIX 872 II<sub>10</sub>; 20 mm lang. Horizontalschnitt; 45  $\times$ . Übersichtsbild zu Fig. 2. — s. p. 320, 387.
- Fig. 4. *M. l.* XXIX 873 I; 20 mm lang. Schrägquerschnitt; 95  $\times$ . Von dem Placodenstrang ist ein gangliöser Zellklumpen erhalten, der mit dem Ggl. mesocephalicum durch einen Faserstrang verbunden ist. — s. p. 320.
- Fig. 5. *Scyllium canicula* XXXVII 617 II<sub>5</sub>; 11 mm lang. Horizontalschnitt; 500  $\times$ . Frontale Spitze des Ggl. mesocephalicum, die durch Neurocyten sehr innig mit dem Oculomotorius verbunden ist. Medial gerichtete Anlage des zum Rectus sup. gehörenden Nerven. — s. p. 356, 418.
- Fig. 6. *Scyllium catulus* XXXVI 364 III<sub>4-11</sub>; 17 mm lang. Horizontalschnitt; 95  $\times$ . Zeigt die Verbindung zwischen Ophthalmicus prof. und distalem Oculomotorius, von der lateral ein Bulbarnerv abgeht. — s. p. 344.
- Fig. 7. *S. cat.* XXXVI 395 III; 20 mm lang. Horizontalschnitt; 65  $\times$ . Die proximalen Oculomotorii sind längs getroffen und tragen medial je ein langes Ganglienpolster, das von austretenden Neuroblasten und (vielleicht) von differenzirten Neurocyten gebildet wird, lateral je ein kleines Placoden-Ganglion. Links eine kleine wandernde Placode, rechts eine kleine Placode, die noch am Ectoderm sitzt. — s. p. 345, 391, 396, 404, 405.
- Fig. 8, 9, 10. *S. cat.* XXXVI 356 II<sub>11</sub>, II<sub>2</sub>, III<sub>5</sub>; 16 mm lang. Horizontalschnitte; 360  $\times$ . Der Oculomotorius tritt durch das Ggl. mesocephalicum hindurch. Der Placodenstrang enthält Ganglienzellen und Fasern, die aus einem, dem Kern des Ggl. mesocephalicum dorsal aufliegenden Complex von Ganglienzellen (Ganglion laterale) stammen. Übersichtsbild s. Fig. 11. — s. p. 341, 401, 428.
- Fig. 11. *S. cat.* XXXVI 356 II + III; 16 mm lang. Horizontalschnitte comb.; 95  $\times$ . Dorsal von dem Rest der Mesocephalicumplacode 2 kleine Placoden. — s. p. 341, 387, 390, 391.
- Fig. 12. *Mustelus vulgaris* XXVII 348 III<sub>12</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitt; 450  $\times$ . Eine compacte Masse von Ganglienleistenzellen legt sich an das Ectoderm, in dessen Basis sich Zellen zum Austritt vorbereiten. — s. p. 325, 380.
- Fig. 13. *M. v.* XXVII 348 III<sub>10</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitt; 450  $\times$ . Das Ggl. mesocephalicum in seinen Beziehungen zu der Placode und dem Oculomotorius, an den sehr zahlreiche Neurocyten wandern. In der

Ectoderm-Basis Zellen, die sich differenzieren, darunter Stränge von Ganglienleistenzellen. — s. p. 325, 380, 381, 396, 400.

- Fig. 14, 15, 16. *M. v.* XXVII b 829 V<sub>5</sub>, V<sub>13</sub>, VI<sub>7</sub>; 16 mm lang. Schrägquerschnitte (450 ×) durch das Sinnesorgan, das in diesem Fall zu einem langen Tubus ausgezogen ist. In Fig. 15 ist außer einem Placodenstrang noch ein isolirtes Placodenkörperchen getroffen; in Fig. 16 (von der linken Embryoseite, während Fig. 14 und 15 von der rechten Seite stammen) liegt rechts die Masse des Placodenstranges. Übersichtsbild s. Fig. 17. — s. p. 327, 386.
- Fig. 17. *M. v.* XXVII b 829 V<sub>5</sub>; 16 mm lang. Schrägquerschnitt; 45 ×. Situationsbild für das Sinnesorgan. — s. p. 327.
- Fig. 18. *M. v.* XXVII 687, 688; 24 mm lang. Schräg-Querschnitte; 45 ×. An dem proximalen Oculomotorius liegt ein Ganglion, von dem aus ein Verbindungsnerv zu einem Trochlearisstämmchen zieht. — s. p. 329.
- Fig. 19. *M. v.* XXVII b 840; 17 mm lang. Querschnitt; etwa 20 ×. Das Mesocephalicum zeigt eine weitgehende Zweitheilung: aus der medialen Partie geht der Ophthalmicus prof., aus der lateralen der Bulbarnerv hervor. — s. p. 328, 378, 411.
- Fig. 20. *Acanthias vulgaris* XXVI 187 II; 9,5 mm lang. Horizontalschnitt (30 ×), der den Oculomotorius in seinen Beziehungen zu dem Ggl. mesocephalicum, die Placode und den Placodenstrang zeigt. — s. p. 366.
- Fig. 21. *Scyllium catulus* XXXVI 182 I<sub>5</sub> + I<sub>6</sub>; 7—8 mm lang. Sagittalschnitt; 800 ×. 3 centrale Neuroblasten des Oculomotorius mit ihren plasmatischen Ausläufern. — s. p. 331, 376.
- Fig. 22. *Pristiurus* II 301 IV<sub>16</sub>; 4 mm lang. Horizontalschnitt; 500 ×. Anlage des Ggl. mesocephalicum in der medialen Partie der Ganglienleiste. Eine deutliche Placode ist noch nicht ausgebildet. — s. p. 356, 386.
- Fig. 23. *Mustelus vulgaris* XXVII 104 II; 10 mm lang. Horizontalschnitt; 95 ×. Das Ggl. mesocephalicum ist durch 2 Placodenstränge mit der Placode verbunden. Von dem dorsalen Strang geht eine zellige Verbindung an den proximalen Oculomotorius. (Anlage einer sensiblen Wurzel?) Die Placode nur unmerklich eingewölbt. — s. p. 326, 401.
- Fig. 24. *M. v.* XXVII 778 III; 12 mm lang. Horizontalschnitt; 45 ×. Die Placode ist etwas eingefaltet. — s. p. 326.
- Fig. 25. *M. v.* XXVII 791 IV; 13 mm lang. Die Placode ist tief eingefaltet. — s. p. 326, 386.
- Fig. 26. *Scyllium catulus* XXXVI 348 III<sub>7+8</sub>; 15 mm lang. Horizontalschnitt (500 ×) durch die doppeltheilige Placode. Der Placodenstrang und ein isolirtes Placodenkörperchen im Moment der Loslösung. Übersichtsbild s. Fig. 27. — s. p. 339, 381, 390.
- Fig. 27. *S. cat.* XXXVI 348 III; 15 mm lang. Combinirte Horizontalschnitte. Übersichtsbild zu der Fig. 26; 95 ×. In der Basis des Placodenstranges über dem Kern des Mesocephalicums ein kleines Ganglion (Ganglion laterale). — s. p. 339.
- Fig. 28. *S. cat.* XXXVI 302 III<sub>13</sub>; 8 mm lang. Horizontalschnitt; 500 ×. Anlage des Ggl. mesocephalicum in der medialen Partie der Ganglienleiste. Eine Placode existirt noch nicht. Vgl. Fig. 22. — s. p. 331, 376.
- Fig. 29. *Scyllium canicula* XVI 981 I<sub>12</sub>; 13 mm lang. Horizontalschnitt; 500 ×. Kleine Placode nach der Ablösung von dem Ectoderm. — s. p. 354, 390.

- Fig. 30. *Scyllium catulus* XXXVI 356 I<sub>12</sub>; 16 mm lang. Horizontalschnitt; 500 ×. Eine kleine Placode, im Begriff sich abzulösen. — s. p. 341, 390.
- Fig. 31. *S. cat.* XXXVI 162 I<sub>14</sub>; 13 mm lang. Horizontalschnitt; 500 ×. Eine kleine vom Ectoderm abgeschnürte Placode im Mesenchym. Sie erscheint als Nervenanlage. — s. p. 337, 391.
- Fig. 32. *S. cat.* XXXVI 356 I<sub>8</sub>; 16 mm lang. Horizontalschnitt; 500 ×. Eine kleine Placode nach der Ablösung. Das Ectoderm ist zipfelförmig ausgezogen. — s. p. 341, 390.
- Fig. 33. *S. cat.* XXXVI 328 II<sub>6-10</sub>; 13 mm lang. Horizontalschnitt; 95 ×. Der Oculomotorius verläuft ein Stück gemeinsam mit dem Placodenstrang. — s. p. 337, 401.
- Fig. 34. *S. cat.* XXXVI 387 III<sub>9-11</sub>; 19 mm lang. Horizontalschnitt; 95 ×. Faserige und gangliöse Reste des Placodenstranges, zum Theil in Verbindung mit dem Oculomotorius und dem Ggl. mesocephalicum. — s. p. 344, 402.
- Fig. 35. *S. cat.* XXXVI 372 III; 17 mm lang. Horizontalschnitte comb.; 65 ×. Übersichtsbild über die beiden Oculomotorii, an denen lateral je ein Placodenganglion liegt. Jedes Ggl. mesocephalicum zeigt noch einen faserigen Rest des Placodenstranges ohne Verbindung mit dem Ectoderm, an dem kleine Placoden liegen. — s. p. 343, 391, 402, 405.

#### Tafel 16.

Fig. 1—21 *Scyllium catulus*, Fig. 22—26 *Pristiurus*.

- Fig. 1. XXXVI 81 II<sub>17</sub>; 7 mm lang. Sagittalschnitt; 95 ×. Trigeminus-Trochlearis-Mesocephalicumganglienleiste; in der letzteren die dreizipflige Anlage des Ggl. mesocephalicum. Übersichtsbild zu Fig. 2. — s. p. 330, 373, 416.
- Fig. 2. XXXVI 81 II<sub>17</sub>; 7 mm lang. Sagittalschnitt; 500 ×. Die dreizipflige Anlage des Ggl. mesocephalicum. — s. p. 330, 373, 416.
- Fig. 3. XXXVI 179 III; 9 mm lang. Sagittalschnitte; 95 ×. Trigeminus-Mesocephalicum-Commissur durch die Mandibularhöhlenaufblähung gedehnt. Placodenstrang zweitheilig (vergl. Fig. 16 und 17). Frontal von dem Mesocephalicum ventral am Ophthalmicus eine rudimentäre Nervenanlage. Der gestrichelte Kreis im Placodenstrang gibt die Stelle an, an die der Oculomotorius herantritt. — s. p. 334, 395.
- Fig. 4. XXXVI 466 III; 12 mm lang. Sagittalschnitte comb.; 95 ×. Die Trigeminus-Mesocephalicum-Commissur beginnt, sich zu verkürzen. Frontal von dem Ganglion Neurocytenansammlungen in Verbindung mit dem distalen Oculomotorius. — s. p. 336, 395, 406, 415.
- Fig. 5. XXXVI a 472 III + 473 I; 14 mm lang. Sagittalschnitte comb.; 95 ×. Verdoppelung des Ggl. mesocephalicum und des Ophthalmicus prof. — s. p. 337, 406, 415.
- Fig. 6. XXXVI a 522 I—III; 21 mm lang. Sagittalschnitte comb. Das Ggl. mesocephalicum sitzt ohne Commissur dem Trigeminus an. Anlage der distalen Ganglien. Übersichtsbild zu Fig. 12. — s. p. 346, 407.
- Fig. 7. XXXVI a 526 II; 22 mm lang. Sagittalschnitte comb. Das Ggl. mesocephalicum ist an den Trigeminus zurückgewandert, der Ophthalmicus trägt aber noch an der Kreuzung mit dem Oculomotorius ein Zellpolster, aus dem auch der Bulbarnerv tritt. (Anlage des Ggl. ciliare). — s. p. 347.



- Fig. 8. XXXVI a 555; 25 mm lang. Sagittalschnitte comb.; 95  $\times$ . Wie Fig. 7, nur ist das Ggl. ciliare stärker ausgeprägt. Außer dem kräftigen ersten distalen Ganglion 2 kleinere Ganglien. — s. p. 349, 408.
- Fig. 9. XXXVI 224; 34 mm lang. Sagittalschnitte comb.; 95  $\times$ . Außer dem Ggl. ciliare ist ein länglicher Mesocephalicumrest am Ophthalmicus prof. liegen geblieben. Starkes Ganglion an der Abzweigung des Rectus sup.-Astes. — s. p. 351, 408, 410.
- Fig. 10. XXXVI 170 II; 15 mm lang. Sagittalschnitte comb.; 95  $\times$ . Placodenstrangrest am Ggl. mesocephalicum. Ventral am Ophthalmicus prof. rudimentäre Nervenanlage. — s. p. 339.
- Fig. 11. XXXVI a 475 II<sub>6</sub>; 14 mm lang. Sagittalschnitt; 480  $\times$ . Die Ausläufer centraler Neuroblasten (zum Teil zu kräftig gezeichnet) sammeln sich unterhalb des Hirnbodens zu dem Stamm des Oculomotorius, der von Neurocyten ganz umspinnen ist. — s. p. 338, 428.
- Fig. 12. XXXVI a 522 I<sub>11</sub>; 21 mm lang. Sagittalschnitt (800  $\times$ ) durch die Anlage des ersten distalen Ganglions. Den motorischen Oculomotoriusfasern liegt caudal eine Neurocytenschicht auf, in der sich einige Ganglienzellen differenzirt haben. Übersichtsbild dazu in Fig. 6. — s. p. 346.
- Fig. 13. XXXVI a 548 I<sub>2</sub>; 25 mm lang. Sagittalschnitt (480  $\times$ ) durch das Ggl. ciliare, in dem großkernige Mesocephalicum-Ganglienzellen und kleinkernige sympathische Ganglienzellen getroffen sind. Übersichtsbild dazu Fig. 8. — s. p. 350, 376, 408.
- Fig. 14. XXXVI a 674; 34 mm lang. Schräg-Querschnitte; 95  $\times$ . Das Ggl. ciliare ist mit dem Ophthalmicus prof. durch einen Faserstrang verbunden. Zwischen Ggl. mesocephalicum und der Abzweigung dieses Ciliarfaserstrangs ein Rest von Mesocephalicumzellen. Von dem ersten distalen Ganglion gehen Gefäßnerven aus; einer von diesen trägt ein kleines detachirtes Ggl. Am Rectus sup. ein Ganglion. — s. p. 352, 408, 410, 411.
- Fig. 15. XXXVI 30 II<sub>9</sub>; 12 mm lang. Sagittalschnitt (500  $\times$ ) durch die Spitze des Ggl. mesocephalicum und den Anfangstheil des Ophthalmicus prof.; von beiden wandern zahlreiche Neurocyten an den sehr zelligen distalen Oculomotorius. — s. p. 336, 406.
- Fig. 16, 17. XXXVI 179 III<sub>3</sub> und III<sub>4</sub>; 9 mm lang. Sagittalschnitt; 500  $\times$ . Die Verbindung zwischen Ggl. mesocephalicum und Placode wird durch Ganglienleistenzellen und durch austretende Placodenzellen vermittelt. Übersichtsbild s. Fig. 3. — s. p. 334, 380, 381.
- Fig. 18, 19. XXXVI a 490 I<sub>9</sub> und I<sub>10</sub>; 17 mm lang. Sagittalschnitte; 135  $\times$ . An der Basis des faserhaltigen Placodenstranges liegt ein kleines Ganglion (Ggl. laterale), aus dem Fasern in den distalen Oculomotorius übertreten. — s. p. 342, 382.
- Fig. 20. XXXVI a 571 II + III; 29 mm lang. Comb. Sagittalschnitte; 95  $\times$ . Ähnlich wie Fig. 14, nur ist der das Ggl. ciliare mit dem Ophthalmicus verbindende Faserstrang noch sehr kurz. — s. p. 352, 408, 410.
- Fig. 21. XXXVI a 435 III<sub>7-13</sub>; 24 mm lang. Comb. Horizontalschnitte; 95  $\times$ . Die proximalen Oculomotorii tragen medial lange Ganglienpolster, von denen aus feine Seitenfasern mediad-dorsad in das Mesenchym verlaufen. Die Seitenfasern sind theilweise unter einander verbunden und tragen kleine Ganglienanschwellungen. — s. p. 338, 345, 348, 404.

- Fig. 22. II 304 IV<sub>17</sub>; 5 mm lang. Horizontalschnitt; 800 ×. Erste Anlage der Mesocephalicumplacode der rechten Seite. Zellen bereiten sich zum Austritt vor. — s. p. 357, 380.
- Fig. 23. II 304 IV<sub>17</sub>; 5 mm lang. Horizontalschnitt (800 ×) durch die linke Mesocephalicumplacode. Die austretenden Ectodermzellen bilden einen kurzen Zellzapfen, der auf die Ganglienleiste trifft. — s. p. 357, 381.
- Fig. 24. II 307 V<sub>9</sub>; 6 mm lang. Horizontalschnitt (800 ×) durch die Mesocephalicumplacode und die Anlage des Ggl. mesocephalicum. — s. p. 358, 381.
- Fig. 25, 26. II 293 III<sub>4</sub> und II<sub>12</sub>; 9 mm lang. Horizontalschnitte; 800 ×. Die Ganglienleistenzellen legen sich den aus der Placode stammenden Zellen als Zellmantel auf. Der Ectodermplacodenstrang tritt bis an den Kern des Ggl. mesocephalicum (Fig. 26). — s. p. 360, 381.

### Berichtigung.

pag. 281	Zeile 15	von unten	lies	Fig. 19	statt	Fig. 20
- 283	- 19	- oben	- -	20	- -	19
- 301	- 19	- -	- -	15	- -	11
- 314	- 8	- -	- -	18	- -	8
- 329	- 2	- -	- -	Taf. 14 Fig. 19	-	Taf. 21 (Schema 22c)
- 338	- 12	- unten	- -	Fig. 11	-	Fig. 13.



































































