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

Die Entwickelung der Kopfhöhlen und des Kopfmesoderms bei Ceratodus forsteri.

Von

E. H. Gregory.

Mit 23 Figuren im Text.

17*
83*

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

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

In der Abhandlung „Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei *Ceratodus forsteri*" hat Herr Professor Semon (1) die Entwickelung des Mesoderms bis zu jenem Zeitpunkt behandelt, wo die erste Andeutung einer Segmentirung desselben in Erscheinung tritt.

Ich danke dem liberalen Entgegenkommen von Herrn Professor Semon die Erlaubniss, an seinem werthvollen Materiale jene Entwickelungsvorgänge einem eingehenden Studium unterziehen zu dürfen, welche, an die oben erwähnten Entwickelungsstadien anschliessend, im Kopfgebiete von *Ceratodus* zur Ausbildung typischer Kopfhöhlen führen.

Im Stadium $23^1/_2$ nach Semon (2) sind unter der noch offenen Medullarplatte in der Mitte der Embryonalanlage Mesoderm und Chorda bereits wohldifferenzirt, und es lässt sich eine verdickte, median gelegene Partie von den schmalen, sich allmählich verjüngenden Seitenplatten abgrenzen. Diese begrenzen die primitive Darmanlage von der Seite.

Verfolgt man die Serie in oraler Richtung, so zeigen Querschnitte, dass die Chorda sich allmählich im Dache des Urdarmes verliert, die medialen Grenzen des Mesoderms verschwinden, und dieses erscheint schliesslich in Form von seitlichen Verdickungen des Urdarmdaches.

So gestaltet giebt der in Textfig. 1 abgebildete Querschnitt die Verhältnisse im Bereiche unmittelbar vor der Ohrregion des Stadiums $23^1/_2$ wieder.

Hier erscheint die Urdarmhöhle (*Ud*) als ein breiter Spalt, dessen Boden vom Dotter und dessen Seiten von grossen Cylinderzellen gebildet werden, die direct dem Ektoderm anliegen.

Da, wo die Seitenwände in das Dach des Urdarmes übergehen, nehmen die Zellen rasch an Höhe ab und können bis an eine paarige leistenförmige Verdickung verfolgt werden, die in Textfig. 1 als gegen das Lumen gerichtete Höcker (v_1 und v_2) erscheinen.

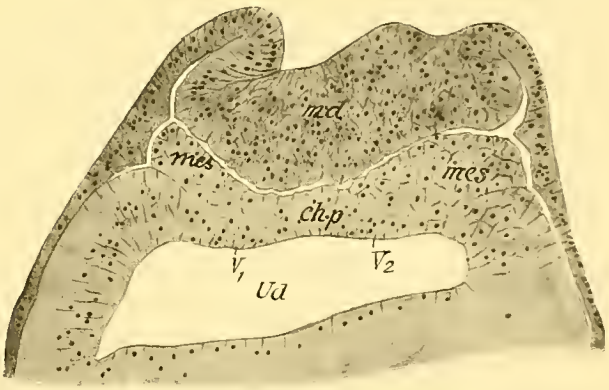

Fig. 1. Querschnitt durch die Kopfregion von *Ceratodus forsteri* im Stadium $23^1/_2$ unmittelbar vor der Ohrregion. *chp* Chordaplatte, *md* Medullarplatte, *mes* Mesoderm, *ud* Urdarm, v_1 und v_2 Vorbuchtungen des Urdarmes.

Zwischen diesen, mit genügender Sicherheit erkennbaren Vorsprüngen resp. Wülsten des Darmdaches ist ein median gelegener Abschnitt zu sehen, der aus einem doppelter Zelllager besteht und dicht an die Medullarplatte heranreicht.

An die paarigen Verdickungen (v_1 und v_2) des Darmdaches schliesst sich lateral und dorsal beiderseits je eine Zellmasse an (*mes*), die in dem Raum zwischen Medullarplatte, Ektoderm und Urdarmwand ein-

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

gekeilt liegt. Diese Zellmassen stehen direct im Zusammenhang mit dem Urdarmdach, sind aber seitlich und ventral durch einen ziemlich tief einschneidenden Spalt von der Darmwand abgesondert.

In der in Textfig. 1 wiedergegebenen Querebene liegen die Zellmassen (*mes*) in mächtiger Ausdehnung vor; verfolgt man die Serie aber oralwärts, so nehmen dieselben rasch in allen Durchmessern ab und erscheinen schliesslich im vordersten Bereiche des Urdarmes nur mehr als schwache Verdickungen des Darmdaches.

Verfolgt man die Serie (Stadium $23^1/_2$) caudalwärts, so sieht man den medianen Abschnitt des Darmdaches continuirlich in Chorda übergehen, während die lateralen Zellmassen ihre directe Fortsetzung im postotischen und Rumpf-Mesoderm finden.

Die oben erwähnten Wülste (v_1 und v_2) entstammen dem Urdarmdache und sind in ihrer ganzen Ausdehnung solide Zellmassen. An keiner Stelle besteht irgendwie ein Hinweis darauf, dass die Entwickelung des Mesoderms auf dem Wege der Evagination vom Urdarm aus erfolgt.

Unmittelbar an diesen Embryo anschliessende Stadien fehlen mir, und ich gebe in der folgenden Textfig. 2 den schiefgelegten Sagittalschnitt durch ein erheblich älteres Stadium (26—27 nach Semon) wieder.

Das Medullarrohr (*md*) ist bereits in seiner ganzen Ausdehnung von dem Ektoderm abgelöst, nur an einer einzigen Stelle hat sich der Zusammenhang desselben mit dem äusseren Keimblatt noch erhalten: diese Stelle liegt am oralen Pol und etwas dorsal vom Frontalende der Embryonalanlage. Hier gehen die Zellen des Medullarrohres resp. Hirns direct in das Ektoderm über; es ist hier jene von Kupffer u. A. beschriebene Stelle wiederzufinden, wo noch der letzte Zusammenhang zwischen Hirn und Ektoderm besteht.

Fig. 2. Sagittalschnitt (schief-median) durch einen *Ceratodus*-Embryo im Stadium 26—27. *kd* Kiemendarm, *md* Medullarrohr, *um* unsegmentirtes Mesoderm, urw_1, urw_2 Urwirbel, *pd* präoraler Darm, *vd* ventrales Darmlumen.

Die weite Darmhöhle (*kd*) theilt sich oral in ein dorsal und ventral gerichtetes Lumen. Dieses entspricht dem zuerst von Semon (2) und in der Folge von Neumayer (3) beschriebenen charakteristischen ventralen Darmlumen von *Ceratodus*; jenes ist die oral sich verjüngende Kopfdarmhöhle, die, dorsal gerichtet, in innigen Contact tritt mit dem Ektoderm, das an dieser Stelle und etwas dorsal davon eine plakodenähnliche Verdickung zeigt. Die ektodermale Zellplakode schiebt sich mit caudal gerichteter Spitze zwischen Hirn und Kopfdarm ein und entspricht ihrer Lage und ihrem späteren Schicksale nach jener Bildung, die Untersuchungen auch bei anderen Wirbelthieren als Hypophysenanlage kennen gelehrt haben.

Der Kopfdarm verjüngt sich dorsal und oralwärts in Form eines keilförmigen Spaltes (*pd*), und dieser Abschnitt des dorsalen Darmlumens ist es, welcher Kupffer's (4) präoralem Darm zu homologisiren ist.

Zwischen präoralem Darm (*pd*) und ventralem Darmlumen (*vd*) schiebt sich ein caudal vorspringendes Zellpolster der oralen Darmwand ein, das ebenso wie das Ektoderm an dieser Stelle eine napfförmige Einsenkung aufweist: in jenem ist der erste Hinweis des sich abschnürenden Kopfes resp. Kopfdarmes gegeben. Aber so wie im eben beschriebenen Stadium sind die Verhältnisse nicht immer. Bei einem etwas jüngeren, aber leider nicht sehr gut erhaltenen Embryo erstreckt sich der als präoraler Darm gedeutete Abschnitt des Kopfdarmes weiter dorsal zwischen Hirn und Ektoderm und schiebt sich bis unmittelbar an jene Stelle vor, wo Hirn und Ektoderm noch in Zusammenhang stehen. Es kommen dadurch Bilder zu Stande, wie sie analog von Hoffmann (5), Neal (6), Platt (7) und Dohrn (8) bei *Acanthias* beschrieben wurden.

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

Der in Textfig. 2 abgebildete Schnitt trifft das vordere Ende des Embryos in der Medianebene, geht aber caudal durch die Urwirbelanlagen, deren Zahl in dem vorliegenden Stadium 13—14 Paar beträgt.

Der letzte, d. h. vorderste Urwirbel (urw_1) ist caudal scharf gegen den folgenden abgegrenzt, geht aber oral ununterbrochen in einen Streifen eines sich oral verjüngenden Gewebes über, das als unsegmentirtes Mesoderm der Kopfregion (*um*) zu deuten ist.

Dieser letzte Urwirbel (urw_1) zeigt an einigen Schnitten (auch in Textfig. 2 angedeutet) eine charakteristische kleine Höhle, die sich auf einigen Präparaten in Form eines Spaltes oralwärts in das unsegmentirte Mesoderm des Kopfes erstreckt. Begrenzt wird dieser Spalt dorsal und ventral durch eine Lage cubischer Zellen, die direct in die Zellen des vordersten Urwirbels übergehen.

Aber der Uebergang des unsegmentirten Mesoderms in diesen vordersten Urwirbel erfolgt nicht ganz ohne jede Marke. Es ist, wie das auch Textfig. 2 deutlich zeigt, im caudalen Abschnitt des unsegmentirten Mesoderms eine dorsale und ventrale Furche zu sehen, die das vordere Ende des 1. Urwirbels gegen das unsegmentirte Kopfmesoderm abgegrenzt erscheinen lässt.

Verfolgt man das unsegmentirte Kopfmesoderm oralwärts, so werden die Zellen, die um den oben erwähnten Spalt gelegen sind, unregelmässig in Form und Lage und gehen schliesslich an der mit * bezeichneten Stelle (Textfig. 2) in das Dach des Urdarmes über. An dieser Stelle geht das Dach des Urdarmes in das des primitiven Darmes über; dieses wird von grossen cylindrischen Zellen gebildet, die ziemlich unvermittelt in die unregelmässigen, polygonalen und dotterreichen Zellen des Urdarmdaches übergehen.

Die Textfig. 3 giebt einen Querschnitt durch den Kopf eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium $26^1/_4$ unmittelbar vor der Chordaanlage wieder. Die weit ausgedehnte Kopfdarmhöhle (*pd*) wird ventral von den Dotterelementen begrenzt, die lateral in cylindrische, mehr und mehr dotterarme Zellen übergehen. Die Seitenwände der Kopfdarmhöhle liegen dem Ektoderm unmittelbar an, das an dieser Stelle (*pk*) eine plakodenartige Verdickung zeigt.

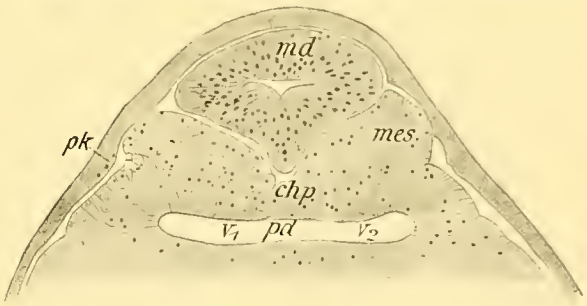

Fig. 3. Querschnitt durch den Kopf vor der Chorda im Stadium $26^1/_4$. *ch* Chordaplatte, *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm, *pd* präoraler Darm, *pk* epitheliale Plakode, v_1 und v_2 Wülste des Darmdaches.

Von besonderem Interesse sind die Verhältnisse am Dache des Kopfdarmes. Hier zeigt die mittlere Partie eine einfache Lage von cubischen Zellen, die sich in Form eines wenig dorsal gerichteten Zapfens gegen den Boden des Hirnrohres erheben. Diese mediane Erhebung geht lateral in das Darmdach über, das auch hier deutlich die auf p. 643 und 644 beschriebenen Wülste (v_1, v_2 der Textfig. 1) erkennen lässt.

Das Mesoderm präsentirt sich in Form von zwei mächtigen, ungefähr dreieckigen Massen (*mes*), die in den Raum zwischen Darmrohr, Hirnanlage und Ektoderm eingelagert sind.

Am dorsalen und lateralen Rande zeigen diese Mesodermmassen eine Lage von regelmässig angeordneten, cuhischen Zellen, während die übrigen Abschnitte desselben von weniger regulären Zellformen gebildet werden. Nicht in allen Schnitten findet sich eine so scharfe Trennung des Mesoderms vom Darmdach, wie das Textfig. 3 zeigt, aber es existirt allenthalben eine gewisse Anordnung der Zellelemente, die diese Sonderung mehr minder andeutungsweise erkennen lässt.

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

Gegen die Medianlinie hin nehmen die Mesodermmassen (*mes*) rasch an Höhe ab und treten in Kontakt mit der oben beschriebenen sich dorsal gegen das Hirndach leicht erhebenden Kuppe des Darmdaches (*chp*). Verfolgt man die Serie caudalwärts, so zeigt es sich, dass diese die mediane Partie bildenden Zellen direct mit der Chordaanlage in Verbindung stehen, während die mächtigen, lateralen Mesodermmassen (Textfig. 3 *mes*) dort, wo die Chorda anfängt, und weiter caudal mehr und mehr an Dicke abnehmen. Dabei nehmen dieselben aber an Flächenausdehnung zu, indem sie auf beiden Seiten die Darmwand überwuchern und zwischen dieser und dem Ektoderm ventralwärts vorwachsen: das heisst mit anderen Worten, das Rumpfmesoderm — Somiten sowohl wie Seitenplatten — findet seine directe Fortsetzung im Kopfmesoderm. So deckt denn im ganzen Chordabereiche zu dieser Zeit das Mesoderm — Seitenplatte — die Seitenwand des Darmkanales. Es bildet aber dabei keine einheitliche Masse, sondern wird gerade in der Höhe des vordersten Chordabereiches von der Darmwand unterbrochen, die hier, dorsolateral ausgebuchtet, mit dem Ektoderm in Berührung kommt. Dadurch erscheint eine Art Darmtasche von Mesoderm umgeben, und ich neige dazu, jene Ausbuchtung des Darmes als die erste Schlundtasche anzusehen. Die Verhältnisse weisen darauf hin, dass in früherer Entwickelungsperiode die Seitenplatte durch den lateral vordrängenden Darm durchbrochen wurde. So wäre denn bei *Ceratodus* das Verhalten des Mesoderms an dieser Stelle different von jenem bei *Necturus*, wo J. B. Platt (7) die erste Schlundtasche vor der Seitenplatte sich entwickeln sah.

In Textfig. 3 erscheint die Chordaplatte continuirlich mit dem Dache der Darmhöhle. Die Chordaplatte setzt sich caudal direct in die abgetrennte Chorda fort und steht, wie spätere Stadien zeigen, oral-

Fig. 4.

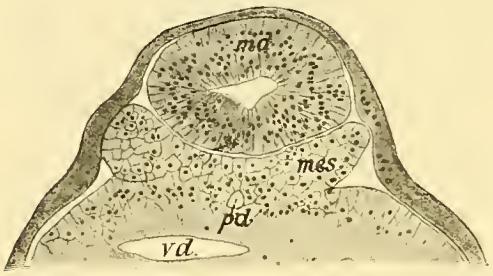

Fig. 5.

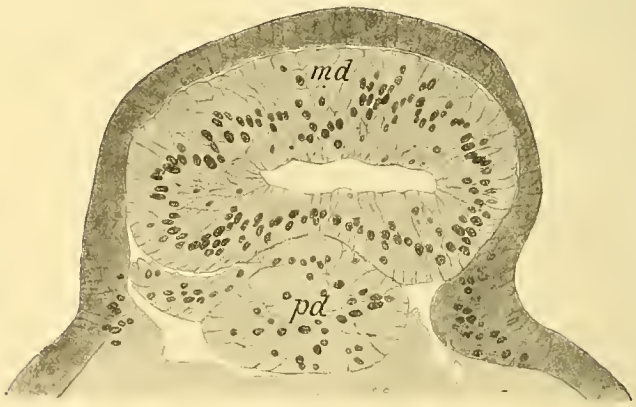

Fig. 4. Querschnitt durch den präoralen Darm eines *Ceratodus* im Stadium $26^1/_4$. *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm *pd* präoraler Darm, *vd* ventrales Darmlumen.

Fig. 5. Querschnitt durch den oralen Abschnitt des präoralen Darmes. *Ceratodus*-Embryo im Stadium $26^1/_4$. *md* Medullarrohr, *pd* präoraler Darm.

wärts direct in Zusammenhang mit dem unpaaren Kopfmesoderm. Doch ist bei den verschiedenen Wirbelthieren diese Verbindung der Chorda mit dem Darmdache nach Goette (8), Lwoff (9), O. Schultze (10), Brauer (11), Koltzoff (12) und Semon (2) nur eine scheinbare. Verfolgt man diese Serie oralwärts, so sieht man die mediane Ausbuchtung des Darmdaches verschwinden, und dieses selbst zeigt eine doppelte Lage von Zellen.

So gestaltet präsentiren sich die Verhältnisse in Textfig. 4. Da sieht man das enge Lumen des Kopfdarmes (*pd*) von massigen Zellwänden umschlossen, und das Dach dieses Darmabschnittes wird von einer doppelten Lage von Zellen gebildet.

Ein Schnitt nur wenig weiter oral von dem vorigen ist in Textfig. 5 abgebildet. Derselbe trifft das vordere Ende jenes als präoraler Darm bezeichneten Abschnittes des Kopfdarmes, und zwar an einer Stelle, wo das Lumen bereits verschwunden ist. Der Querschnitt des Darmes ist hier oval und besteht aus

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

grossen cylindrischen Zellen, die radiär angeordnet sind. Nur im medianen, dorsalen Abschnitt des Darmes finden sich irregulär angeordnete Zellen, die unmittelbar lateral in das Mesoderm übergehen. Das ist auf dem abgebildeten Schnitt in Textfig. 5, weil schief getroffen, nur auf der linken Seite zu sehen. Die dorsale Kuppe des soliden Kopfdarmes schmiegt sich dem ventral concaven Hirnrohr zwar innig an, ist aber davon scharf geschieden.

Ob diese dorsal und median dem Darm aufliegende Zellgruppe noch als Chordaanlage, und zwar als der am meisten oral gelegene Abschnitt derselben zu betrachten ist, kann an der Hand des mir zur Verfügung stehenden Materials schwer entschieden werden. Das aber vermag ich mit Bestimmtheit zu entscheiden, dass hier in späteren Stadien von *Ceratodus*, ebenso wie das Corning bei Anuren feststellte, keine Spur einer Chordaanlage gefunden werden kann. Und darin stimme ich auch für *Ceratodus* mit den bei Anuren gemachten Befunden überein, dass das Mesoderm in Form eines soliden Auswuchses des Darmdaches auftritt. Dort natürlich, wo es zur Ausbildung einer Chorda kommt, findet sich eine paarige Anlage des Mesoderms, während in dem prächordalen Abschnitt, wie ich (18) auch bei Knochenfischen beobachten konnte, eine einfache, unpaare Zellplatte den Raum zwischen Hirnboden und Darmdach überbrückt. Und diese Zellplatte ist es, welche orales Ende der Chorda sowohl wie die oralen Ausläufer der paarigen Mesodermanlagen in sich aufnimmt.

Damit stehen die Angaben Semon's (1) über die Entwickelung der Keimblätter von *Ceratodus* im besten Einklang. Er führt aus, dass das Mesoderm und die Chorda aus einer gemeinsamen Zellplatte entstehen, die zuerst am Dache des Urdarmes in Erscheinung tritt. Diese Chorda-Mesodermplatte wird dann von den Darmzellen unterwachsen. Und erst wenn diese gegen die Medianebene vorgewachsen sind, kommt es zu einer Abgliederung der Mesodermmassen, während die Chorda noch weiterhin mit den Darmzellen in Verbindung steht. Im Verlaufe der Entwickelung löst sich auch diese Verbindung, wie das in derselben Weise von Goette (8), Lwoff (9) und Brauer (11) bei *Petromyzon* und Gymnophionen beschrieben wurde.

Die Textfig. 2 zeigt deutlich, wie die Zellen des Darmdaches direct in die Mesodermanlage übergehen und die Chorda oralwärts an dasselbe herantritt. Nahe dem vorderen Ende des Kopfdarmes (Textfig. 5) können die median und vor der Chorda gelegenen Zellen leicht von den grossen cylindrischen Zellen unterschieden werden, die die Darmanlage bilden, und etwas ältere Stadien lehren, dass die mediane Zellgruppe lateral mit dem Mesoderm und caudal mit der Chorda zusammhängt und dadurch schliesslich vom Darmdach abgetrennt erscheint.

Obgleich es mir nun nicht möglich war, in allen Punkten völlige Klarheit über die Entwickelung von Mesoderm, Chorda und Darm in der Kopfregion von *Ceratodus* zu gewinnen, so scheint doch in den Hauptzügen ein ähnlicher Entwickelungsgang vorzuliegen, wie er von Semon (1) für die Rumpfregion beschrieben wurde. Es besteht auch in der Prächordalregion eine einheitliche, unpaare Mesodermplatte im Gegensatze zu den von Kupffer (4) bei *Petromyzon*, von Hoffmann (5) und J. B. Platt (13) bei *Acanthias* mitgetheilten Befunden.

Die Textfig. 6 giebt einen Sagittalschnitt durch einen Embryo im Stadium 29—30 wieder, und obgleich dieses Stadium in vieler Hinsicht weiter fortgeschritten erscheint als die vorhergehenden Stadien, so bestehen doch gerade was die Beziehungen zwischen Chorda, Mesoderm und Darmdach anbelangt, ähnliche Verhältnisse, wie ich sie im Stadium 26—27 (Textfig. 2) fand. Der Kopf hat sich in Folge des Längen- und Breitenwachsthums des Hirnrohres noch mehr abgehoben, doch hat sich die Verbindung des frontalen Endes des Hirnrohres mit dem Ektoderm noch unverändert erhalten. Ein ziemlich breiter Zellstrang stellt die Brücke zwischen Hirn und Ektoderm dar, das an seinem frontalen und oralen Pol eine breite und dicke, plakodenähnliche Epithelplatte aufweist.

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

Der Boden des Hirnrohres zeigt zwei deutliche, dorsal gerichtete Ausbuchtungen, die durch eine ventral gerichtete Einsenkung von einander und durch eine zweite, caudal gelegene, vom Medullarrohr geschieden erscheinen. Unmittelbar unter dem oralen Pol des Hirnrohres liegen zwei aus unregelmässig angeordneten Zellen bestehende Massen in innigem Connex neben einander, und man sieht die bereits deutlich differenzirte Chorda direct in diese Zellpartie übergehen.

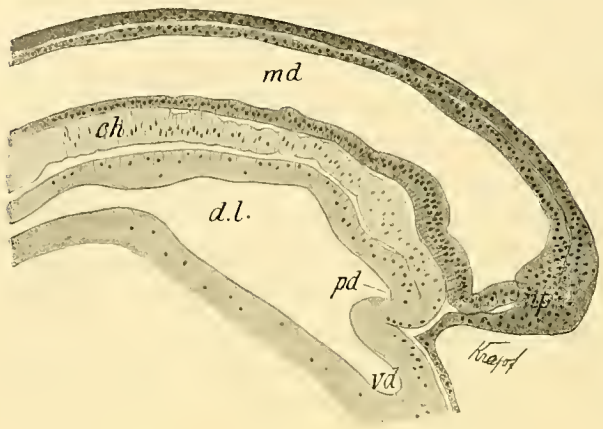

Fig. 6. Sagittalschnitt durch einen *Ceratodus*-Embryo, Stadium 29—30. *ch* Chorda, *dl* Darmlumen, *md* Medullarrohr, *np* Neuroporus, *pd* präoraler Darm, *vd* ventraler Darm.

Die Zellhaufen werden oralwärts immer dünner und formieren das vordere Ende des Darmdaches.

Die innige Beziehung dieser Zellschicht mit der Wand des Kopfdarmes zeigt eine auffallende Aehnlichkeit mit Verhältnissen, wie sie von Goette (8) bei *Petromyzon* geschildert wurden. Da, wo der Kopfdarm mit der darüber liegenden medianen Zellmasse und Chorda zusammenstösst, besteht eine scharfe Grenze. Die Kopfdarmhöhle ist stark verbreitert und in die Länge gewachsen; ein dorsaler Auswuchs — präoraler Darm — hat sich verkleinert und seine Form geändert. Die auffallendste Umwandlung zeigt die orale und dorsale Wand des Kopfdarmes, von welchen jene wenig, diese an ihrer Grenze gegen das Mesoderm sehr an Dicke zugenommen hat. Diese Verdickung der Wandungen des präoralen Darmes scheint in directem Zusammenhang mit seiner Längenreduction zu stehen.

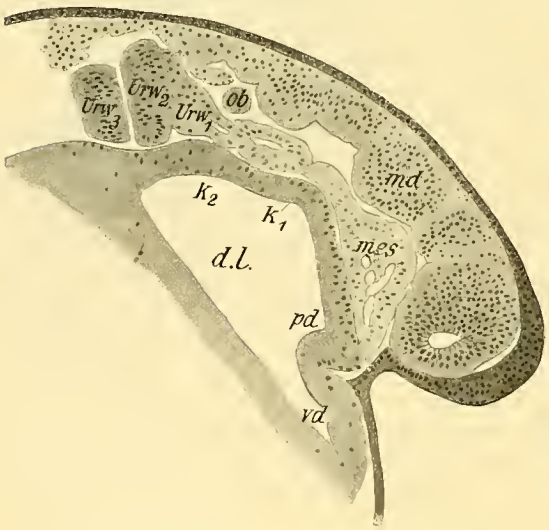

Fig. 7. Lateraler Sagittalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 29—30. *dl* Darmlumen, k_1 und k_2 1. und 2. Kiementasche, *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm, *ob* Ohrbläschen, *pd* präoraler Darm, urw_1 urw_2, urw_3 1., 2. und 3. Urwirbel, *vd* ventrales Darmlumen.

Aehnliche Verhältnisse hat Kupffer (4) bei *Petromyzon* beschrieben, wo jene ebenfalls als „präoraler Darm" bestehende dorsale Ausbuchtung vollständig vom Darm abgegliedert wird. Bei *Ceratodus* aber nimmt dieser Darmabschnitt unter gleichzeitiger Dickenzunahme der Wände fortschreitend ab, wodurch die darüber gelegene mediane Zelllage mehr und mehr reducirt wird.

In einem in Textfig. 7 abgebildeten lateralen Sagittalschnitt sind caudal die ersten beiden selbständigen Urwirbel (Urw_2, Urw_3) und der Boden des Ohrbläschens (*ob*) getroffen. Die 1. und 2. Schlundtasche erscheinen als seichte Ausbuchtungen des Kiemendarmes.

Hinter dem Ohrbläschen zeigen sich in Textfig. 7 im Ganzen 3 Somiten, von denen die beiden letzten bereits die beginnende Differenzirung in Musculatur erkennen lassen. Der erste und vorderste (Urw_1) Urwirbel setzt sich, wie oben bereits beschrieben wurde, direct in das Kopfmesoderm (*mes*) fort, das, leicht ventral gekrümmt, der dorsalen Darmwand unmittelbar anliegt. Das Kopfmesoderm zeigt in dieser Schnittebene zwei Einschnürungen: die eine unmittelbar über der dorsal ausgebuchteten Wand der 2. Schlundtasche (k_2) resp. zwischen dieser und dem Ohrbläschen (*ob*), die andere über und etwas hinter der 1. Schlund- oder Hyomandibulartasche (k_1).

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

In jedem dieser beiden Abschnitte des Kopfmesoderms finden sich central gelegene, schlitzförmige Spalten, die ebenso wie dieses segmentale Kopfmesoderm gegliedert erscheinen.

Von der Hyomandibulartasche (k_1) angefangen, streicht das Kopfmesoderm zunächst in Form eines schmalen Bandes eine kurze Strecke über das Darmdach hin und geht dann oral in eine mächtige, dorsal ausladende Zellmasse (*mes*) von fast dreieckiger Gestalt über.

Diese Masse liegt in dem Raum zwischen Darmdach, lateraler Wand des Hirnrohres und der Augenblase und tritt oral mit ersterem in directen Contact. Es zeigen sich demnach auch an dieser Stelle Verhältnisse in den Beziehungen zwischen Darm und Kopfmesoderm, wie sie in Textfig. 6 bei einem Medianschnitt beschrieben wurden.

Auch in diesem oralen Kopfmesoderm finden sich schmale, aber unregelmässige Höhlen, die in späteren Stadien manchmal fehlen. Hier erscheint dann das Mesoderm vor der 1. Schlundtasche als eine compacte Masse.

In einem Querschnitt durch einen Embryo, der in seinem Entwickelungsgrade dem eben beschriebenen Stadium entspricht, hat sich der Kopf rückwärts bis in die Höhe des hinteren Endes der Augenblase abgefaltet.

Der Schnitt (Textfig. 8) trifft das vordere Ende des präoralen Darmes. Die Darmwand ist lateral und ventral scharf begrenzt. An dieser Stelle liegen dorsale Wand des Vorderdarmes und ventrale des präoralen Darmes innig einander an. Die Seitenwände des präoralen Darmes stehen in directem Contact mit dem Ektoderm — in der abgebildeten Serie sind dieselben etwas durch Schrumpfung retrahirt — an dem der fortschreitende Abfaltungsprocess durch die nach innen vorspringenden Ektodermwandungen zum Ausdruck kommt.

Die Darmwand wird von grossen, cylindrischen Zellen gebildet, welche dorsal nicht deutlich von den darüber liegenden Zellen des Mesoderms abgegrenzt sind.

Dieses selbst (*mes*) stellt eine grosse, breite Masse dar, die sich seitlich dem Hirnrohr, ventral dem Darmrohr (*pd*) anlegt.

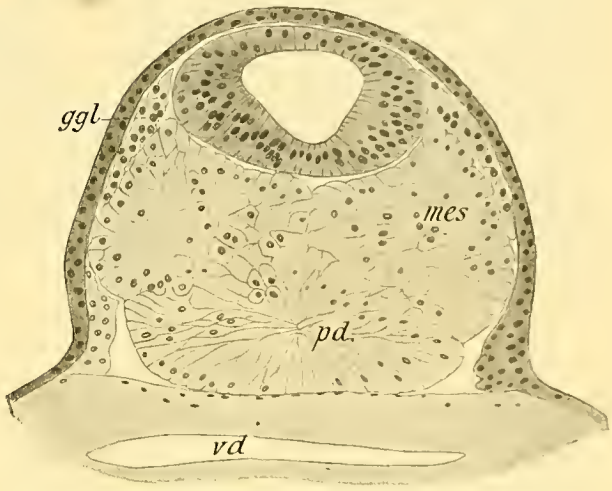

Fig. 8. Querschnitt durch den Vorderkopf im Gebiete des präoralen Darmes (*pd*) von einem *Ceratodus*-Embryo, Stadium 29—30. *ggl* Ganglienleiste, *mes* Kopfmesoderm, *od* ventrales Darmlumen.

Die Seitenwände des Mesoderms werden in ihrem oberen Abschnitt von dem Ektoderm abgetrennt durch die abwärts vorwachsenden Zellen der Ganglienleiste (*ggl*), die stellenweise noch in innigem Connex mit dem Hirnrohr gefunden wird.

Das Mesoderm besteht aus einer corticalen Lage von grossen, polygonalen Zellen, die, lateral und dorsal gelegen, in der Medianebene einander dicht anliegen und so das Mesoderm des Vorderkopfes als eine gemeinsame abgeschlossene Masse erscheinen lassen.

Die centrale Masse des Vorderkopfmesoderms besteht aus irregulär angeordneten, polygonalen Zellen, zwischen welchen in vielen Schnitten meist schlitzförmig aussehende Höhlen gefunden werden können.

Verfolgt man diese Serie caudalwärts, so dehnt sich das Darmlumen aus, und die laterale Portion des Mesoderms verschmälert sich; seine mediane Verbindung setzt sich immer schärfer von der Darmwand ab und in seinem dorsalen Abschnitt kommt die Chorda zum Vorschein.

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

In der Höhe der 1. Schlundtasche erscheint das Mesoderm aus zwei Zelllagen zusammengesetzt, doch sind seine Zellen im Vergleich mit jenen des Schnittes Textfig. 8 stark reducirt. Die 1. Schlundtasche steht mit dem Ektoderm auf eine schmale Strecke hin in directem Zusammenhang.

Die Textfig. 9 giebt einen Schnitt wieder, der caudal durch diese eben erwähnte Partie der 1. Schlundtasche gelegt ist.

Hier zeigt die Darmwand zwei Ausbuchtungen, von denen die lateral und nach unten gelegene die 2. Schlundtasche (k_2) darstellt und von dem zweischichtigen Ektoderm durch einen in Folge von Schrumpfung entstandenen Spalt zurückgezogen erscheint. Die andere Ausbuchtung (k_1) liegt in der Mitte zwischen der 2. Schlundtasche und der Chorda und ist das caudale Ende der 1. oder hyomandihularen Schlundtasche.

Das Mesoderm (*mes*) umschliesst eine deutliche Höhle, umgeben von cubischen Zellen. Von hier erstreckt sich eine dünne Lage eines Gewebsstreifens bis zu dem Punkt, wo die 2. Kiemenspalte an das Ektoderm herantritt.

Jene kleine Gruppe von Zellen bei *ggl*, welche dorsal dem Mesoderm anliegen, gehört der Ganglienleiste an, und zwar dem Abschnitte der Acustico-Facialis-Anlage.

Die Seitenplatte (*spl*) ist in dieser Region dünn und flach und zeigt noch nicht die charakteristische Form eines Visceralbogens.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der in dieser Mesodermregion gelegenen Höhle unter *mes*. Dieselbe nimmt caudal mehr und mehr ab, wird hinter der 1. Schlundtasche zu einem schmalen Spalt und erscheint wieder in ihrer früheren Form in der Höhe der vorderen Wand des Ohrbläschens.

Fig. 9.

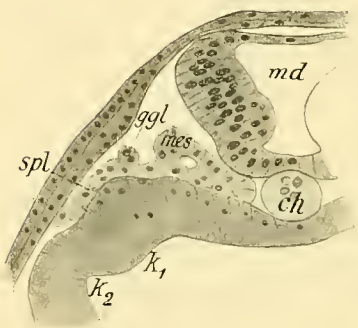

Fig. 10.

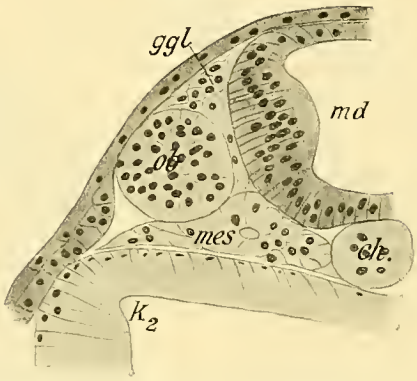

Fig. 9. Querschnitt durch die Kopfregion eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 29—30 im vorderen Chordabereich. *ch* Chorda, *ggl* Ganglienleiste, k_1 und k_2 1. und 2. Kiementasche, *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm, *spl* Seitenplatte.

Fig. 10. Querschnitt durch Stadium 29—30 eines *Ceratodus*-Embryos in der Höhe des oralen Endes des Ohrbläschens und der Mitte der 2. Schlundtasche. *ch* Chorda, *ggl* Ganglienleiste, k_2 2. Schlundtasche, *md* Medullarrohr, *mes* Mesoderm, *ob* Ohrbläschen.

Der in Textfig. 10 abgebildete Querschnitt ist in der Höhe der Mitte der 2. Schlundtasche gelegt, und hier zeigt das Kopfmesoderm auch jene in Textfig. 9 beschriebene Höhle und conforme Anordnung der Zellen. Ich hebe hervor, dass die eben beschriebenen Verhältnisse sich auf der anderen Seite nicht genau in derselben Weise wiederfinden. Die Mesodermhöhle vor allem erscheint hier nur als feiner Spalt.

Verfolgt man die Serie einige Schnitte weiter, so sieht man das Mesoderm in Form eines zweischichtigen Blattes sich nach abwärts zwischen Ektoderm und Dotter erstrecken. Hinter der 2. Schlundtasche nimmt das axiale Mesoderm allmählich die Form eines schmalen Zellstreifens an, der zwischen Hirn, Chorda und Ohrbläschen hinzieht. Von hier ab geht dieser Zellstrang ununterbrochen in den 1. Urwirbel über.

Eine Bestätigung dieser an den Querserien gemachten Beobachtungen ist in den Sagittalserien gegeben.

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

Vergleicht man die Textfigg. 2 und 7, so sieht man das mesodermale Zelllager, das sich oralwärts vom 1. Somiten an erstreckt, in gewissem Sinne segmentiert und zwar in der von VAN WIJHE (14) mitgetheilten Weise, aber entgegengesetzt den von FRORIEP (15) bei *Torpedo* gemachten Beobachtungen, der im präotischen Abschnitt die Existenz von wirklichen Segmenten leugnete.

In dem etwas älteren Stadium 30 ist die Abschnürung des Kopfes bis zu einem Punkt in der Mitte zwischen 1. und 2. Schlundtasche vorgeschritten.

Zu dieser Zeit ist die Hirnaxe fast im rechten Winkel gekrümmt. Ektoderm und Entoderm zeigen sich in dem Gebiete zwischen Infundibulum und 1. Schlundtasche vereinigt. Von den beiden vorhandenen Schlundtaschen ist die erste auf eine weite Strecke hin mit dem Ektoderm vereinigt und die 2. Schlundtasche erscheint unterhalb des Ohrbläschens mit dem Ektoderm in Verbindung.

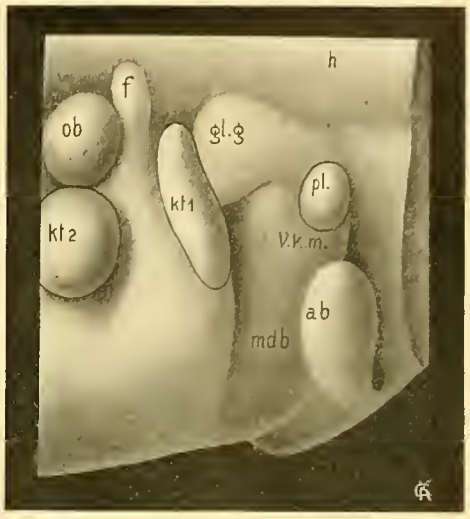

Fig. 11. Modell der Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 30. *ab* Augenblase, *f* N. facialis, *glg* Ganglion Gasseri, *h* Hirn, kt_1, kt_2 1. und 2. Schlundtasche, *mdb* Mandibularbogen, *ob* Ohrbläschen, *pl* Plakode, *vkm* Vorderkopfmesoderm.

Den Raum zwischen der 1. Schlundtasche und der Augenblase nimmt eine Zellmasse ein, welche caudal über die 1. Schlundtasche in Form eines schmalen Streifens hinwegzieht. Ueber dem Mesoderm liegt an dieser Stelle ein Zellcomplex, der von der Ganglienleiste getheilt erscheint, und mit dem Hirndache durch einen Zellstrang (im Modell nicht eingetragen) in Verbindung steht. Dorsal von der Mitte der Augenblase (*ab*) erstreckt sich über einen Abschnitt von vier Schnitten (je 20 μ Dicke) hin die Ganglienleiste *gl.g* und tritt bei *pl* an das Ektoderm heran. Hinter der 1. Kiementasche (kt_1) verläuft das Mesoderm in Form eines zweiblätterigen Zellblattes ventralwärts, indem es die Wände des Kiemendarmes seitlich umschliesst. Ventral von der 2. Kiementasche (k_2) weichen die beiden Blätter aus einander, um die Pericardialhöhle zu bilden, deren orale Wand continuirlich in den Hyoidbogen und Mandibularbogen (*mdb*) übergeht.

Dieser zieht neben der 1. Schlundtasche vorwärts und geht in das ungegliederte Kopfmesoderm über. Die in dem vorhergehenden Stadium 29—31 beschriebenen präoralen Mesodermabschnitte konnte ich hier nicht mehr finden; die Zellen ihrer Wand haben sich zum Theil aufgelöst und die Form von Mesenchym angenommen.

Die Textfig. 12 ist einer Querschnittserie des Stadiums 32 entnommen, unmittelbar vor der differenzirten Chorda.

In diesem Stadium finden sich bereits die ersten Anzeichen einer weiter vorgeschrittenen Entwickelung des Kopfmesoderms.

Im Schnitt Textfig. 12 ist das Vorderhirn (*vh*) unmittelbar vor dem Augenstiel getroffen, das Nachhirn nahe der Stelle, wo das Ganglion Gasseri mit ihm in Verbindung tritt. Der Raum zwischen den beiden Hirnabschnitten ist von dotterreichen Zellen eingenommen, die im centralen Theil unregelmässige, seitlich cubische Formen zeigen. Ein dünner Spalt sondert einen schmaleren, vorderen Abschnitt des Mesoderms von der Hauptmasse ab. Dieser kleinere Theil liegt dem Boden und der Seitenwand des Vorderhirns und der medialen Wand der Augenblase unmittelbar an. Die grössere Portion des Mesoderms grenzt an das Ganglion Gasseri (*glG*), und eine Kette von Zellen (*ggl*) erstreckt sich vorwärts an die mediale Seite der Augenblasen heran. In dem Mesoderm, unmittelbar vor der 1. Schlundtasche, findet sich in dieser

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

Serie eine kleine Höhle, die von etwas unregelmässig angeordneten Zellen umgeben wird (diese Stelle ist im vorliegenden Schnitt nicht getroffen).

Der etwas schief gelegte Längsschnitt Textfig. 13 trifft dorsal das Gehirn (*md*) und Rückenmark fast in der Axe, ebenso die Chorda (*ch*). Ventral ist die seitliche Partie der Mundbucht, sowie die weite Höhle des Kopfdarmes (*dd*) getroffen, welcher oral und dorsal in einen stumpf abschliessenden Schnabel, den präoralen Darm (*pd*), übergeht.

Das Darmdach ist vollständig isolirt von dem darüber liegenden Mesoderm; eine keilförmige Hypophyseneinstülpung (*hy*) erstreckt sich zwischen Infundibulum und vordere Wand des Kopfdarmes. Unter-

Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14.

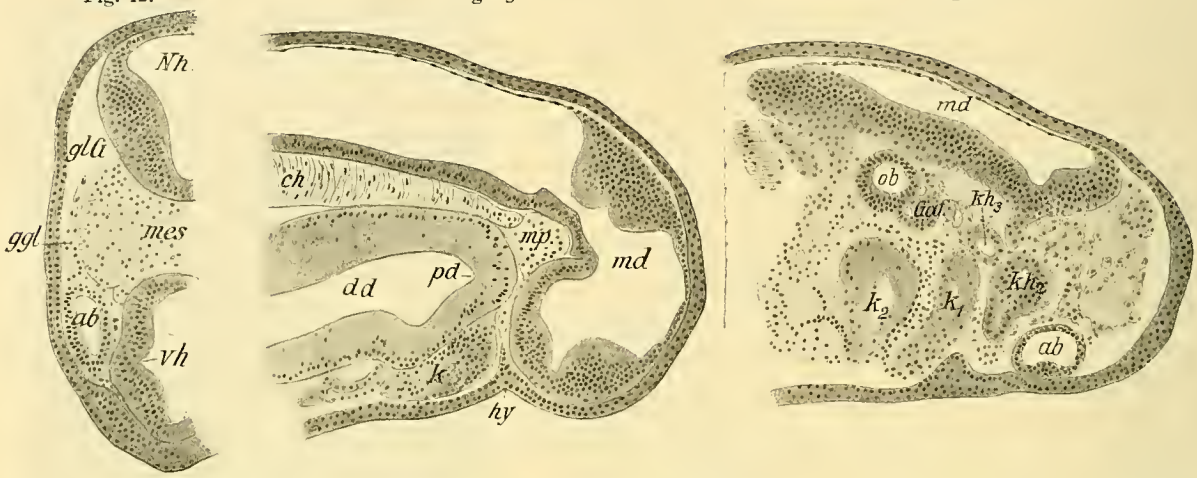

Fig. 12. Querschnitt durch den Kopf unmittelbar vor dem oralen Chordaende. *Ceratodus*-Stadium 32. *ab* Augenblase, *ggl* Ganglienleiste, *glg* Ganglion Gasseri, *mes* Mesoderm, *nh* Nachhirn, *vh* Vorderhirn.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch einen *Ceratodus*-Embryo im Stadium 34—35. *ch* Chorda, *dd* Darm, *hy* Hypophysenanlage, *k* 1. Kiemenbogen (Mandibularbogen), *md* Hirn, *mp* Mittelplatte, *pd* präoraler Darm.

Fig. 14. Lateraler Sagittalschnitt durch das Stadium 34—35 (derselbe Embryo wie in Fig. 13). *ab* Augenblase, *Gaf* Ganglion acustico-faciale, k_1, k_2 1. und 2. Kiemenspalte, kh_2, kh_3 Kopfhöhlen, *md* Medullarrohr, *ob* Ohrbläschen.

halb des Kopfdarmes ist der Mandibularbogen (*k*) angeschnitten. Derselbe wird von grossen, dotterreichen, cubischen Zellen zusammengesetzt, die um eine feine, schlitzförmige Höhle orientirt sind.

Der mittlere Abschnitt des Kopfmesoderms (*mp*) liegt in Form einer grossen triangulären Masse in dem Raum zwischen Hirnboden, Chorda und vorderem Ende des Darmdaches, unmittelbar hinter dem Infundibulum. In die caudale Partie dieser Mesodermmasse senkt sich die Chorda mit dem vordersten stumpfen Ende ein.

Die Textfig. 14 giebt einen lateralen Sagittalschnitt derselben Serie wieder und zeigt die Augenblase (*ab*), Ohrbläschen (*ob*), und die 2 ersten Schlundtaschen k_1 und k_2 getroffen. Wesentlich verschieden zeigt sich die Configuration des Kopfmesoderms. Dasselbe erstreckt sich zwischen Ohrbläschen und 2. Kiementasche in Form eines schmalen Bandes oralwärts und wird von schmalen, polygonalen Zellen gebildet, die in einfacher oder doppelter Lage angeordnet sind. Nach vorne zu nehmen diese Zellen an Grösse etwas zu und bilden über der 1. Schlundtasche (k_1) die Wandung von 2 rundlichen Höhlen (kh_3). Die eine derselben liegt etwas caudal, die andere etwas oral von der 1. Schlundtasche. Weiter oralwärts schliesst sich eine dritte Höhle (kh_2) an, deren Wandung von einer doppelten Lage grosser, cubischer Zellen gebildet wird. Diese Kopfhöhle schiebt sich in den Raum zwischen 1. Kiementasche (k_1) und Augenblase (*ab*) ein und steht in einer mehr lateral gelegenen Schnittebene in unmittelbarer Berührung

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

mit dem Ganglion Gasseri. Lage und Bau ermöglichen in dieser Bildung die Mandibularhöhle der Selachier zu erkennen, wie sie z. B. von VAN WIJHE (14) beschrieben wurde. Der ventralwärts gerichtete Fortsatz dieser Kopfhöhle (kh_2), welcher sich scharf von einem breiten dorsalen Theil abhebt, geht, in der Serie verfolgt, continuirlich in den Mandibularbogen über.

Jener Mesodermabschnitt (kh_3), der über der Kuppe der 1. Schlundtasche (kh_1) gelegen ist, erscheint theilweise abgegliedert von der Wandung der Mandibularhöhle (kh_2) durch eine tiefe Einsenkung, in der das Ganglion Gasseri eingebettet liegt. Caudalwärts geht die Wandung dieser Mesodermanlage unmittelbar in jenen Mesodermstreifen über, der unterhalb des Ohrbläschens sich hinzieht. Seine Lagebeziehung zur 1. Schlundtasche steht im Einklang mit jener der 3. Kopfhöhle, wie dieselbe von VAN WIJHE bei *Scyllium*, von HOFFMANN (5) bei *Acanthias*, von NEAL (6) und SEWERTZOFF (16) bei *Torpedo* beschrieben wurde.

Die Mesodermanlagen (kh_3), in Textfig. 14 deutlich von einander getrennt, zeigen auf dem Querschnitt deutliche Communication ohne die Spur einer seitlichen Einschnürung der Wandungen. Darum glaube ich den ganzen Abschnitt kh_3 als eine einheitliche Bildung auffassen zu müssen.

Einen klaren Einblick in das Verhalten der Kopfhöhlen im Stadium 34 giebt der Querschnitt Textfig. 15, der das Vorderhirn (*vh*) unmittelbar vor den Augenblasen und das Nachhirn (*nh*) in der Höhe des Bodens der Ohrbläschen (*ob*) trifft. Dem Ohrbläschen unmittelbar anliegend, ist das Acustico-facialis-Ganglion (*Gaf*) getroffen. Man sieht hier, dass das von mir in Textfig. 14 mit kh_3 bezeichnete Mesodermsegment hier (kh_3), die 3. Kopfhöhle, zwei Lumina zeigt, von denen das hintere und obere schmal und nach vorne und unten in eine enge Spalte ausgezogen ist. Das andere Lumen ist rund und vollkommen umgeben von cubischen Zellen, während die Wand des schmalen Lumens von mehr unregelmässigen Zellen gebildet wird, die mehr den Charakter des Mesoderms zeigen, das zwischen Ohrbläschen (*ob*) und Chorda (*ch*) gelegen ist. Nach vorne ist die Mandibularhöhle getroffen (kh_2), die ein rundes, von epithelialen Zellen umschlossenes Lumen zeigt. Sie ist von der 3. Kopfhöhle deutlich abgeschieden.

Fig. 15. Querschnitt durch den Kopf eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 34. *ch* Chorda, *dw* Darmwand, *Gaf* Ganglion acustico-faciale, *ggl* Ganglienleiste, kh_1, kh_2 und kh_3 Kopfhöhlen, *nh* Nachhirn, *ob* Ohrbläschen, *vh* Vorderhirn, *zw* Zwischenstrang.

Medial von den Kopfhöhlen liegen grosse, irregulär geformte Zellen und schieben sich in den Raum zwischen Vorderhirn (*vh*) und Darmwand (*dw*) ein. Verfolgt man die Serie oralwärts, so sieht man die Wände der Kopfhöhlen unmittelbar mit diesen Zellen im Zusammenhang stehen, die über der Darmkuppe (*dw*) die Medianebene des Embryos überkreuzen und in die mediale Wand der Kopfhöhlen der gegenüberliegenden Seite übergehen.

In Textfig. 14 ist noch ein anderer Mesodermabschnitt (*zw*) zu sehen, der sich scharf von dem eben beschriebenen unterscheidet. Er liegt dem Boden und den Seiten des Vorderhirns an und besteht aus einer zweifachen Reihe cubischer Zellen, die sich in jeder Beziehung von den irregulär geformten Zellen trennen lassen, welche, die Mittelebene des Embryos überkreuzend, sich zwischen Darmkuppe und diesen Zellstrang (*zw*) einschieben.

Zwischen diesen beiden Zelllagen findet sich kein Spalt, und sie enden beiderseits abgerundet, mit ihren Enden der Seitenwand des Vorderhirns anliegend. Wir haben in dieser Bildung das Prämandibularsegment vor uns; der die Medianebene überkreuzende Epithelstrang ist der Zwischenstrang, dessen erstes

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

Auftreten in Textfig. 11 zu erkennen war. Die in dieser Gestalt in Textfig. 16 abgebildete Höhle (kh_1) ist schmal und ist eine secundäre Bildung, die erst im Stadium 37 in Erscheinung tritt, während der Zwischenstrang solide bleibt. Die Hyoidhöhle (über und unter kh_3) ist nahe hinter der Stelle getroffen, wo die beiden getrennten Höhlen in eine gemeinsame übergehen. Verfolgt man diese Kopfhöhle weiter caudalwärts, so sieht man die die hintere Wand derselben bildenden Zellen sich ablösen und in etwas späteren Stadien direct in das umgebende Mesenchym übergehen; damit leitet sich die Auflösung dieses Kopfhöhlenabschnittes ein. Einen vollkommen analogen Vorgang zeigt der zwischen Chorda (*ch*) und Zwischenstrang gelegene Mesodermabschnitt *mp*. Es ist hier an der dorsalen Partie bereits zu einer Auflockerung der Zellen gekommen, und bei fortschreitender Entwickelung zeigen spätere Stadien diese ganze Gegend erfüllt von typischem Mesenchymgewebe.

Fig. 16.

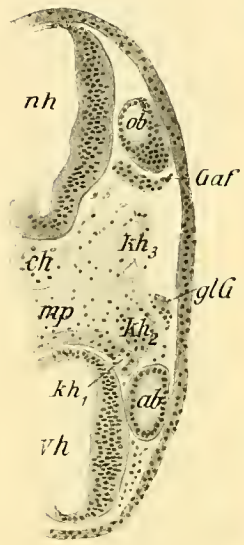

Fig. 17.

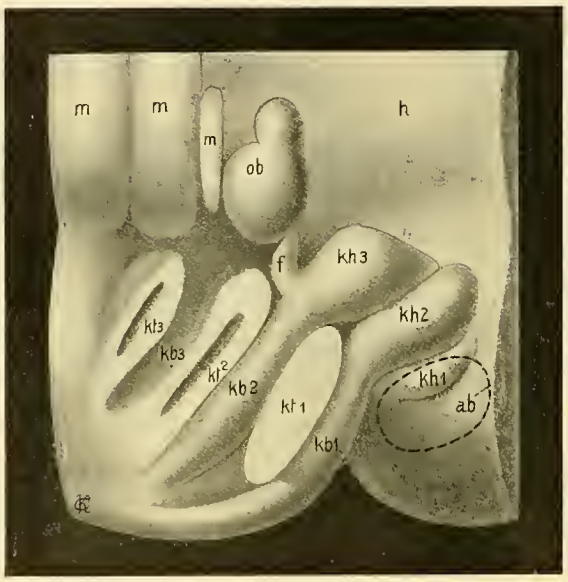

Fig. 16. Querschnitt durch die Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 37. *ab* Augenblase, *ch* Chorda, *Gaf* Ganglion acustico-faciale, *glG* Ganglion Gasseri, kh_1, kh_2, kh_3 1.—3. Kopfhöhle, *mp* Mesoderm, *nh* Nachhirn, *ob* Ohrbläschen, *vh* Vorderhirn.

Fig. 17. Modell der Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 39—40. *ab* Contour der Augenblase, *f* N. facialis, *h* Hirn, kb_1, kb_2, kb_3 1.—3. Schlundbogen, kh_1 Prämandibularhöhle, kh_2 Mandibularhöhle, kh_3 Hyoidhöhle, kt_1, kt_2, kt_3 1.—3. Schlundtasche, *m* Myotome.

Die Form der Kopfhöhlen und die gegenseitigen Beziehungen der Höhlenzellen zu einander kann aus dem in Textfig. 17 abgebildeten Modell ersehen werden, das auf dem Wege der Plattenmodellirmethode hergestellt die rechte Seite der Embryonalanlage zeigt. In diesem Entwickelungsstadium waren die 3 vorderen Schlundtaschen (kt_1, kt_2, kt_3) mit dem Ektoderm verschmolzen und bei einer vierten das Entoderm mit dem Ektoderm in Contact getreten. Zwischen die Schlundtaschen schieben sich die Visceralbogen ein, von denen nur der Mandibularbogen eine Höhle aufweist. Der lange und breite 1. oder Mandibularbogen (kb_1) erstreckt sich auf- und vorwärts zwischen die 1. Kiementasche (kt_1) und die Augenblase (*ab*). Er endet in Form einer keulenförmigen Verdickung (kh_2), welche die Augenblase (*ab*) überlagert. Hier eingeschlossen liegt die Mandibularhöhle, die von einem weiten Hohlraum gebildet wird, der sich nach abwärts in den Mandibularbogen in Form eines feinen Spaltes erstreckt. An die ventrale und vordere Begrenzung der Mandibularhöhle (kh_2) legt sich eine zweite Masse (kh_1) an, die den Raum zwischen Mandibularhöhle (kh_2), Augenblase (*ab*) mit Augenstiel und lateraler Wand des Vorderhirns ausfüllt. Diese Masse (kh_1) hat ungefähr dreieckige Form mit abgestumpften Ecken, von denen das eine medialwärts gegen den Zwischenstrang gerichtet ist; die Masse zeigt in ihrem Innern einen Hohlraum, der als Prämandibularhöhle zu deuten ist.

Dorsal und caudal von der Mandibularhöhle (kh_2) schliesst sich an letztere eine dritte Bildung (kh_3) an, die von fast gleicher Breite, aber etwas kürzer ist als die Mandibularhöhle (kh_2). Im Innern dieser Masse liegt eine schmale runde Höhle, deren Wände dorsal und lateral von cubischen Zellen gebildet

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

werden, während caudal die Wand direct in das Kopfmesoderm resp. Mesenchym sich fortsetzt. Das Lumen der 3. Kopfhöhle erstreckt sich bis in die Höhe der 1. Schlundtasche (kt_1), und ihre Wandung geht ventral direct in den Hyoidbogen (kb_2) über, in den sich jedoch das Lumen der Kopfhöhle nicht ausdehnt.

Die von diesem Stadium an auftretenden Veränderungen im Gebiete der Kopfhöhlen betreffen hauptsächlich die Prämandibularhöhle, die rasch an Durchmesser gewinnt, während die mandibulare und das dritte Paar Kopfhöhlen noch einige Zeit auf derselben Entwickelungsstufe stehen bleiben, wie das beim vorhergehenden Modell beschrieben wurde.

Eine neue Phase der Entwickelung tritt im Stadium 42 in Erscheinung, wo sowohl die Prämandibularhöhlen (kh_1) wie die beiden anderen Paare sich stark verändert haben. Die Textfig. 18 giebt hiervon auf dem Querschnitt eine Anschauung. Hier zeigen sich die Prämandibularhöhlen (kh_1 nur auf einer Seite ausgeführt) stark vergrössert, von birnförmiger Gestalt und deren Wand von einer einzigen Lage cubischer Zellen gebildet. Vorwärts gegen die Mediane verschmälern sich diese Höhlen rasch, und ihre Wände gehen in den die Mittelebene überbrückenden Zellstrang (*zw*), den Zwischenstrang, über, der, in der Nähe der Kopfhöhlen deutlich ausgeprägt, in der Mittelregion des Embryos schwer zu verfolgen ist; hier liegt er unter der Chordaspitze unmittelbar am Infundibulum. Das Chordaende ist umgeben von einer Masse mesenchymähnlicher Zellen, die ihm dicht anliegen. Die Wände der Prämandibularhöhlen bestehen nicht überall aus denselben Zellen, so nehmen dieselben z. B. etwas hinter der in Textfig. 18 abgebildeten Schnittebene die doppelte Höhe an.

Auch die Mandibularhöhle (kh_2) hat sich in diesem Stadium verändert. Ihre Form ist nicht mehr rund, sondern etwas irregulär, eine Erscheinung, die in der Auflösung ihrer medialen Wand begründet ist. Hier haben die Zellen begonnen, sich zu lockern und sich mit dem Mesenchym zu mischen, das in der centralen Partie des Embryos in dichten Massen liegt. In der Mandibularhöhle selbst liegen ebenfalls zuweilen freie Zellen. Verdickt hat sich die Seitenwand dieser Kopfhöhle, die nunmehr eine doppelte Lage von Zellen aufweist und von dem Ganglion Gasseri (*glG*) dorsal und lateral flankirt wird. Verfolgt man diese Serie weiter caudalwärts, so zeigt der nächste Schnitt eine Masse radiär angeordneter Zellen, die medial von der Mandibularhöhle und in unmittelbarem Contact mit der hier aufgelockerten Wand derselben liegen. Diese Zellmasse setzt sich caudal weiter fort, so einen Zellstab bildend, der mit der Wand der 3. Kopfhöhle in directer Verbindung steht. Diese ist von demselben Stadium in der Textfig. 19 abgebildet, es ist das ein Schnitt unmittelbar hinter dem Ganglion Gasseri. Ihre in transversaler Richtung verschmälerte Höhle erscheint lateral convex vorspringend, medial concav

Fig. 18.

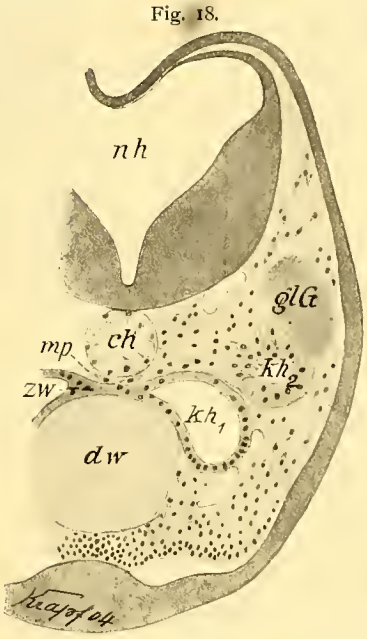

Fig. 19.

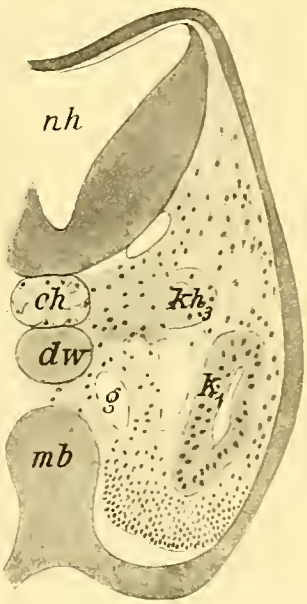

Fig. 18. Querschnitt durch die Gegend der Kopfhöhlen kh_1 und kh_2 im Stadium 42. *ch* Chorda, *dw* orale Darmwand, *glg* Ganglion Gasseri, *mp* Mesodermplatte, *nh* Nachhirn, *zw* Zwischenstrang.

Fig. 19. Stadium wie Fig. 18. *ch* Chorda, *dw* orale Darmwand, *g* Gefäss, k_1 Mandibularbogen, kh_3 3. Kopfhöhle, *mb* Mundbucht, *nh* Nachhirn.

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

eingebuchtet, und ihre Wand zeigt hier mesenchymatösen, dort deutlich epithelialen Charakter. In Textfig. 19 ist auch der Mandibularbogen (k_1) theilweise angeschnitten und weist eine schmale, aber deutliche Höhle, eingefasst von einem mehrschichtigen cubischen Epithel, auf.

Bedeutende Veränderungen zeigt in einem etwas älteren Stadium die Mandibularhöhle. Von ihrem vorderen Ende hat sich ein Fortsatz entwickelt, der eine äusserst feine Spalte aufweist und der über das Dach der Augenblase hin nach vorne sich erstreckt. Zu gleicher Zeit schwindet die Verbindung der Mandibularhöhle mit jener des Mandibularbogens, und nun scheinen die beiden Bildungen nur noch durch eine schmale Zellbrücke mit einander in Verbindung zu stehen. Die 3. Kopfhöhle besteht in dieser Zeit noch fort, obwohl sie durch die fortschreitende Umbildung der Mittelwandepithelien in Mesenchymzellen an Ausdehnung stark abgenommen hat. Deutlich ausgeprägt ist noch immer ihre seitliche Wand, die medial von jener Zellmasse gelegen ist, durch die Mandibularhöhle und Mandibularbogen vereinigt sind. Sie liegt nunmehr weit mehr nach vorne und dem Augenbecher mehr genähert als im vorher beschriebenen Stadium. Diese fortschreitende Verlagerung der 3. Kopfhöhle medial von der 2. steht im Einklang mit den Beobachtungen an Selachiern von van Wijhe, Hoffmann u. a. (l. c.)

In einem weiter vorgeschrittenen Stadium zeigen sich die Mandibularhöhlen noch mehr verändert. Der in Textfig. 20 abgebildete Querschnitt ist unmittelbar hinter der Augenanlage gelegt und zeigt in dieser Entwickelungsperiode (Stadium 44) die Mandibularhöhle (kh_2) von ovaler Form und ihre Wände von schmalen cubischen Zellen gebildet. Caudalwärts verliert sich die Höhle und die Zellen der Wand gehen direct in das umgebende Mesenchym über, während von der oralen Wand ein dünner Fortsatz ausgeht, der über den Augenbecher hinzieht. Derselbe Schnitt trifft auch die Prämandibularhöhle (kh_1), die ventral und medial eine aus mehrschichtigem cubischen Epithel gebildete Wand aufweist, lateral aber die scharfe Begrenzung gegen die Umgebung verloren hat und direct in das Mesenchym übergeht.

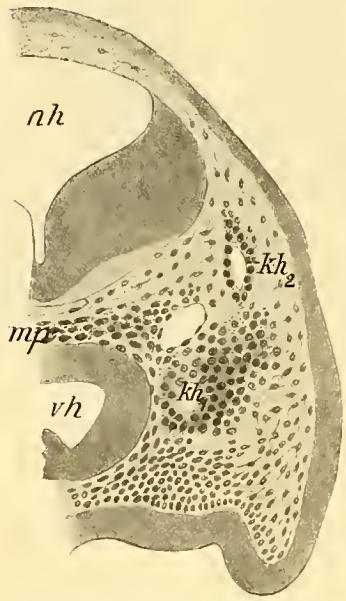

Fig. 20. Querschnitt von *Ceratodus forsteri* im Stadium 44 hinter der Augenblase. kh_1 und kh_2 Prämandibular- und Mandibularhöhle, *mp* Mesoderm, *nh* Nachhirn, *vh* Vorderhirn.

Um die Beziehungen der Kopfhöhlen zu dieser Zeit zu den umliegenden Gebilden klar zur Vorstellung zu bringen, gebe ich in Textfig. 21 die Reconstruction des Vorderkopfgebietes mit Einschluss der 1. Schlundtasche wieder. Diese erscheint als ein solider, entodermaler Auswuchs (kt_1) und im Vergleich mit derselben Bildung in Modell 2 (Textfig. 17) infortschreitender Reduction. Vergleicht man das Mandibularsegment kh_2 mit dem in Stadium 39—40 (Modell 17) abgebildeten, so erscheint dasselbe im Stadium 44 als eine fast selbständige Masse von annähernd cylindrischer Form, die mit dem Mandibularbogen (*mm*) vermittelst eines dünnen Stranges in Zusammenhang steht, der keine Höhle enthält und dessen Zellen bereits den Charakter der Mesenchymelemente anzunehmen beginnen. Es hat sich also zu dieser Zeit das Mandibularsegment kh_2 von dem Mandibularbogen deutlich abgegliedert und hat so im Vergleich mit Stadium 39—40 (Textfig. 17) eine grössere Selbständigkeit erlangt. Verschwunden ist im Stadium 44 der lange Mandibularbogen kb_2 des Stadiums 39—40 in seiner charakteristischen Form und hat sich in die grosse Masse *mm* umgewandelt. Vom dorsalen und oralen Abschnitt des Mandibularsegmentes kh_2 erstreckt sich ein zapfenförmiger Auswuchs (*os*) medial und über der Augenblase (*ab*) hin, wie das van Wijhe, Hoffmann u. A. bei den Selachiern beschrieben haben und in jüngster Zeit Lamb (17) die

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

betreffenden Verhältnisse bei einem 16 mm langen *Acanthias*-Embryo im Modelle wiedergegeben hat. Dabei zeigt sich eine auffallende Differenz im Verhalten des Mandibularsegmentes, die wahrscheinlich auf die rudimentäre Entwickelung dieses Gebildes bei *Ceratodus* zurückzuführen sein dürfte.

Während nun, vom Stadium 39—40 angefangen, in fortschreitender Reduction der 3. Somit VAN WIJHE's und das Mandibularsegment mit Ausnahme seines vorderen Auswuchses abgenommen haben, zeigt das Prämandibularsegment fortschreitende Entwickelung. Dasselbe (Textfig. 21 kh_1) ist hier von fast ovaler Form mit concaver Aussenfläche, um den Augenbecher aufzunehmen. Von seinem hinteren Rande sieht man zwei Auswüchse ausgehen, *oi* und *ri*, von denen der dorsale (*oi*) deutlich, der ventrale (*ri*) nur schwach ausgeprägt erscheint. An der mit *oi* bezeichneten Stelle des Prämandibularsegmentes kh_1 entwickelt sich ein Fort-

Fig. 21.

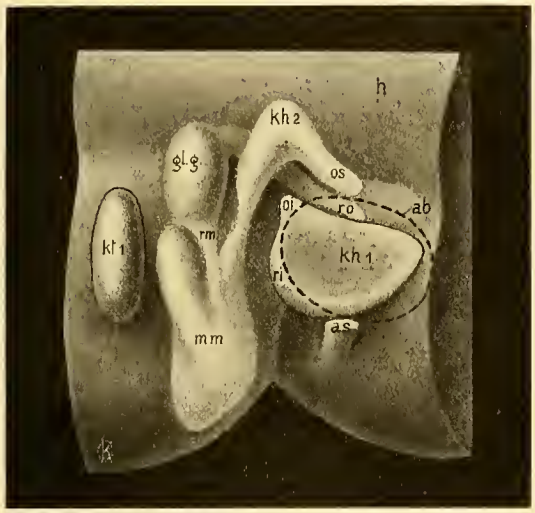

Fig. 22.

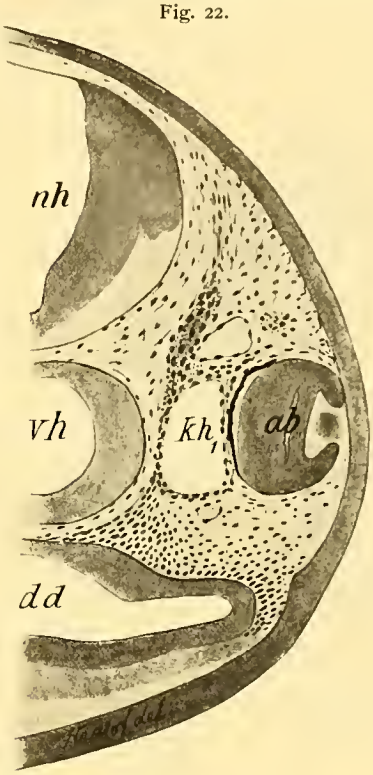

Fig. 21. Modell der Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 44. *ab* Contour der Augenblase, *as* Augenblasenstiel, *glg* Ganglion Gasseri, *h* Hirn, kh_1 Prämandibularhöhle, kh_2 Mandibularhöhle, kt_1 1. Kiementasche, *mm* Mandibularbogenmuskel, *oi* hintere obere Ausstülpung der Prämandibularhöhle, *os* vordere Ausstülpung der Mandibularhöhle, *ri* hintere untere Ausstülpung der Prämandibularhöhle, *rm* Ramus mandibularis, *ro* Ramus ophthalmicus.

Fig. 22. Querschnitt durch die Vorderkopfregion von *Ceratodus* im Stadium 45. *ab* Augenblase, *dd* dorsales Darmlumen, kh_1 Prämandibularhöhle, *nh* Nachhirn, *vh* Vorderhirn.

satz, dessen Zellen sich in Muskelzellen differenziren; im weiteren Verlaufe der Entwickelung erstreckt sich dieser Process am Rande entlang bis zum Punkte *ri*. Damit ist auch für *Ceratodus* die correspondirende Stelle gekennzeichnet, wo bei *Acanthias* HOFFMANN bereits analoge Vorgänge beschrieb.

An LAMB's Modellen ist dieses Auswachsen bei *Acanthias* bis zum Stadium des vollkommen entwickelten Musculus obliquus inferior zu sehen. Der M. rectus inferior entwickelt sich nach LAMB's Modell an einer Stelle, welche dem etwas weniger stark vorspringenden Punkte *ri* des *Ceratodus*-Modelles Textfig. 21 entspricht. Weiterhin beschreibt LAMB bei *Acanthias* einen wohlumgrenzten Bezirk am vorderen Umfang des Prämandibularsegmentes, von welchem der M. rectus superior und inferior ihren Ausgangspunkt nehmen. Wohl zeigt der vordere Rand des Prämandibularsegmentes kh_1 von *Ceratodus* einen oral vorspringenden Höcker, aber das zur Verfügung stehende Material war nicht ausreichend, um die weitere Entwickelung dieser Bildung verfolgen zu können.

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

Ihre grösste Ausdehnung erreicht die Prämandibularhöhle im Stadium 45, wie das in Textfig. 22 dargestellt ist. Hier liegt ihre laterale Wand dicht dem Augenbecher an und zwar dessen hinterer und medialer Wand. Von einer Verbindung der medialen und dorsalen Ecke mit dem Zwischenstrang, wie das in Textfig. 16 zu sehen war, hat sich hier nichts mehr erhalten. Der Zwischenstrang selbst ist im Stadium 45 nicht mehr zu erkennen; es überquert eine einheitliche Zellplatte, bestehend aus Mesenchymzellen, zwischen Chordaspitze und hinterer Infundibularwand die Medianebene. Die hintere Wand der Prämandibularhöhle besteht aus 2—3 Zelllagen, die an der äusseren Circumferenz aufgelockert erscheinen und in das umgebende Mesenchym übergehen. Im vorderen Abschnitt, wo die Höhle dicht dem Augenbecher anliegt, sind dorsolaterale und ventrolaterale Ecke der Wand auffallend stark verdickt; in ihrer übrigen Ausdehnung zeigen die Kopfhöhlenwandungen eine dünne Lage endothelartiger Zellen. Ueber den Augenbecher hin zieht ein Strang dotterbeladener Zellen, der eine kleine, spaltförmige Höhle — in Textfig. 22 nicht zu sehen — enthält. Dieser Zellstrang entspricht dem in Textfig. 21 (Modell 3) beschriebenen, nach vorne gerichteten Fortsatz der Mandibularhöhle. Diese ist im vorliegenden Stadium nicht mehr als solche zu erkennen, ihr Platz wird von einer Gruppe irregulär angeordneter Zellen eingenommen, die am caudalen Ende des keilförmig spitz nach oben ziehenden Zellstranges gelegen sind.

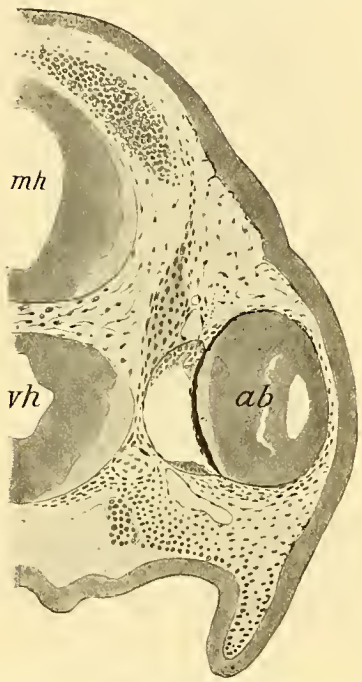

Fig. 23. Querschnitt durch die Prämandibularhöhle von *Ceratodus* im Stadium $45^1/_4$. *ab* Augenblase, *mh* Mittelhirn, *vh* Vorderhirn.

Die Textfig. 23 giebt ein Bild vom Verhalten der Prämandibularhöhle im Stadium $45^1/_4$. Dieselbe liegt unmittelbar hinter dem grössten Querdurchmesser des Auges und damit hinter dem N. opticus und zeigt eine etwas schmälere Lichtung als in der vorhergehenden Textfig. 22. Die die laterale und mediale Wand bildenden Zellen sind flach und endothelartig. Dorsalwärts nehmen dieselben cylindrische Form an und bilden dort ein gegen das Höhlenlumen vorspringendes Zellpolster, in das sich auf einigen Schnitten eine spaltförmige Höhle fortsetzt. Diese Zellen weisen eine deutliche fibrilläre Streifung auf, es sind früheste Stadien sich differenzirender Muskelzellen.

Auch die ventrale Wand der Kopfhöhle zeigt eine etwas stärker entwickelte epitheliale Zelllage, die ebenfalls in das Höhlenlumen vorspringt. Auch diese Zellen sind spindelförmig und tragen charakteristische Zeichen ihrer Umbildung in Muskelzellen an sich.

Ausserordentlich schwer ist die hintere Wand der Prämandibularhöhle von den dicht anliegenden mesenchymähnlichen Zellen auf Querschnitten zu trennen. Die in Schnitt 23 nicht getroffene Mandibularhöhle zeigt zu dieser Zeit im Allgemeinen noch dieselben Charaktere wie im vorhergehenden Stadium. Sie erscheint auf dem Querschnitt oval, und ihre Zellen sind noch reich mit Dotter beladen. Sie liegt dem Augenbecher dicht an und erstreckt sich an dessen dorsaler Circumferenz über die Ebene des Nervus opticus hinaus.

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

Zusammenfassung der Ergebnisse und Schlussfolgerungen.

So hat sich also gezeigt, dass das erste Anzeichen des sich im Vorderkopfe von *Ceratodus* entwickelnden Kopfmesoderms in einer paarigen, wenig ausgesprochenen Verdickung der dorsalen und lateralen Kanten des Urdarmdaches besteht.

Die Seitenwände des Urdarmes wachsen nach innen, um sich schliesslich in der Mittellinie zu vereinigen. Von da ab besteht ein einheitliches Urdarmdach in Form einer einzigen Platte, dessen Bildung in caudal-oraler Richtung fortschreitet und sich bis in die vordere Ausbuchtung, den präoralen Darm, hineinerstreckt. An dieser Stelle erfährt der Process eine Verzögerung, und die ungegliederte Chordamesodermplatte bleibt für einige Zeit im Zusammenhang mit den Darmzellen. Der auffallendste Unterschied in der Entwickelung des Vorderkopfmesoderms von *Petromyzon* und *Selachiern* einerseits und *Ceratodus* andererseits ist in der fehlenden oder doch sehr rudimentär auftretenden Chorda von *Ceratodus* in dieser Region gegeben.

Von Interesse erscheint in dieser Hinsicht, dass die rudimentäre Chordaanlage der Knochenfische sich weit mehr oralwärts erstreckt als bei *Ceratodus* (Gregory 18). Und damit in Einklang steht auch die Thatsache, dass bei *Ceratodus* die Chordaspitze erst lange, nachdem die Chordamesodermplatte sich abgegliedert hat, differenzirt erscheint, und zwar zu einer Zeit, wann das Vorderkopfmesoderm noch eine unpaare Bildung darstellt. Das präotische Mesoderm zeigt eine partielle Gliederung, die von hinten nach vorne vorwärts schreitet, und schliesslich finden sich 4 unvollständige Segmente, die denjenigen homolog sind, die von van Wijhe bei *Scyllium* und *Pristiurus* beschrieben werden. Das hinterste oder 4. Segment verliert bald seine Selbstständigkeit, während die 3 anderen deutlich ausgesprochene Höhlen mit epithelialen Wandungen darstellen. Gegen die Medianebene sind dieselben niemals deutlich differenzirt, sondern stehen mit der prächordalen Zellmasse in Zusammenhang, welche die Mittelebene der Kopfregion einnimmt. Die dritte Kopfhöhle — Hyoidhöhle — wandert medianwärts vor zur zweiten gegen den Augenbecher; ihr definitives Schicksal konnte ich an den mir zur Verfügung stehenden Stadien nicht feststellen. Die zweite Kopfhöhle nimmt im Verlaufe der Entwickelung immer mehr zu und steht in directem Zusammenhang mit der central gelegenen Höhle des Mandibularbogens. Von ihm gliedert sich dieselbe mit fortschreitender Entwickelung der Musculatur des Mandibularbogens ab. An ihrem anterodorsalen Umfang zeigt die Mandibularhöhle eine Ausbuchtung, die gegen den Augenbecher zu wächst und wohl abgegrenzt bleibt, auch noch zu der Zeit, wenn sich die Zellen der lateralen Mandibularhöhlenwand im umgebenden Mesenchym aufzulösen beginnen. Die erwähnte Ausbuchtung entspricht einem ähnlichen Gebilde bei den Selachiern, von dem der Musculus obliquus superior seinen Ursprung nimmt. Wesentlich verschieden von dem Entwickelungsgang der eben erwähnten Kopfhöhlen ist jener der ersten Kopfhöhle oder Prämandibularhöhle. Sie entsteht zuletzt von allen als eine solide Masse, die zunächst von dem Mandibularsegment durch eine seitliche Spalte abgegliedert erscheint. Die Trennung schreitet medianwärts vor, bis die trennenden Spalten sich in der Mittellinie treffen. Der hier gelegene Abschnitt erscheint unpaar und verbindet als „Zwischenstrang" zwei nur wenig stärker entwickelte Zellmassen, die sich lateral an den Zwischenstrang anschliessen. Das Prämandibularsegment entsteht von jenem Abschnitt der Mesodermplatte, der sich zuletzt von dem Urdarm — präoralen Darm — abgliedert. Bevor die Segmentirung bis zur Mittellinie vorgeschritten ist, haben die Enden dieser Anlage an Ausdehnung zugenommen, höhlen sich aus, und ihre Wände nehmen epitheliales Gefüge an. Auch der Zwischenstrang nimmt epithelialen Bau an, ohne jedoch ein Lumen auszubilden, wenn auch in denselben hinein die spitz auslaufenden Prämandibularhöhlen sich erstrecken. Lateral reicht

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

das Prämandibularsegment an die mediale Wand des Augenbechers heran; an bestimmten Stellen der Segmentwand entstehen Ausbuchtungen, deren Zellen sich in Musculatur differenziren, die, soweit das Material und die Vergleichung dieser Entwickelungsvorgänge mit anderen Thieren, z. B. *Acanthias*, es zu erschliessen erlaubt, zur Bildung der Oculomotoriusmusculatur führen. Der Zwischenstrang löst sich auf, seine Zellen gehen in Mesenchymgewebe über.

Literaturverzeichniss.

1) Semon, R., Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei *Ceratodus forsteri*. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Jena, G. Fischer, 1900.
2) —, Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*, Jena, G. Fischer, 1903.
3) Neumayer, L., Die Entwickelung des Darmkanales, von Luuge, Leber, Milz und Pankreas bei *Ceratodus forsteri*. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Jena, G. Fischer, 1904.
4) Kupffer, C. v., Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft 2. Die Entwickelung des Kopfes von *Ammocoetes planeri* u. a. O.
5) Hoffmann, C. K., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii. Morph. Jahrb., Bd. XXIV.
6) Neal, The segmentation of the nervous system in *Squalus Acanthias*. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College, Vol. XXXI, No. 7.
7) Platt, J. B., The development of the cartilaginous skull and of the brauchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. Morph. Jahrb., Bd. XXV.
8) Goette, A., Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere. Heft 5. Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*), Hamburg und Leipzig 1890.
9) Lwoff, B., Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei Wirbelthieren. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1904.
10) Schultze, O., Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von *Rana fusca*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.
11) Brauer, A., I. Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb., 1897.
12) Koltzoff, N. K., Entwickelungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*. Moskau 1902.
13) Platt, J. B., Further contribution to the morphology of the Vertebrate head. Anat. Anz., 1891.
14) van Wijhe, W., Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Sclachierkopfes, Amsterdam 1882.
15) Froriep, A., Zur Entwickelungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. Verh. Anat. Ges., 1902.
16) Sewertzoff, Studien zur Entwickelungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen, Moskau 1899.
17) Lamb, A. B., The development of the eye muscles in *Acanthias*. The American Journal of Anatomy, Vol. I.
18) Gregory, E. H., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Anat. Hefte, H. 64/65.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2884

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena

Jahr/Year: 1893-1913

Band/Volume: 4_1

Autor(en)/Author(s): Gregory E. H.

Artikel/Article: Die Entwickelung der Kopfhöhlen und des Kopfmesoderms bei Ceratodus forsteri. 641-660