Die Entwickelung des Geruchsorganes bei Spinax niger.

Vortrag, gehalten in der Biologischen Gesellschaft zu Christiania am 26. Mai 1904.

Von Oscar Sund.

Das Geruchsorgan der Selachier ist im Laufe der Zeit von mehreren Verfassern behandelt worden und ich werde hier in dieser vorläufigen Mitteilung über meine Resultate nicht versuchen, eine Übersicht über die frühere Literatur zu geben. Es existiert jedoch eine Abhandlung, nämlich von Kurt Berliner: „Die Entwickelung des Geruchsorganes der Selachier“ [1]), die zu meiner Arbeit in einem so nahen Verhältnisse steht, dass ich nicht unterlassen kann, dieselbe zu erwähnen. Berliner hat die morphologische Entwickelung des Geruchsorganes bei mehreren Selachiern, *Acanthias*, *Pristiurus* und *Spinax* untersucht; aber während meine Resultate zum Teil seine Beobachtungen bestätigen, finden sich doch auch einige sehr wesentliche Punkte, worin dieselben miteinander im Streite stehen. Ich werde mir später erlauben, auf diese Punkte zurückzukommen.

Mein Material ist an der biologischen Station zu Dröbak eingesammelt und mir von Konservator Frl. Kristine Bonnevie gütigst überlassen worden. Die Arbeit wurde in dem hiesigen Zootomischen Institut unter der Leitung und dem liebenswürdigen Beistande von Frl. Bonnevie ausgeführt, der ich an dieser Stelle meinen besten Dank darbringe.

Das Material umfasst eine Reihe Embryonen von *Spinax niger* — die jüngsten in einem Stadium kurz nach der Schließung von Neuroporus und die ältesten fast ausgewachsen.

Dieselben waren teils in Zenker's Flüssigkeit, teils in Pikrinsublimat fixiert. Die Embryonen wurden in toto gefärbt in Delafield's Hämatoxylin und Eosin, und in Serien mit einer Schnittdicke von 10 und 15 μ geschnitten.

Das Ziel der Untersuchung war, die Entwickelung der Morphologie des Geruchsorganes klar zu machen. Das Verhältnis des Nerven ist nur berührt worden, insofern es Einfluss hat auf die Form der Geruchsgrube.

Ehe ich zur Stadienbeschreibung übergehe, muss ich eine Bemerkung vorausschicken, um die Orientierung zu erleichtern.

Bei der Beschreibung hat man sich die Embryonen stets in horizontaler Lage zu denken und zwar derart, dass der Dotterstiel vertikal herabhängt. Alle Serien sind perpendikular auf der Längsachse des Embryos, von vorn nach hinten, geschnitten. Die Bezeichnungen auf und ab, oben und unten beziehen sich auf die Schnittbilder, in Übereinstimmung mit der Stellung des Embryos [2]) gesehen.

---

1) Arch. mikr. Anat., Bd. 60, 1902.

2) Wenn diese Orientierung hier in der vorläufigen Mitteilung vorgezogen wurde vor der allgemeinen, im Verhältnis zur Dorsal- und Ventralseite, so

Erstes Stadium. Die Länge des Embryos ca. 8 mm, ca. 40 Ursegmente).

Die Anlage des Geruchsorganes sieht man hier als eine wohl differenzierte unpaare Ektodermverdickung (Plakode), die sich über einen großen Teil der Unterseite des Kopfes verbreitet (man kann sie auf 32 Schnitten [10 μ] sehen, und ihre Breite ist ca. 1 mm). Die Plakode ist aus hohen Zylinderzellen zusammengesetzt und

Fig. 1.

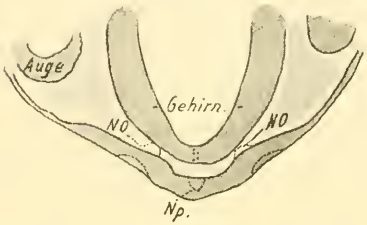

Fig. 2.

Fig 1. Schnitt durch den kürzlich geschlossenen Neuroporus, *Np*. Bei *NO* sind die Nervenanlagen aus einem weiter vorn liegenden Schnitt derselben Serie eingezeichnet. 45 : 1.
Fig. 2 ist ein Schnitt etwas hinter der Fig. 1. 45 : 1.

Fig. 3.

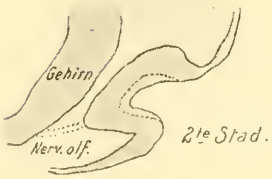

Fig. 4.

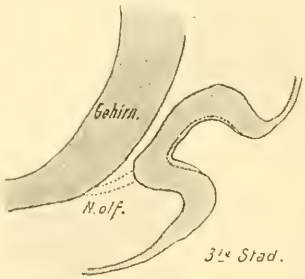

Fig 3 u. 4 zweites und drittes Stadium.
Der Nerv ist aus Schnitten weiter nach vorn in den resp. Serien eingezeichnet. 45 : 1.

von dem umgebenden niedrigen kubischen Epithel scharf abgegrenzt. Auf einigen Schnitten in der vordersten Hälfte der Plakode (9—14) kann man in der Mitte derselben eine gewisse Un-

geschah es, weil die Entwickelung der Geruchsgrube gleichzeitig mit einer umfassenden Formveränderung des vordersten Endes des Embryos geschieht. Die Ausdrücke „dorsal" und „ventral" werden daher, angewandt auf die Schnittbilder, aus dem einen Stadium in das andere ihre Bedeutung verändern. Das Verhältnis der Geruchsgrube zu den Formveränderungen des Kopfes wird in der ausführlichen Abhandlung behandelt werden.

regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen beobachten, die einer ähnlichen Bildung in der naheliegenden Gehirnwand entspricht — deutliche Spuren von der Schließung des Neuroporus (s. Fig. 1). Zu beiden Seiten dieser Stelle sieht man die Plakode eine seichte Einbuchtung machen, deren Oberfläche in einer begrenzten Partie frei von Kernen ist. Die Begrenzung derselben ist auf allen Zeichnungen durch eine punktierte Linie angegeben.

Auf ein paar Schnitten, dem Vorderende des Embryos näher, sieht man hier von zwei symmetrisch belegenen Punkten der Innenseite der Plakode aus eine Einwanderung von Zellen vom Sinnenepithel nach dem Gehirn zu. Diese Zelleneinwanderung wird während des weiteren Wachstums des Geruchsorganes fortgesetzt, und dadurch die Grundlage für die paarigen Geruchsnerven gebildet. Diese werden also vom Ektoderm gebildet — in derselben Weise, wie solches in den letzten Jahren auch für andere Teile des peripheren Nervensystems nachgewiesen worden.

Fig. 5

Fig. 5 zeigt ein Schnittbild vom 4. Stadium. Der Nerv ist aus einem Schnitte weiter nach vorn in der Serie eingezeichnet. 45 : 1.

Dieses Stadium scheint mir von großer Bedeutung für die Frage von Amphirinie und Monorhinie zu sein und meine Beobachtungen stehen hier im direkten Gegensatz zu denen Berliner's. Gestützt auf Bilder seiner beiden ersten Stadien bemerkt er: „Schon die erste Anlage ist amphirin. Mit dem Neuroporus besteht kein Zusammenhang.“ Aus obigem geht indessen hervor, dass das Geruchsorgan bei *Spinax* „monorhin“ entsteht — aus einer unpaaren Sinnesplakode, in deren Mitte Spuren vom Verschluss des Neuroporus zu sehen sind. Die Anlage der Geruchsnerven dagegen ist vom ersten Anfang paarig, sie geschieht aber erst sekundär und mit der unpaaren Sinnesplakode als Ausgangspunkt. Dieser anscheinend scharfe Gegensatz zwischen unseren Resultaten dürfte gewiss seine Erklärung finden in dem großen Sprung in der Entwickelung zwischen Berliner's erstem und zweitem Stadium (loc. cit. Taf. XX, Fig. 1 u. 2). In seinem ersten Stadium (Fig. 1) ist die Differenzierung des Sinnenepithels so wenig vorgeschritten, dass es schwierig ist, hieraus Schlüsse auf die Ausdehnung desselben zu ziehen, und

speziell scheint es übereilt zu sein, aus seiner Fig. 1, Taf. XX zu schließen, „dass also hier nicht die geringsten Beziehungen zwischen dem werdenden Sinnesorgane und dem Neuroporus bestehen".

Leider habe ich noch keine Gelegenheit gehabt, so junge Embryonen zu untersuchen; aber meiner Meinung nach würde es dem Entwickelungsgange keinen Abbruch tun, wenn mein erstes Stadium (Fig. 1 u. 2) in die Reihe zwischen die beiden frühesten Stadien Berliner's gesetzt würde.

Im zweiten Stadium (die Länge des Embryos ca. 14 mm. Äußere Kiemen am zweiten Kiemenbogen).

kann man die Geruchsgruben als zwei ellipsenförmige Versenkungen auf der unteren Seite des Kopfes sehen. Ihr Epithel ist ziemlich viel höher als im ersten Stadium, und sie sind durch ein breites Feld von undifferenzierten, kubischen Zellen wohl voneinander getrennt. Sowohl am Ektoderm wie auch an der Wand des Vorderhirnes ist jede Spur von Neuroporus verschwunden. In dem eingesenkten Teil der Grube haben sich alle Kerne etwas gegen die Basis der Zellen hin zurückgezogen, so dass Boden und Wände der Grube auf der freien Seite fast ohne Kerne sind (s. Fig. 3).

Das verdickte Epithel erstreckt sich hier ebenso wie auch im nächsten Stadium aufwärts gerade bis zum Rand der Grube, während es sich abwärts ein Stück über denselben hinaus fortsetzt.

Auch in diesem Stadium kann man den Nerv sehen, der sich wie ein dicker Protoplasmastrang mit vielen Kernen von der vordersten untersten Spitze der Geruchsgrube gegen das Gehirn zu erstreckt und sich gegen dessen Oberfläche anlegt, ohne jedoch mit demselben in nähere Verbindung zu treten.

Drittes Stadium (Fig. 4). (Länge des Embryos ca. 16 mm. Äußere Kiemen am 2.—4. Kiemenbogen sichtbar.)

Das Epithel der Geruchsgrube ist nicht wesentlich dicker geworden, scheint aber reicher an Zellen zu sein. Die Grube ist jetzt tiefer geworden durch Wachstum nach oben. Den Nerv wird man an derselben Stelle finden wie im zweiten Stadium.

Viertes Stadium (Fig. 5). (Länge des Embryos ca. 25 mm. Die Kiemenbogen sind alle mit äußeren Kiemen versehen.)

Die Form der Geruchsgrube hat sich ziemlich verändert, was deutlich aus den veränderten Verhältnissen des Nerven hervorgeht. Fig. 5 zeigt ein Schnittbild des vierten Stadiums. (Auf der Figur ist der Nerv aus einem anderen Schnitt, weiter vorn in derselben Serie eingezeichnet.)

Während man nämlich in den früheren Stadien den Nerv von der untersten vordersten Spitze der Geruchsgrube ausgehen sah,

Fig. 6.

Fig. 7.

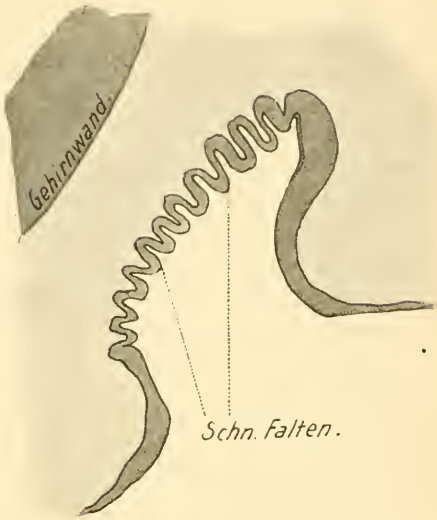

Fig. 6 zeigt einen Schnitt durch den faltenlosen Teil der Geruchsgrube (vergl. Fig. 8). Der primäre Nervenast ist mit *I*, der sekundäre mit *II* bezeichnet. 45 : 1.

Fig 7. Schnitt aus derselben Serie weiter nach hinten (vergl. Fig. 8). 45 : 1.

Fig. 8.

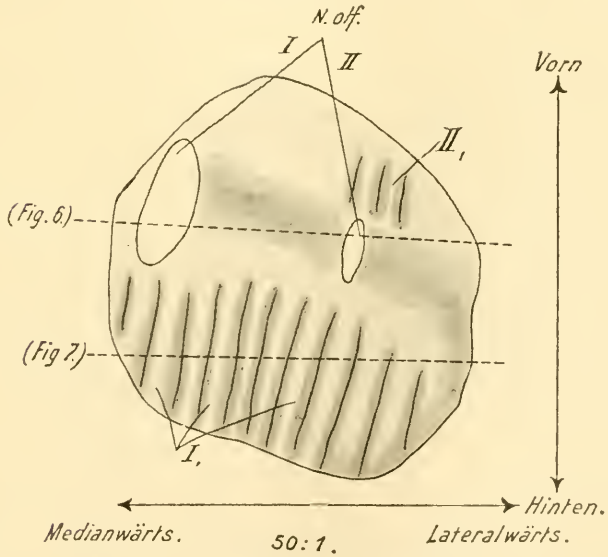

Fig. 8. 5. Stadium. Dorsalansicht vom Boden der Geruchsgrube. Nach Model. Die Ovalen stellen die Ausgangspunkte der zwei Äste des Geruchsnerves dar (*I* u. *II*). *I*, u. *II*, sind die primäre und sekundäre Reihe von Schneider'schen Falten.

sieht man ihn jetzt von der obersten ausgehen. Diese Ortsveränderung des Nerven ist nicht durch eine Verschiebung desselben erfolgt, sondern durch starke Erweiterung der unterhalb des Ausgangspunktes des Nerven belegenen Partien der Wand der Geruchsgrube. Diese Erweiterung ist teils durch Einziehung des unter Stadium 2 erwähnten Epithels, das dann über den untersten Rand der Geruchsgrube hinausragte, teils auch durch wirklichen Zuwachs geschehen. Gleichzeitig ist das Epithel der inneren Wand der Grube in hohem Grade verdünnt und eine Längsfaltung hinter dem Ausgangspunkt des Nerven in diesem verdünnten Boden ist die erste Anlage zu den Schneider'schen Falten, die später eine so große Rolle in die Morphologie des Organes spielen. Die dem Nerv zunächst liegenden Falten sind in ihrer Entwickelung am weitesten gekommen.

Das fünfte Stadium.

ist äußerlich nicht sehr verschieden vom vierten, aber nichtsdestoweniger hat die Geruchsgrube sehr wichtige Veränderungen erlitten, wodurch die ganze Grundlage der späteren Entwickelung gelegt worden.

Die unter Stadium 1 erwähnte Zelleneinwanderung, die Anlage zum Geruchsnerv, wird nach wie vor fortgesetzt, und man kann zwischen den eingewanderten Kernen jetzt einzelne Nervenfasern sehen. In der Nähe des Gehirns sieht man eine starke Verdickung des Nerven, und von dieser Verdickung aus erstreckt sich ein Strang von Nervenfasern, umgeben von Kernen, gegen die mediane oder unterste Kante der Geruchsgrube (s. Fig. 6).

Die Partie des Bodens der Geruchsgrube, die sich zwischen dem Ausgangspunkt des Hauptnervs und der Stelle streckt, wo der sekundäre Nervenast hinzutritt, ist etwas eingesenkt, aber sonst glatt und ihre Richtung ist ungefähr lotrecht zur Längsachse des Embryos. Vor dieser bandförmigen Partie hat sich die Geruchsgrube erweitert, so dass der Ausgangspunkt des Nerven, der sich früher an dem vordersten Ende der Grube befand, jetzt etwas hinter dieser Stelle sich befindet. In dieser neu gebildeten vordersten Partie des Bodens der Grube sieht man jetzt eine neue Faltenreihe, aus drei kleinen Falten bestehend, gerade vor der Stelle, wo der sekundäre Nervenast den Boden der Grube berührt (Fig. 8).

Im sechsten Stadium

hat der Embryo eine Länge von ca. 4 cm. Der Kopf ist fast ganz gerade gestreckt.

In der Geruchsgrube haben die Schneider'schen Falten zugenommen sowohl an Breite als auch an Zahl, letzteres speziell mit Rücksicht auf die sekundäre (vorderste) Reihe, indem diese im sechsten Stadium 16 Falten gegen 3 im fünften Stadium

Fig. 9.

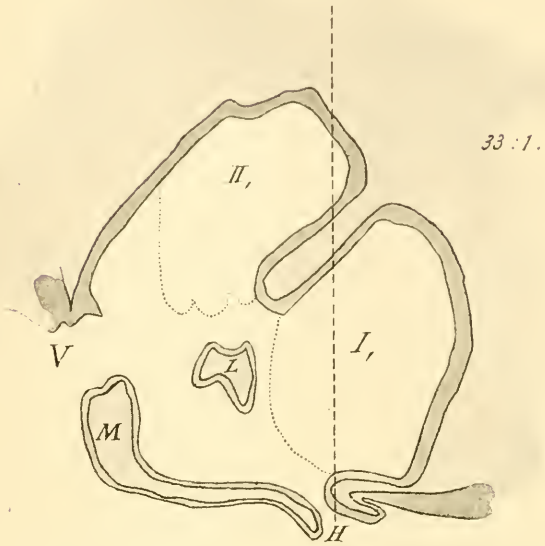

Fig. 9. Profilkonstruktion der Geruchsgrube.
I,—II, sind die primäre und sekundäre Faltenreihe,
M—L sind die Lappen der medianen und lateralen Wände der Öffnung.
V—H sind die durch die Lappenbildung getrennte vordere und hintere Öffnung der Geruchsgrube.

Fig. 10.

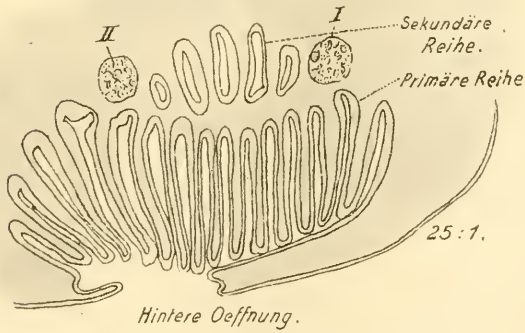

Fig. 10 zeigt einen Schnitt in der auf Fig. 9 punktierten Linie, lotrecht auf dem Plane des Papiers.
I und *II* Äste des Geruchsnerven.

umfasst, während die primäre (hinterste) Reihe 15 gegen 11 im fünften Stadium hat.

Die wichtigste Veränderung ist jedoch das starke Wachstum der faltigen Partien an Tiefe während der faltenlose Teil des Bodens zwischen den zwei Nervenästen fast nicht gewachsen ist. Infolge dieses Unterschiedes in der Schnelligkeit des Wachsens zwischen den verschiedenen Partien der Geruchsgrube sind die beiden Faltenreihen nun zu zwei auf der Geruchsgrube stark hervortretenden Blindsäcken verwandelt, getrennt durch eine Wand, die aus zwei Sinnesepithelschichten besteht. Zwischen diesen beiden verbreiten sich die Äste des Geruchsnerven und fein verteilte Blutgefäße.

Bei einem ausgewachsenen Embryo kann man die unter dem sechsten Stadium erwähnten Verhältnisse fast unverändert wiederfinden. Eine Profilkonstruktion der Geruchsgrube in diesem Stadium zeigt die charakteristische Form derselben, zusammengesetzt aus zwei großen Blindsäcken, von denen der hinterste etwas größer ist als der vorderste. Auf einem Wachsmodell zeigt es sich, dass beide Blindsäcke ungefähr nierenförmig sind.

Die Profilkonstruktion ist in einem Plane parallel der Längenachse des Tieres ausgeführt; da sich auch die Schneider'schen Falten in derselben Richtung erstrecken, gibt Fig 9 gleichzeitig ein Bild von der Ausdehnung derselben und ihrem Verhältnis zur Scheidewand zwischen den Blindsäcken.

Die einzelnen Schnittbilder zeigen in diesem Stadium eine neue Komplikation des Organes. In den Schneider'schen Falten selbst wird man nämlich eine Querfaltung, die sekundären Schneider'schen Falten, bemerken.

Zum Schluss möge es mir gestattet sein, auf den zweiten Punkt aufmerksam zu machen, worin meine Resultate von denen Berliner's abweichen.

Berliner beschreibt zwei getrennte Reihen Schneider'scher Falten, aber er erwähnt nicht die Teilung der Geruchsgrube selbst in zwei Blindsäcke. Er sagt ausdrücklich (S. 400): „Das Organ bildet schließlich einen[1]) tief zwischen Ektoderm und Vorderhirn eingesenkten Blindsack, dessen Eingang durch zwei vorspringende Hautwülste — zwerchsackförmig eingeengt wird."

Berliner hat außer *Acanthias*- und *Pristiurus*-Embryonen von verschiedener Größe auch zwei *Spinax*-Embryonen untersucht, und wenn diese augenfällige Veränderung der Form der Geruchsgrube ihm dennoch hat entgehen können, so lässt sich eine Erklärung hierfür möglicherweise darin suchen, dass er Wachsmodelle nur von

---

1) Hier gesperrt.

zwei Stadien ausgeführt hat, die beide der früheren Entwickelung der Geruchsgrube angehören.

Wenn man nun nach der Bedeutung dieses sekundären (vorderen) Blindsackes bei *Spinax* fragt oder danach, ob sich bei den höheren Wirbeltieren ein Organ findet, das als homolog mit demselben zu betrachten ist, so muss der Gedanke zunächst auf das Jacobson'sche Organ fallen. Dieses eigentümliche Organ wird, so weit aus der Literatur ersichtlich, stets als eine Einbuchtung des Sinnenepithels der Nasenhöhle angelegt, — obschon es später bei Anlage des sekundären Gaumens von derselben getrennt wird — und entwickelt sich in verschiedenem Grade in den verschiedenen Tiergruppen. Bei den Reptilien erreicht das Organ seine höchste Entwickelung, während es bei den Säugetieren und Vögeln wohl immer als etwas rückgebildet zu betrachten ist. Inwiefern es bei den Amphibien vorkommt, darüber sind die Meinungen geteilt und bei den Fischen hat man dasselbe noch nicht mit Sicherheit nachweisen können.

Aber bei einem Vergleich zwischen meinen Modellen und Schnittbildern von der Entwickelung der Geruchsgrube bei *Spinax* und der Darstellung, die Beard[1]) von der Entwickelung des Jacobson'schen Organs bei den Reptilien gibt, wird man notgedrungen eine auffallende Ähnlichkeit in Anlage und Entwickelung sehen, und speziell möchte ich die Aufmerksamkeit auf die Tatsache lenken, dass die beiden Blindsäcke bei *Spinax*, wenigstens anfänglich — ebenso wie die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ bei den Reptilien — von je ihrem zugehörigen Aste des Geruchsnerves innerviert werden.

Die Faltenbildung in dem hintersten Blindsack entsteht nämlich deutlicherweise unter dem Einflusse des zuerst angelegten — jetzt lateral belegenen Astes des Nerven, während die vorderste Faltenreihe in ihrer Anlage sowohl an Zeit und Ort mit dem sekundären, median belegenen Ast des Nerven übereinstimmt.

Nach meinen vorläufigen Untersuchungen finde ich es nicht unwahrscheinlich, dass der vorderste Blindsack bei *Spinax niger* als homolog mit dem Jacobson'schen Organ zu betrachten ist; aber eine endgültige Entscheidung dieser Frage muss dahin stehen, bis eine mehr eingehende Untersuchung der diesbezüglichen Verhältnisse vorliegt.

Christiania, Zootomisches Institut, 26. Mai 1904.

---

1) Morphological Studies 4. Nose and Jacobson's organ. Zool. Jahrb. Abt. . Anatomie und Ontogenie 1889.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Sund Oscar

Artikel/Article: Die Entwickelung des Geruchsorganes bei Spinax niger. 651-659