

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier.

Von

Dr. Werner Klinkhardt in Leipzig.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Jena.)

Hierzu Tafel XIV—XVI und 6 Figuren im Text.

Einleitung.

Der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen lag darin, daß ich auf den Rat meines verehrten Lehrers, Herrn Professor H. E. ZIEGLER, die Entstehung der Nerven am Kopf der Selachier beobachten wollte, um die Befunde zur Beurteilung der schwebenden Streitfrage der Neuronenlehre zu verwenden. Bei dem Studium der Schnittserien zeigte sich aber, daß der Entwicklung mancher Nerven eine streifenartige Ektodermverdickung vorhergeht. Ich sah mich also genötigt, zuerst den Ektodermverdickungen des Kopfes meine Aufmerksamkeit zu widmen. Um mir hierüber Klarheit zu verschaffen, wandte ich die Methode der graphischen Rekonstruktion an, wobei ich auch die Ganglienanlagen mit einzeichnete. Als ich mich weiterhin eingehend mit der Literatur befaßte, fand ich, daß auch von den Ganglienanlagen keine ausreichende moderne Darstellung existiert, obwohl die Frage der Beteiligung des Ektoderms an der Anlage der Ganglien vielfach mit den verschiedensten Ergebnissen behandelt worden ist. Besonders vermißte ich überall übersichtliche und genaue bildliche Darstellungen verschiedener Stadien. Demzufolge beschloß ich, so gut wie möglich diese Lücke auszufüllen. Dabei fand ich verschiedenes andere, was mir genauerer Beschreibung wert erschien, so daß ich von meinem ursprünglichen Thema fast ganz abkam. Erst zuletzt wurde ich in gewissem Sinne wieder darauf zurückgeführt. Infolge dieses Werdeganges enthält meine Abhandlung Beiträge zur Entwicklung der Sinneslinien, Ganglien und Nerven am Kopfe der Selachier.

Ich möchte zuerst einen kurzen Hinweis auf die wichtigste Literatur geben, welche sich mit den Fragen der Embryologie der

Selachier beschäftigt, während die eingehendere kritische Würdigung der einzelnen Angaben der Autoren erst im Zusammenhang mit der Verwertung meiner eigenen Befunde und im Vergleich dazu erfolgen soll. Dort werden dann noch manche Autoren in Frage kommen, die ich an dieser Stelle nicht zu berücksichtigen brauche.

Das älteste klassische Werk, auf dem alle anderen Autoren weiter bauen, ist das Buch von F. M. BALFOUR. Unter dem Titel: „A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes“ vereinigt es eine Fülle von Beobachtungen über frühe und spätere Stadien verschiedener Species. Diesem Autor verdanken wir auch die Entdeckung der Ganglienleiste. Ueber das spätere Schicksal der Kopfganglien finden sich jedoch nur kurze Angaben, die der Untersuchung noch viel Spielraum lassen. — VAN WIJHE hat als nächster im Jahre 1883 eine wichtige Arbeit: „Ueber die Mesoderm-elemente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes“ veröffentlicht, die viele beachtenswerte Angaben über verschiedene Probleme aus dem Gebiete der Embryologie des Kopfes enthält. — Als die beiden wichtigsten neueren Untersucher habe ich FRORIEP und MITROPHANOW zu nennen. FRORIEP hat einzelne Stadien rekonstruiert, während MITROPHANOW eine eingehende Beschreibung aller Entwicklungsvorgänge des Kopfnervensystems und der Sinneslinien gegeben hat. Die Hauptarbeit von MITROPHANOW ist russisch geschrieben und konnte daher von mir wie von anderen deutschen Autoren nicht vollkommen gewürdigt werden.

Eine größere Anzahl von Arbeiten über Selachier hat DOHRN in einigen seiner „Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers“ veröffentlicht (s. das Literaturverzeichnis). Trotzdem ich vielfach Aehnliches beobachtet habe, und trotzdem dieser Forscher seine Untersuchungen durch prachtvolle Tafeln illustriert hat, konnte ich doch leider nicht genauer auf seine Arbeiten eingehen, da er vieles von dem Mitgeteilten an anderer Stelle zurücknimmt, so daß es schwer ist, seine wirkliche Ansicht bestimmt zu erkennen.

Material und Methode.

Zu meinen Untersuchungen standen mir verschiedene ausgezeichnete vollständige Schnittserien von Embryonen von *Spinax niger* aus der Sammlung des Zoologischen Institutes zu Jena zu Gebote, von Dr. MAY in Bergen gesammelt und in Sublimat konserviert. Die Embryonen waren mit Boraxkarmin in toto gefärbt und dann in einer Dicke von 5 oder 10 μ geschnitten. Außerdem

hatte ich aus verschiedenen Quellen Serien von *Torpedo sp.*? zur Verfügung gestellt bekommen und selber Schnittserien von *Torpedo ocellata* und *Pristiurus melanostomus* angefertigt. Die Embryonen dazu verdanke ich der Zoologischen Station zu Neapel. Als Färbung hatte ich bei dem mit Sublimat fixierten Material *ΑΡΑΤΗΣ* Hämatein und Rubin S oder Eosin angewendet.

Die hier veröffentlichten Untersuchungen basieren fast ausschließlich auf den Beobachtungen an den oben erwähnten Embryonen von *Spinax niger*.

Die Gesamtbilder habe ich mit Hilfe der Methode der graphischen Rekonstruktion gewonnen¹⁾. Da es sich um fertige Schnittserien handelte, mußte ich dabei leider auf das Hilfsmittel der Richtungsebenen oder -linien verzichten. Diesen Fehler suchte ich dadurch auszugleichen, daß ich Oberflächenbilder von annähernd gleichaltrigen Embryonen zu Grunde legte. Ich habe versucht, zuerst nach bekannten festen Punkten die Schnittrichtung ungefähr zu bestimmen. Dann habe ich in 50-facher Vergrößerung jeden 4. Schnitt mit dem Zeichenprisma gezeichnet, der dann bei 5 μ Schnittdicke im Abstand von je 1 mm auf sogenanntes Millimeterpapier projiziert wurde, bei 10 μ Schnittstärke im Abstand von je 2 mm. Die Projektion habe ich folgendermaßen angefertigt: Ich zog die Medianlinie auf jeder Zeichnung eines Querschnittes und projizierte auf sie mit dem rechten Winkel die Punkte der größten Ausdehnung aller in Betracht kommenden Teile. Die gewonnenen Punkte wurden mit dem Zirkel auf das Millimeterpapier übertragen. Durch dieses Verfahren hoffte ich möglichste Genauigkeit zu erzielen. Bei dem Mangel an Richtungslinien sind natürlich Verschiebungen und Verzerrungen an einzelnen Stellen nicht ausgeschlossen, doch hoffe ich sie durch große Sorgfalt und vielfache Vergleiche möglichst vermieden zu haben, sowie dadurch, daß ich an einigen Stellen diejenigen Teile als feste Punkte wählte, die Irrtümer möglichst ausschlossen, wie z. B. der Umfang des Auges, während im allgemeinen die äußere Körperform diesem Zwecke diene. Trotz aller dieser Vorsichtsmaßregeln bin ich mir wohl bewußt, daß meine Figuren lediglich den Wert schematischer Darstellungen besitzen, doch dürfte das auch vollständig genügen, besonders da ein großer Teil der Schlüsse, die ich aus meinen Beobachtungen ziehe, ja fast alle sogar, nicht auf den morphologischen Angaben, sondern auf den histologischen beruhen. — Die Striche am Rande der Rekonstruktionsfiguren geben die Schnittrichtung an.

Die histologischen Bilder sind mit dem ABBESchen Zeichenapparat genau nach der Natur gezeichnet. Ich habe dabei größtenteils nur die bei einer Einstellung deutlich sichtbaren Kerne eingezeichnet und für die tieferen Lagen eine leichte Tönung ange-

1) Angaben über diese Methode fand ich in: ZIEGLER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, p. 5 und 6.

wendet. Für die meisten histologischen Bilder habe ich an den Rekonstruktionen die Stelle des zur Abbildung gebrachten Schnittes angegeben, um eine sofortige Orientierung zu ermöglichen.

Terminologie.

Bevor ich auf die Beschreibung meiner Befunde eingehe, möchte ich einige Worte zur angewandten Terminologie sagen, damit Irrtümern und Mißverständnissen nach Möglichkeit vorgebeugt wird.

Die Kiemenspalten bezeichne ich der Reihe nach als erste bis sechste, wobei die erste die Spritzlochspalte darstellt. Die Kiemensäulen mit gleicher Zahl liegen vor jeder Kiemenspalte. Den ersten bezeichne ich auch als Mandibularbogen, den zweiten als Hyoidbogen, den dritten als Glossopharyngeusbogen, die übrigen als Vagusbögen. Ich vermeide die Bezeichnung „Visceralspalten“ nach Möglichkeit, weil der Begriff verschieden definiert wird.

Da mir der Ausdruck „Seitenlinie“ für die so bezeichneten Gebilde am Kopfe nicht zutreffend erscheint, nenne ich sie Sinneslinien, zumal da über ihre Sinnesfunktion kein Zweifel bestehen dürfte. Als Seitenlinie bezeichne ich nur den Teil der Sinneslinien, welcher kaudalwärts von den Kiemensäulen liegt. In weiteren Einzelheiten der Bezeichnung der Sinneskanäle schließe ich mich an MINCKERT (1901) an.

Die Ektodermverdickungen am Kopfe der Embryonen nenne ich Ektodermfelder. Nach der Lage unterscheide ich ein Kiemens-, Infraorbital-, Supraorbital- und Ciliarfeld. Die nähere Definition dieser Bezeichnungen kann ich erst bei der Beschreibung geben.

Die Plakoden (nach v. KUPFFER) stellen Teile der Ektodermfelder dar, an welchen das Ektoderm mit den Ganglien in innige Verbindung tritt. Ich mache aber von diesem Ausdruck nur wenig Gebrauch, da der Sinn des Wortes nicht bei allen Autoren in dieser Weise definiert wird.

Beschreibung der Stadien.

Leider waren die Längenmaße bei den Selachier-Schnittserien des Zoologischen Institutes nicht genau angegeben. Ueber diesen Mangel wird eine genaue Beschreibung der Befunde hinweghelfen;

außerdem gebe ich die Länge des Kopfes an, d. h. die längste Dimension in der Richtung der Schnittlinien gemessen. Für die jüngeren Stadien verweise ich auf die Beschreibungen von MITROPHANOW, da mir dafür das Material fehlte.

Zum Verständnis der Figuren der Tafel XIV beim Vergleich mit den Beschreibungen ist folgendes zu beachten: Das Nervenrohr ist überall orange gehalten, die Ganglienanlagen zeigen rote Farbe, je nach der Lage in verschiedenem Tone, die tiefer gelegenen Ganglien sind heller gehalten. Alle sonstigen ektodermalen Bildungen sind grün dargestellt, also auch die Ektodermverdickungen, bei denen die Stärke des Farbtones ungefähr dem Grade der Verdickung entspricht. Verbindungen zwischen Ektoderm und Ganglienanlagen zeigen verschiedene dunkle Schraffierung. In der ersten Figur habe ich noch die Kopfhöhlen miteingezeichnet (in schwarzer Farbe).

Stadium I (Taf. XIV, Fig. 1).

Der jüngste meiner Embryonen von *Spinax niger* hatte eine Kopflänge von 1,88 mm. Das Medullarrohr war vollständig geschlossen. Die weiße Substanz ist in demselben noch kaum zu bemerken und nur in schwachen Spuren entwickelt. Vier Kiemenpalten sind nach außen durchgebrochen, die letzte wohl eben erst, eine fünfte ist als deutliche Ausstülpung des Darmrohres bis nahe an das Ektoderm heran auf Querschnitten zu erkennen. Dieses Stadium wird also wohl ungefähr dem Stadium K BALFOURS (1828) und ZIEGLERS (1902) entsprechen, jedoch ist das Gehörbläschen bereits vollständig geschlossen.

Das Geruchsorgan besteht als noch ganz flache Einsenkung des Ektoderms, das sich hier verdickt hat und mehrere Schichten von Zellkernen zeigt, und zwar ist die Verdickung an den Stellen der tiefsten Einsenkung am ausgeprägtesten, während sie sich nach vorn und hinten abflacht.

Am Auge ist die Abschnürung der Linse vom Ektoderm bereits beendet. Das Ektoderm zeigt eine schwache Verdickung, soweit es die Augengegend überzieht. Auf einer Anzahl von Schnitten gehen die Verdickung des Geruchsorganes und die eben erwähnte kontinuierlich ineinander über, ohne daß es möglich ist, sie voneinander abzugrenzen.

Das Gehörorgan zeigt sich uns als Gehörbläschen, von dem nach hinten der Ductus endolymphaticus abgeht. Sein inniger Zusammenhang mit dem Acustico-facialis-Ganglion soll erst besprochen werden, wenn von den Ganglien die Rede ist.

Bevor ich auf die interessanten Verhältnisse der Ganglien eingehe, möchte ich erst die ektodermalen Verdickungen besprechen, wie sie sich durch die Rekonstruktion aus den Schnittbildern ergeben, weil ihre Beziehungen zu den Ganglien nachher in eingehenderer Weise behandelt werden sollen, um Beiträge zu der Frage geben zu können, ob das Ektoderm bei der Entstehung der Ganglien eine Rolle spielt.

Von vornherein möchte ich mich gegen die Vermutung BRAUERS (1904) verwahren, daß zufällige Verdickungen des Ektoderms in den Kreis der Beobachtung gezogen wären. Ich habe ausschließlich diejenigen berücksichtigt, die auf beiden Seiten deutlich ausgeprägt waren und sich auch bei starker Vergrößerung histologisch als wirkliche Verdickungen erwiesen. Die Uebereinstimmung der Resultate bei den verschiedenen Embryonen macht ohnehin BRAUERS Bedenken hinfällig¹⁾.

Die vorderste Verdickung des Ektoderms, welche ich wegen der Beziehung zum Ciliarganglion als Ciliarfeld bezeichne, liegt ganz isoliert dorsalwärts vom Auge (Taf. XIV, Fig. 1). Ihre longitudinale Ausdehnung beträgt etwa 0,175 mm. Im Querschnitt gesehen, liegt sie ungefähr in der Mitte, etwa in der Höhe des unteren Randes der Hirnanlage in einer schwachen Einbuchtung zwischen der Augenanlage und dem medullaren Teil des Schnittes. Bei starker Vergrößerung sehen wir, daß das Epithel höchstens zweischichtig ist. Der Uebergang in das einschichtige allgemeine Ektoderm wird nur durch wenige Zellen gebildet, geht also ziemlich rasch vor sich. Kaudalwärts verbreitert sich die Verdickung und ist nicht mehr so deutlich abgrenzbar. Ihr Ende fällt ungefähr zusammen mit dem Beginn der Kopfhöhlen im Mesoderm, wo auf den letzten Schnitten, welche die Verdickung treffen, das Ganglion ciliare sichtbar wird. Weder MITROPHANOW noch irgend ein anderer der früheren Autoren hat dieses Ciliarfeld beachtet.

Nach dem Verschwinden dieses vorderen Ektodermfeldes zeigt die Schnittserie, deren Schnittrichtung an dem Rekonstruktionsbild aus den seitlichen Strichen zu ersehen ist, etwa ein Dutzend Schnitte hindurch an dem Ektoderm durchaus nichts Bemerkens-

1) Es ist mir in dieser Arbeit nicht möglich, auf BRAUERS interessante Befunde an Gymnophionen einzugehen, da ich mich auf die Selachier beschränke. Meine obige Bemerkung bezieht sich nur darauf, daß BRAUER versucht hat, die Beobachtungen früherer Autoren an Selachiern in Zweifel zu ziehen.

wertes. Dann beginnt eine neue Verdickung, im Schnitt ungefähr auf derselben Höhe wie die vorige. Sie ist jedoch wesentlich ausgedehnter und umsäumt den ganzen Kopfteil des Schnittes. Die Rekonstruktion gibt uns die Erklärung für dies Verhalten. Wir haben die Einsenkung vor uns, durch die sich der Kopfteil vom Kiementeil des Embryos abhebt. Dieser Teil der Verdickung läßt sich mit MITROPHANOWS Beschreibung identifizieren, er gehört bereits zu der ausgedehnten Verdickung, die sich über die ganze Kiemengegend hinzieht. Ihr Verhalten wollen wir jetzt weiter verfolgen. Mit dem Beginn des Winkels, den der Kopfteil mit dem Kiementeil des Embryos bildet, umsäumt die Verdickung den ventralen Teil der Kiemenpartie jederseits. In der ventralen Medianlinie haben die Verdickungen keine Verbindung. Im Schnitt zeigt sich dies Verhalten so, wie es in Taf. XV, Fig. 6 dargestellt ist, die einen Schnitt durch die Kiemengegend weiter unten in der Gegend des Facialis repräsentiert. Diese ventrale Verdickung zieht sich über den ganzen Kiemenspaltenteil des Embryos hin, wie ich im weiteren Verlaufe der Beschreibung noch des näheren zu erläutern haben werde.

Verfolgen wir die Schnittserie weiter, so sehen wir etwa in der Höhe der Chorda oder noch etwas weiter dorsal eine neue Verdickungsleiste auftreten, die, nach hinten verfolgt, bald mit der ventralen Verdickung verschmilzt, so daß sich, im Schnitt gesehen, kurz vor Beginn der Spritzlochspalte ein großer Teil des Ektoderms verdickt zeigt. Ausgenommen sind nur die ventrale Medianlinie, diese aber nicht überall, und die Dorsalseite, sowie das am weitesten dorsal gelegene Stückchen des lateralen Ektoderms. Taf. XV, Fig. 5 wird diese Verhältnisse klar machen. Diese neue dorsale Verdickungsleiste nenne ich auf Grund ihrer späteren Ausbildung und um nach Möglichkeit mit MITROPHANOW in Einklang zu stehen, *Supraorbitalfeld*.

Ich komme nun zu den Ektodermverdickungen der Kiemengegend. Sobald wir in die Region gehen, wo im Schnitt durch die Kiemenspalten der Kieferbogen jederseits abgetrennt erscheint, verschieben sich die Verhältnisse etwas. Der Teil, der abgetrennt erscheint, ist vollständig von einem verdickten Ektoderm umzogen, das den Punkt seiner stärksten Verdickung an der Seite der Kiemenspalte zeigt. Die zuerst mehr lateral liegende Verdickung des Stammteiles wandert allmählich nach der Mittellinie zu oder erreicht zum mindesten ihre maximale Dicke mehr medianwärts, d. h. also an der Umsäumung der Kiemenspalte, gegenüber der

Stelle der Maximaldicke des scheinbar abgetrennten Kiemenbogen-teiles (Taf. XV, Fig. 6). Da hier die Verdickungen zum Teil so liegen, daß sie bei der Betrachtung des Embryos in toto von außen nicht sichtbar sein würden, kann das Rekonstruktionsbild die Verhältnisse nur unvollkommen wiedergeben. Ich habe versucht, durch stärkere oder schwächere Nuancierung das Verhalten der Ektodermverdickung mit möglicher Genauigkeit auszudrücken. Der stärkste Farbenton muß demnach stets an den Rändern der Kiemenspalten liegen, an ihren oberen Enden verbreitert, da dort die Verdickung, im Schnitt betrachtet, jedesmal wieder mehr lateral rückt. Unterhalb der letzten nach außen durchgebrochenen Kiemenspalte setzt sich die Verdickung noch eine Strecke kaudalwärts fort. Anfangs liegt sie gerade über der fünften, dem Durchbruch nahen Kiemendarmausstülpung. Es läßt sich deutlich, an dieser Stelle sowohl wie an der 4. Kiemenspalte, die oben erst am Durchbrechen ist, erkennen, daß die ursprünglich einheitliche Verdickung nur durch den Durchbruch der Kiemenspalten geteilt wird, daß also nicht (wie ich anfangs meinte) die die Kiemenbogen einhüllende Verdickung genetisch etwas anderes ist als die dem Stamm angehörige, die an den oberen Enden der Kiemenspalten gelegen ist. Zu dieser irrtümlichen Anschauung kann man dadurch leicht kommen, daß FRORIEPS Abbildungen immer nur umschriebene Stellen als Verdickungen zeigen. Dazu kommt, daß man den Begriff der Plakoden auch stets für umschriebene Stellen anwendet, während sie in Wirklichkeit nur als hervortretende Teile einer größeren Verdickung aufgefaßt werden dürfen.

Verfolgt man die Ektodermverdickung noch weiter kaudalwärts, so sieht man sie rasch schmaler werden. In diesem Bezirk unmittelbar hinter den Kiemenspalten tritt sie besonders scharf abgegrenzt hervor. Schließlich hört sie, wie das Rekonstruktionsbild deutlich zeigt, plötzlich auf, ohne daß sich ein allmählicher Uebergang konstatieren ließe, wie er überall in der lateralen Abgrenzung vorhanden ist.

Histologisch zeigt sich die Verdickung nicht überall gleich. An einigen Stellen ist es schwer zu entscheiden, ob sie wirklich mehrschichtig ist, da eine unregelmäßige, bald höhere, bald tiefere Lage der Kerne leicht Mehrschichtigkeit vortäuschen kann. Nach innen zu findet man zwar stets eine ziemlich regelmäßige Lage von Kernen, aber nach außen ist Ähnliches nicht zu unterscheiden. Je ausgeprägter die Verdickung ist, desto regelloser liegen die

Kerne, auch sind sie nicht durch eine bestimmte Form genau charakterisiert. Ueberhaupt erscheint die Abgrenzung nach außen an vielen Stellen weniger scharf als an dem allgemeinen Ektoderm, und eine deutliche Kontur nach außen hin fehlt merkwürdigerweise vielerorts. Der Uebergang bei der lateralen Abgrenzung wird dadurch bedingt, daß zwischen dem einreihigen allgemeinen Ektoderm und der mehrschichtigen Verdickung Zellen mit länglich-ovalen Kernen liegen. Von den Stellen, wo die Ganglien mit dem Ektoderm in Berührung treten, werde ich später noch zu reden haben.

Betrachten wir die Gesamtausdehnung der verdickten Ektodermstellen, so läßt sich zusammenfassend folgendes sagen: Die ganze Kiemengegend unseres Spinaxembryos ist durch eine Verdickung ausgezeichnet. Unabhängig von ihr bemerken wir nach vorn das Ciliarfeld. Das Infra-orbitalfeld liegt in der Einsenkung zwischen Kopf- und Kiemenregion. Von dort aus zieht sich ein Verdickungsstreifen an der ventralen Seite des Embryos nach unten bis etwa zum unteren Ende der 2. Kiemenspalte. Die Ektodermverdickung der Kiemenregion zeigt mehrere Streifen, an denen sie besonders ausgeprägt ist. Einer davon ist die erste Anlage des Supra-orbitalfeldes. Als kurzer, aber wohl zu unterscheidender zweiter Streifen zieht sie sich am oberen Ende zwischen Trigemini- und Facialisanlage hin. Alle Kiemenspalten sind einzeln von besonderen Verdickungen umsäumt, die ihr Maximum am oberen Ende einer jeden erreichen. Von der letzten Kiemenspalte bis zum plötzlichen Ende der gesamten Verdickung zieht ein breites, kurzes Band, das man gleichfalls den Stellen mit besonderer Ausprägung der Verdickung zurechnen muß.

Die Ganglien unseres Spinaxembryos zeigen folgendes Verhalten. Bei der Durchsicht der Schnittserie treffen wir zunächst auf das kleine Ganglion ciliare. Es liegt am kaudalen Ende des oben genannten Ciliarfeldes in mittlerer Augenhöhe und scheint mit ihm an einer linienförmig sich darstellenden kurzen Strecke durch einen Fortsatz zusammenzuhängen. Vorwiegend die Lage der Kerne brachte mich zu dieser Ansicht. Dabei ist das Ganglion ganz vom Mesenchym umgeben, liegt also nicht der Ektodermverdickung an oder parallel zu ihr, sondern seine Längsachse bildet einen Winkel von 50—60° zum Ektoderm. Zwischen das kaudale Ende des Ganglions und das Ektoderm schiebt sich der

Anfang einer Kopfhöhle ein, ihre Zellumgrenzung liegt dem Ciliarganglion direkt an (Taf. XV, Fig. 7).

Die Anlage des Trigeminusganglions tritt uns als mächtiger Zellkomplex entgegen. Ein kurzer stumpfer Fortsatz erstreckt sich rostralwärts ungefähr senkrecht zu der auf der Rekonstruktionsfigur 1 (Taf. XIV) angegebenen Schnittrichtung, ein anderer schlankerer und längerer verläuft gerade in der Schnittrichtung und zwar so weit ventral, daß er in den Oberkieferbogen hineinreicht, ein Verhalten, das uns spätere Stadien nicht mehr erkennen lassen. Die Anlage des Trigeminus kommt dem Medullarrohr sehr nahe, ist aber an keiner Stelle mit ihm verbunden. Die Kerne sind im allgemeinen in der Längsrichtung des Ganglions angeordnet, an lichterem Stellen glaube ich Fasern erkennen zu können. Ganz merkwürdig ist das Verhalten des Ganglions zum Ektoderm. Es liegt ihm mit breiter Basis unmittelbar an, s. Taf. XV, Fig. 8, aber ich habe an keiner Stelle eine unzweifelhafte Verbindung nachweisen können. Das Ektoderm bleibt allorts deutlich abgrenzbar, ist übrigens nirgends an dieser Berührungsfläche stark verdickt, die Stelle der maximalen Verdickung liegt überall mehr medial. Von der Berührungsfläche aus verläuft das Ganglion schief nach oben und medianwärts (Taf. XIV, Fig. 1). Ein Teil des Ganglions grenzt medianwärts an eine Kopfhöhle (die Mandibularhöhle). Das Supraorbitalfeld, die oben beschriebene Verdickung zwischen Trigeminus und Acustico-facialanlage, hat mit dem Ganglion keine Berührungspunkte.

Das Ganglion acustico-faciale zeigt bei unserem Embryo in der Seitenansicht keine so deutlich zweilappige Gestalt wie das Trigeminusganglion, aber zu erkennen ist die Anlage seiner zwei Hauptteile doch. Auch hier erstreckt sich der eine Fortsatz, stumpf und massig, nach dem Kiemenbogen, in diesem Falle dem Hyoidbogen, zu. Der andere ist wenig abgegrenzt und ergibt sich mehr aus der Gesamtgestalt der Ganglionanlage und durch Vergleichung als aus dem Rekonstruktionsbild. Er ist nach dem Ohrbläschen zu gerichtet und liegt zum Teil hinter demselben. Die Längsrichtung des Ganglions entspricht der des Hyoidbogens. Ein weiterer Fortsatz kann auf dem Rekonstruktionsbild nicht sichtbar gemacht werden, da er sich auf der Medialseite der Ganglienanlage befindet. In der Höhe der Chorda zweigt er sich ab, seine Spitze ist etwas ventral gerichtet, wie Taf. XV, Fig. 6 zeigt. Im Querschnitt zeigt sich die Anlage des Ganglion acustico-faciale breiter und massiger als die des Trigeminus. Die Kerne

sind nicht so regelmäßig gestellt wie dort. Das Protoplasma erscheint faserig. Eine Verbindung mit dem Medullarrohr ist hier ebensowenig vorhanden wie dort, aber sie bereitet sich bereits vor, wie Taf. XV, Fig. 9 beweist. Wir sehen einen leichten Höcker an der Stelle des Medullarrohres entstehen, die dem Ende der Ganglienanlage gegenüberliegt.

Die Ganglienmasse ist in diesem Stadium noch nicht mit dem Ektoderm verbunden, doch zeigen uns die Schnitte, daß ein Fortsatz des Ganglions zu der Verdickung hinwächst, die den Rand der Kiemenspalte umsäumt. Wir haben nun noch das Verhalten der Ganglienanlage zum Gehörbläschen zu untersuchen. Auf den ersten Schnitten, die den Anfang des letzteren treffen, liegt es mit seinem rostralen Rande in die Ganglienmasse eingebettet. Es sieht aus, als hätte es sich keilartig darein eingeschoben. Es ist nicht leicht, eine scharfe Grenze zwischen den Zellen der Ganglienanlage und den Zellen des Gehörbläschens zu ziehen. Lateral verschwindet die Ganglienanlage bald, medial zieht sie sich noch eine Weile lang am Ohrbläschen hin. Ob durch diese Verbindung der Ganglienmasse Kerne zugeführt werden, konnte ich an meinen Präparaten nicht mit Bestimmtheit erkennen.

Die Anlage des *Glossopharyngeus* beginnt unmittelbar hinter dem Ohrbläschen. Sie erstreckt sich als schmaler, langer Streifen in der Längsrichtung des 3. Kiemenbogens. Ihr dorsales Ende liegt ungefähr in der Höhe der Mitte des hinteren Randes des Ohrbläschens, ihr ventrales etwas kaudal vom oberen Ende der 2. Kiemenspalte. Wo die Ganglienanlage im Schnitt total getroffen ist, geht sie von der Höhe der Mitte des Seitenrandes des Medullarrohres bis zum Ektoderm in der Höhe der Chorda oder etwas mehr ventral. Sie stellt einen schmalen Streifen von etwa 3—4 Zellen Breite dar. Mit dem Ektoderm hat diese Hirnnervenanlage eine ganz schwache Verbindung, die sich aber durch die Lage der Kerne als solche erweist. Das Rekonstruktionsbild zeigt ihren Umfang — er ist sehr gering — und das histologische Bild, Taf. XV, Fig. 10, gibt ihre Lage wieder.

Die Anlage des *Vagus* bietet der Untersuchung einige Schwierigkeiten, denn er zeigt kaudalwärts ein sehr lockeres Zellgefüge, das kontinuierlich in die Anlagen der Spinalnerven überzugehen scheint. Sie entsendet je einen Zipfel nach der 3. und 4. Kiemenspalte hin; mitten zwischen beiden beginnt das lockere Zellgefüge, das ich eben erwähnte. Im übrigen zeigen uns die Schnitte fast dasselbe Bild wie beim *Glossopharyngeus*. Der

erste Zipfel hat eine sehr schwache Verbindung mit dem Ektoderm, ganz ähnlich gelegen wie beim vorhergehenden Nerven.

Zusammenfassend weise ich nochmals darauf hin, daß die Anlagen des Ganglion ciliare, des Glossopharyngeus und Vagus schwache lateral gelegene Verbindungen mit dem Ektoderm haben, die Anlage des Trigeminus liegt dem Ektoderm an, ohne eine wirkliche Verbindung einzugehen, die Acustico-facialisgruppe erreicht das Ektoderm an keiner Stelle.

Stadium II (Taf. XIV, Fig. 2).

Bei dem Embryo von *Spinax niger*, den mein zweites Rekonstruktionsbild zeigt, beträgt die Kopflänge im oben erläuterten Sinne 2,73 mm. Wir sehen außen bereits 5 Kiemenspalten, die 6. ist als Darmausstülpung angelegt, reicht aber noch nicht bis zum Ektoderm. In dem Kiemerbogen, der vor der 1. Kiemenspalte gelegen ist, bemerken wir eine Knickung. Diese Knickung bedeutet den ersten Schritt zur Scheidung des Ober- und Unterkiefers. Die Ausbildung des Medullarrohres und der Hirnanlagen zeigt am besten Taf. XIV, Fig. 2. Die weiße Substanz ist immer noch nicht sehr stark entwickelt. Die Nasengrube ist tiefer eingesenkt als auf dem vorigen Stadium, die Verdickung, die sie bildet, ist stärker, schärfer abgegrenzt und deutlicher gegen die Augenregion abgesetzt. Am Auge zeigt das Linsensäckchen weitere Ausbildung als vorher. Wir unterscheiden deutlich das äußere Linsenepithel und die hintere Wand des Säckchens, deren Zellen bereits Linsenfaser erzeugt haben. Das Gehörbläschen zeigt gegen das vorige Stadium lediglich Größenunterschiede. Die Zahl der Kiemenspalten sowie die sonstigen Beziehungen lassen mich dies Stadium mit dem Stadium L BALFOURS (1878) und ZIEGLERS (1902) identifizieren, ich bemerke aber noch keine äußeren Kiemenfäden.

Die Verhältnisse der Ektodermverdickungen haben sich nicht allzu sehr in ihren Gesamtbeziehungen verändert, zeigen aber doch bemerkenswerte Unterschiede. Das Ciliarfeld hat an Ausdehnung gewonnen. Da meine Rekonstruktionsbilder alle in gleichem Maßstabe vergrößert sind, lassen sie hierin direkte Vergleiche zu. Auf den ersten Schnitten, auf welchen das Ciliarfeld zu bemerken ist, ist es deutlich einschichtig und lediglich aus Cylinderzellen gebildet, weiter kaudal zeigt es sich unzweifelhaft mehrschichtig, um gegen Ende aufs neue Cylinderzellen in einer

Schicht aufzuweisen. Die Lagebeziehungen sind dieselben wie beim vorigen Stadium.

Die Verdickung des Ektoderms, welche ich bei dem vorigen Stadium als Supraorbitalfeld bezeichnet habe, hat sich stark nach vorn verlängert und deutet jetzt offenbar die Richtung des Ramus ophthalmicus superficialis an, welcher längs dieses Feldes sich entwickeln wird. Während es vorhin in gleicher Höhe mit dem dorsalen Ende des Trigemini begann, treffen wir es jetzt weit vor dieser Nervenanlage. Kaudalwärts ist das Ende des Supraorbitalfeldes ungefähr an derselben Stelle wie beim vorigen Stadium, d. i. in der Höhe des Anfanges der Acustico-facialis-anlage. Ventro-kaudalwärts ist es durch schwächer verdicktes Ektoderm mit dem Kiemenfeld verbunden, mit dem es ja überhaupt eine Einheit bildet. Der besondere Name ist nur der Klarheit und präzisen Unterscheidung wegen gewählt. Bei der histologischen Untersuchung des Supraorbitalfeldes zeigen sich interessante, aber schwer zu deutende Verhältnisse. Mitten in der Verdickung findet sich in den Schnitten eine auffallende Zelle von leuchtend hellem Aussehen (Taf. XV, Fig. 11). Da ich bei meinen Untersuchungen des leichteren Verständnisses wegen von den älteren Stadien zu den jüngeren übergegangen war, glaubte ich, den im nächsten Stadium bereits deutlich ausgebildeten Ramus ophthalmicus superficialis vor mir zu haben, um so mehr, da das Bild, das sich bot, genau der Abbildung entsprach, die BALFOUR vom Nervus lateralis gibt, wie Taf. XV, Fig. 12 zeigt. Um so größer war mein Erstaunen, als ich auf kaudalwärts gelegenen Schnitten eine ganze Anzahl dieser hellen Zellen entdeckte, die sich zwischen die Basis der Cylinderzellen einschoben (Taf. XV, Fig. 13). Diese Zellen fand ich im Supraorbitalfeld bis zum kaudalen Rande des Trigemini. Dort hörten sie ganz plötzlich und ohne Uebergang auf. Nirgends in der Literatur fand ich eine Abbildung dieser Zellen, glaube aber, daß sie BALFOUR gesehen hat, denn er sagt über die Entstehung der Sinneslinien: „The rudiment of the epidermic part of the lateral line is formed of specially elongated cells of the mucous layer of the epiblast, but around the bases of these certain rounder cells of a somewhat curious appearance are intercalated.“ Auch DOHRN erwähnt sie in seiner 17. Studie. Ich werde später darauf zurückkommen.

Am wenigsten verändert zeigen sich die Verdickungen, welche die Kiemenspalten umsäumen. Sowohl die Schnitte als auch das Rekonstruktionsbild zeigen uns fast dieselben Verhältnisse, wie an

den entsprechenden Stellen des vorbeschriebenen Stadiums. Die Stellen stärkster Ausbildung der Verdickung befinden sich auch hier am oberen Ende jeder Kiemenpalte, um weiterhin mehr nach dem inneren Teile der Spalte zu ziehen und folglich äußerlich nur als schmaler Saum um jede Kiemenpalte herum zu erscheinen. An diesem Bilde tritt ein Verhalten deutlich hervor, das vorher weniger ausgeprägt war. Der dorsale Rand des Kiemenfeldes zeigt nämlich Fortsätze und Ausbuchtungen, und zwar entspricht jedem Fortsatz eine Kiemenpalte, jeder Ausbuchtung ein Kiemenbogen.

Der kaudale Teil des Kiemenfeldes hat dasselbe Schicksal erfahren wie der rostrale, d. h. das Supraorbitalfeld, nur in weit stärkerem Maße. In unmittelbarem Anschluß an die Verdickung der Kiemenregion erstreckt sich dieser Teil weit nach hinten, breit beginnend, um dann rasch schmaler zu werden und bis zum Ende eine gleichmäßige Breite zu behalten. Es ist mir zweifelhaft, ob dieser kaudale Teil der Verdickung wirklich genetisch mit dem Kiemenfelde eins ist und zwar deshalb, weil mir sein Wachstum zu stark erscheint. Späterhin sehen wir, daß aus dieser Verdickung der Flossensaum hervorgeht. Dieser wird wohl besonders angelegt werden und nur infolge seiner Lage mit dem Kiemenfeld in Zusammenhang treten.

An den Ganglien sind viel erheblichere Fortschritte zu bemerken als an den Verdickungen des Ektoderms. Wir stoßen vorn bereits auf eine Nervenanlage, kurz bevor der Anfang des Auges tangential getroffen wird. Wenn wir diesen Nerv weiter verfolgen, sehen wir ihn zuerst hinter, dann über dem Auge zum Ganglion ciliare gehen. Dieser Verlauf charakterisiert ihn als *Ramus ophthalmicus profundus*. Das Ganglion ciliare hat in diesem Stadium das Maximum seiner Entwicklung erreicht. Es zeigt ein merkwürdiges histologisches Aussehen. Im Schnitt sieht es spindelförmig aus, und zwar hat die Spindel einen runden Kern von dichten hellen Zellkernen, während die beiderseitigen Spitzen von lockerer gelegenen, dunkleren Zellkernen gebildet werden, die von den Kernen des Mesenchyms nicht zu unterscheiden sind (Taf. XV, Fig. 14). Die Verbindung mit dem Ektoderm besteht in derselben Form wie vorher. Ich halte sie für identisch mit dem, was VAN WIJHE als *Ramus dorsalis* des *Ramus ophthalmicus profundus* anspricht.

Der dorsale Zipfel des Ciliarganglions geht in einen Nerven aus, der Anschluß an die Ganglienanlage des Trigemini gewinnt,

ich halte ihn für den MARSHALL-SPENCERSchen „communicating branch between third and fifth nervus, forming the proximal part of the ramus ophthalmicus profundus“ (1886).

Unterhalb des Ciliarfeldes sieht man einen schwachen Nerven im Mesenchym verlaufen. Wenn wir nach seinem Ursprung suchen, finden wir ihn an der Hirnbasis direkt unterhalb des Ciliarfeldes. Es ist der Nervus oculomotorius. Er zeigt nirgends gangliöse Beschaffenheit, wie es MARSHALL (1881) behauptet. Er verläuft zur Wand der ersten Kopfhöhle. Da an dieser Stelle einige Schnitte zerrissen sind, konnte ich dort seinen weiteren Verlauf nicht mehr verfolgen, ihn also auch auf dem Rekonstruktionsbilde nicht weiter eintragen. Mit dem Ciliarganglion ist er noch nicht verbunden.

Wenn wir die weiteren Ganglienanlagen unseres Embryos im allgemeinen betrachten, fällt uns auf, daß überall die abgerundeten, ich möchte fast sagen indifferenten Formen des jüngeren Stadiums ausgeprägteren, oft mit scharfen Spitzen und Höckern versehenen Formen weichen. Den geringsten Unterschied gegen vorher weist die Anlage des Glossopharyngeus auf.

Die Anlagen des Trigemini und der Acustico-facialisgruppe sind zusammengedrückt und nur durch einen ganz schmalen Spalt voneinander getrennt, während sie vorher eine Strecke voneinander entfernt waren. Wenn wir sie im Verhältnis zur 1. Kiemenspalte betrachten, so scheint dieses Zusammenrücken vorwiegend durch das Wachstum der Acustico-facialisgruppe bedingt zu sein, während der Trigemini weniger teil daran hat.

Die Anlage des Trigemini, die wir im vorhergehenden Stadium als zweilappig erkannten, sieht jetzt einheitlicher aus. Der dorsal gelegene Lappen ist zum Hauptteil der Ganglienanlage geworden, der ventrale Teil erscheint verhältnismäßig schmaler und kürzer, läßt aber dafür aus seinem ventralen Ende einen starken Nerven hervorgehen, von dem nachher noch die Rede sein soll. Zuvor möchte ich das histologische bzw. Querschnittsbild charakterisieren, welches das Ganglion gewährt. Es hat sich noch stärker verändert als das Gesamtbild. Während vorher das Ganglion in breitem Zuge dem Ektoderm zustrebte und sich daran anlegte, berührt es jetzt das Ektoderm an keiner Stelle. Es zeigt ähnlich wie das Ciliarganglion Spindelform, aber ohne die Unterschiede von Innenmasse und äußerem Teil, die wir an jenem bemerkten. Die Zellkerne sehen ebenso aus wie die im Zentrum des Ciliarganglions gelegenen. Sie folgen der Längs-

richtung des Ganglions. Die vom Medullarrohr abgekehrte Spitze verlängert sich allmählich in den Nerven. Ein sonderbarer, schmaler, langer Fortsatz, der in der Projektion fast wie der Beginn eines Nerven aussieht, erstreckt sich in schiefer Richtung aufwärts und vorwärts. Dieser Fortsatz reicht auf der einen Seite bis an die mesenchymatöse Umhüllung des Medullarrohres, das einen ebensolchen Höcker erkennen läßt, wie ich ihn beim vorhergehenden Stadium im Zusammenhang mit der Anlage der Acustico-facialisgruppe beschrieben habe, auf der anderen erreicht er diese Hülle nicht, sondern endet etwas vorher. Mir scheint, daß das erste Verhalten künstlich hervorgerufen worden ist durch irgend welche Verschiebungen beim Schneiden oder durch leichten Druck, der die kompakten Ganglienmassen verschieben kann, wenn sich sonst auch keinerlei Veränderungen der Gewebe zeigen. Diese bestehende Unsicherheit hat mich davon abgehalten, ein histologisches Bild des beschriebenen Verhaltens zu reproduzieren. Es ist wohl nicht zweifelhaft, daß dieser Fortsatz die Verbindung mit dem Medullarrohr anbahnt, die nur wenig später zu stande kommen wird.

Der oben erwähnte Nerv, welcher ventralwärts abgeht, ist ohne Zweifel der Ramus mandibularis des Trigemini und läßt sich bis zur Höhe des ventralen Teiles der 1. Kiemenpalte verfolgen (Taf. XIV, Fig. 2). Er nimmt teil an der Knickung des Kiemenbogens, die ich oben erwähnte. Die Querschnitte zeigen, daß er anfangs zwischen den Kopfhöhlen und dem Ektoderm verläuft. Er legt sich dann der Außenseite der Wand des langen Fortsatzes der Mandibularhöhle an, die ich auf dem ersten Rekonstruktionsbilde eingezeichnet habe. Sein Ende liegt ebenfalls an dieser Wand. Histologisch zeigt er sich als abgegrenzter Streifen von Kernen, zwischen denen helles Protoplasma zu sehen ist.

Ich sprach schon oben von dem starken Wachstum der Anlage des Acustico-facialis rostralwärts. Dadurch erscheint das Ganglion als Ganzes massiger geworden. In dorso-ventraler Richtung besitzen die Anlagen des Trigemini und Acustico-facialis ungefähr das gleiche Maß, in rostro-kaudaler ist die letztere mehr als doppelt so groß wie die erstere. Auf der dorsalen Seite des rostralen Endes findet sich ein kleiner Fortsatz, der nicht scharf abgegrenzt ist. Der Vergleich mit dem nächsten Stadium zeigt, daß er später die Verbindung mit dem Medullarrohr herstellt. Die beiden Fortsätze, die ich beim vorigen Stadium beschrieben

habe, haben sich stark weiterentwickelt. Sie liegen beide am kaudalen Ende des Ganglions. Der Hyoidfortsatz erstreckt sich in den 2. Kiemenbogen hinein, parallel der Spritzlochspalte verlaufend. Da er im vorigen Stadium nur erst angedeutet erschien, hat es jetzt den Anschein, als sei er schlanker geworden, ein Verhalten, das dadurch zu erklären ist, daß die Hauptmasse sich stark vergrößert hat. Der Fortsatz nach dem Ohrbläschen zu ist außerordentlich mächtig, ich glaube jedoch, daß das, was jetzt hier als Fortsatz erscheint, zugleich ein Teil der früheren Hauptmasse ist. Wie vorher sehen wir das Ende dieses Fortsatzes zum Teil hinter dem Ohrbläschen gelegen. Dieser Teil ist jetzt aber nicht mehr mit dem Epithel des Ohrbläschens verbunden, sondern bis



Fig. 1. VII u. VIII Ganglion acustico-faciale, *M* Medullarrohr, *KF* Kiemenfeld. Zur Lage des Schnittes vgl. Taf. XIV, Fig. 2, *T.1—T.1*.

zum Ende deutlich abgegrenzt. Die keilförmige Einschiebung des Ohrbläschens in die Ganglienmasse hat vollständig aufgehört. Die ersten Schnitte, welche beide Anlagen treffen, zeigen sie durch einen Zwischenraum getrennt, der sich um so mehr verkleinert, je mehr die Ganglienmasse hinter das Ohrbläschen tritt. Von dem Fortsatz auf der medialen Seite des Ganglions ist keine Spur mehr auf den Querschnitten zu sehen. Nach meinem Dafürhalten repräsentierte dieser anscheinende Fortsatz die Stammmasse des Ganglions, die medial gedrängt wurde durch den Beginn der Entwicklung des Hyoidfortsatzes. Histologisch ist der Hyoidfortsatz nämlich auch in unserem Stadium schon weit eher bemerkbar, als er sich wirklich als Fortsatz von der Hauptmasse löst. Textfig. 1 soll dieses

Verhalten demonstrieren. Die Kerne des Fortsatzes zeigen ein ganz ähnliches Aussehen, wie ich es beim mittleren Teil des Ciliarganglions oben beschrieben habe. Im Schnitt sehen wir also schon deutlich zwei Centren, die die beiden Fortsätze der Anlage vorbereiten, wenn äußerlich das Ganglion noch als vollkommen einheitliche Masse erscheint. Ich habe versucht, das auch auf der Rekonstruktionsfigur wiederzugeben, indem ich einen Trennungstrich zwischen die Basen des Hyoid- und Gehörbläschen-Fortsatzes eingezeichnet habe, soweit wie die histologische Sonderung scharf zu erkennen ist, die sich schon eine Anzahl Schnitte vorher vorzubereiten beginnt. Nicht anzudeuten vermochte ich dagegen, daß sich im Gehörbläschenfortsatz auch eine Sonderung in zwei Centren bemerkbar macht, von denen das kleinere nach dem Gehörbläschen zu gelegen ist, das größere auf der davon abgewandten Seite. Mit dem Medullarrohr zeigt der gesamte Komplex des Ganglions keine Verbindung, auch habe ich nirgends noch einen davon ausgehenden Nerven finden können.

Daß der *Glossopharyngeus* sich äußerlich am wenigsten verändert zeigt, habe ich schon in der Gesamtbetrachtung über die Verhältnisse der Ganglien gesagt. Wir treffen seine Anlage auch hier unmittelbar hinter dem Ohrbläschen, von wo aus sie sich nach der 2. Kiemenspalte zu erstreckt, deren Ektoderm sie berührt. Das dorsale Ende des Ganglions scheint dem ventralen gegenüber verschmälert. Dasselbe Bild zeigen uns die Schnitte, auf denen sich auch das ventrale Ende gegenüber dem dorsalen verbreitert zeigt. Das am weitesten ventral gelegene Ende der Nervenanlage verbindet sich mit dem Ektoderm gerade an der Stelle, wo dasselbe sich beim Uebergang von der Außenseite in das Ektoderm der Innenfläche der Kiemenspalte erheblich verdickt. Das Ektoderm zeigt eine ganz außerordentliche Anhäufung von Kernen und erscheint dunkelrot im Vergleich mit den übrigen Geweben. Außerordentlich zahlreiche Mitosen sind zwischen den Kernen sichtbar. Kurz, wir haben das Bild eines Gewebes vor uns, das sich in starker Tätigkeit befindet, irgend einen lebhaften Entwicklungsprozeß durchmacht¹⁾. Das Ganglion ist blasser ge-

1) Ich möchte übrigens an dieser Stelle erwähnen, daß ich nicht ganz sicher bin, ob die scharf hervortretenden dunkelroten Chromatinanhäufungen wirklich überall Mitosen darstellen oder Zellvermehrungsvorgänge, wie sie DOHRN in seiner XVII. Studie beschreibt. Ich halte diese Frage auch nicht für wesentlich, denn wenn die Prozesse in der von DOHRN angegebenen Weise sich ab-

färbt, nur ganz vereinzelt finde ich eine Mitose darin. Zwischen der dichtesten Stelle des Ganglions und dem Ektoderm sieht das Gewebe etwas lockerer aus, aber es ist keine Rede davon, daß es mesenchymatisches Gewebe sein könnte, denn dieses hat ein anderes, wohl unterscheidbares Aussehen. Textfig. 2 zeigt uns



Fig. 2. IX Glossopharyngeus, KF Kiemenfeld, EV Epibranchialverbindung. Zur Lage des Schnittes vgl. Taf. XIV, Fig. 2, T.2—T.2.

diese interessante Stelle im Bilde. Die ungemein kompakte Zellkernmasse des Ektoderms erschwerte die Darstellung etwas, auch erschien die Masse noch etwas dunkler. Absichtlich habe ich sie etwas heller gehalten, damit die Mitosen deutlicher hervortreten. Ich möchte bemerken, daß sich das Verhalten, das ich abbilde,

spielen, handelt es sich höchstens um eine noch stärkere Zellvermehrung. Ich behalte deshalb auch weiterhin den Ausdruck Mitosen unter dieser Einschränkung bei.

nur auf wenigen Schnitten an dieser Stelle zeigt, ich habe den typischsten zur Wiedergabe ausgewählt. Auch diese Ganglienanlage ist mit dem Medullarrohr nicht verbunden, obwohl sie sich bis nahe daran erstreckt.

Wenn man die Verbindungen des Glossopharyngeus mit dem Ektoderm im vorigen und in diesem Stadium vergleicht, kann es nicht zweifelhaft sein, daß sie nichts miteinander zu tun haben, sondern getrennt voneinander entstehen. Ich unterscheide die eben beschriebene als Epibranchialverbindung von der beim vorigen Stadium genannten Lateralverbindung. Die letztere ist in diesem Stadium auch noch erhalten (Taf. XIV, Fig. 2).

Die Untersuchung der Anlage des Vagus ergibt in diesem Stadium bessere Resultate als vorher, da wir von oben bis unten eine kompakte, deutlich abgegrenzte Zellmasse vor uns haben. Das Rekonstruktionsbild zeigt uns die Gestalt derselben, wie sie die Kombination aus den Querschnitten ergibt. Die Anlage des Vagus ist kaudalwärts lang ausgestreckt. Sie hat bereits 3 Kiemenspalten in ihrem Bereich. Rostralwärts deutet, wie auch im vorigen Stadium, ein spitzer Fortsatz den verloren gegangenen Zusammenhang mit dem Glossopharyngeus an, noch mehr die Anlage verlängernd. Die Anlage verläuft dorsal von den 3 letzten durchgebrochenen Kiemenspalten, mit dem kaudalen Ende mehr ventral gerichtet als mit dem rostralen, in ihrer Längsrichtung also auch dorso-ventral gerichtet, aber nicht so ausgesprochen wie etwa bei der vorher besprochenen Ganglienanlage. Nach jedem Kiemenspalte, d. h. dem 4., 5. und zukünftigen 6., oder anders ausgedrückt, in das kaudalwärts von jeder Kiemenspalte gelegene Gewebe entsendet das Ganglion einen Fortsatz, so daß seine Gesamtform dreilappig erscheint. Der erste Lappen, d. i. der des 4. Kiemenspaltes, ist lang, schmal und spitz, der zweite, zum 5. Kiemenspalte gehörige, stumpfer, der dritte stellt sich als keulenförmige Anschwellung des unteren Endes der Ganglienanlage dar. Demgemäß erscheint die Ausbuchtung zwischen dem ersten und zweiten Fortsatz, die der 4. Kiemenspalte entspricht, tiefer als die zwischen zweitem und drittem Fortsatz, die über der 5. Kiemenspalte liegt.

Entsprechend dieser lappigen Form zeigt sich die Ganglienanlage im Schnitt sehr wechselnd, denn sie muß sehr verschieden im dorso-ventralen Durchmesser erscheinen, weil die Fortsätze etwa in der Schnittrichtung liegen. Der Anfang ist im Schnitt der Anlage des Glossopharyngeus sehr ähnlich, wir unterscheiden

einen breiten ventralen Teil und einen schlanken dorsalen. Dieser dorsale Teil ist überall außerordentlich dünn, besteht in dem Stück, das dem Medullarrohr am nächsten liegt, aus einer einfachen, mehr ventral aus einer doppelten Lage von Zellen. Der ventrale dickere Teil stellt sich weiter kaudalwärts vielfach spindelförmig dar, mitunter auch rundlich.

Die Frage der Verbindung mit dem Ektoderm ist für die 3 Fortsätze besonders abzuhandeln, denn sie ergibt mehr oder weniger verschiedene Resultate für jeden davon. Dazu kommt, daß jeder einem anderen Kiemenbogen angehört, also gewissermaßen selbständige Beziehungen besitzt.

Die Verbindung des ersten Vagusfortsatzes mit dem Ektoderm hat große Ähnlichkeit mit derjenigen, die ich beim vorigen Stadium vom Glossopharyngeus beschrieb. Sie befindet sich, wie die Rekonstruktionsfigur ausweist, ganz an der Basis des Fortsatzes, wo dieser vom Stamm ausgeht. Im Schnitt sehen wir sie seitlich, auf der Höhe der

Chorda, vielleicht ein klein wenig ventral davon gelegen und nur durch einige wenige Kerne gebildet, also sehr schwach. Ihrer Lage nach erweist sie sich also als Lateralverbindung (Textfig. 3).

Der zweite Fortsatz der Vagusanlage geht eine viel innigere Beziehung zum Ektoderm ein als der erste; auch diese Verbindung liegt seitlich, erstreckt sich aber über eine weit größere Fläche und liegt der Kiemenpalte näher als die eben beschriebene.



Fig. 3. *X* Vagus, *KF* Kiemenfeld, *EV* Epibranchialverbindung, *LV* Lateralverbindung. Zur Lage des Schnittes vgl. Taf. XIV, Fig. 2, *T.3—T.3.*

Immerhin kann man die Stelle noch nicht zur Umgrenzung der Kiemenspalte rechnen. Besser als alle Worte klärt ein Blick auf das Rekonstruktionsbild uns über das Verhalten der Verbindungen der ersten und zweiten Fortsatzes auf. Zum histologischen Aussehen will ich noch bemerken, daß man bei schwacher Vergrößerung die Verbindung nicht sofort als solche erkennt. Dies kommt daher, daß die Kerne des Ektoderm sehr dicht liegen, während das Ganglion lockerer gefügt ist. Stärkere Vergrößerungen zeigen einwandfrei, daß das Ektoderms keine scharfe Grenze nach innen besitzt, sondern die Kerne der Ganglienanlage und des Ektoderms sich vermischen, soweit die beiden Teile einander berühren. Eine nennenswerte Zahl von Mitosen kann ich nicht finden.

Die Zone, die ich als Verbindungsstelle von Ektoderm und letztem Ganglienfortsatz eingezeichnet habe, ist nicht in ihrem ganzen Umfange eine kontinuierliche Verbindung, sondern umfaßt ein Gebiet kleiner einzelner Verbindungen. Das Ganglion liegt also dem Ektoderm an, aber nur hie und da zeigen Kerne einen Zusammenhang zwischen beiden, auf einigen Schnitten mehr, auf anderen weniger. Auch die Verbindungen des zweiten und dritten Fortsatzes sind laterale.

Ich habe die Verhältnisse der 3 Ganglienfortsätze des Vagus und ihren jeweiligen Zusammenhang mit dem Ektoderm deshalb so ausführlich geschildert, weil ich glaube, daß wir verschiedene Phasen eines Prozesses vor uns sehen, der sich in sehr kurzer Zeit abspielt. Wie bei embryologischen Vorgängen meistens, zeigt uns das am weitesten hinten gelegene das erste Stadium. Die Lateralverbindungen gehen also die Verbindung mit dem Ektoderm derart ein, daß sich das Ganglion zuerst nur an das Ektoderm anlegt. Dann fangen an der ganzen Berührungsstelle einzelne Punkte an sich zu verbinden (dritter Fortsatz). Diese Verbindungsstellen kann man an dem Verhalten der beiderseitigen Kerne zueinander erkennen. Nach und nach bekommt die ganze Berührungsstelle Zusammenhang (zweiter Fortsatz). Dieser flächenhafte Zusammenhang bleibt nicht lange bestehen, sondern verschwindet bald. Am ersten Fortsatz zeigt er sich bereits in ganz reduzierter Form, so, wie er längere Zeit bestehen bleibt. Ich glaube bestimmt, daß eine Auswanderung von Kernen aus dem Ektoderm in die Masse der Ganglienanlage stattfindet. Sehr häufig und deutlich hat man Bilder vor sich, die nur so zu deuten sind. Es sieht aus, als wenn aus dem sehr dichten Ektoderm zwei Kerne einen dritten herausdrängten, der sich dann in das Gangliengewebe ein-

schiebt. Dieses Herausdrängen von Kernen kann so lebhaft vor sich gehen, daß an einigen Stellen Vorsprünge aus dem Ektoderm nach innen hervorzuragen scheinen. Dieses Verhalten sehen wir z. B. auf Textfig. 3. — Dieses Bild soll noch etwas anderes zeigen. Es rührt nämlich aus einem Querschnitt durch den ersten Fortsatz der Vagusanlage her. Die lebhaft rotgefärbte Kiemenektoderms machte mich sofort darauf aufmerksam, daß hier ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie ich sie beim *Glossopharyngeus* dieses Stadiums abgebildet und beschrieben habe. Auch hier sind in dem verdickten Ektoderm der Innenseite der Kiemenspalte viele Mitosen zu sehen. Das sonstige Verhalten ist dem beim *Glossopharyngeus* besprochenen so außerordentlich ähnlich, daß ich mich darauf beschränken kann, auf das dort Gesagte zu verweisen. Ein Vergleich der Figuren gibt alle weiteren Aufschlüsse; wir haben also auch hier eine Epibranchialverbindung vor uns. Textfig. 3 zeigt sie mit der Lateralverbindung auf einem Schnitt.

Stadium III (Taf. XIV, Fig. 3).

Zur Charakterisierung dieses Stadiums mögen folgende Angaben dienen. Die größte Länge des Kopfes in der Richtung der Schnitte betrug 2,96 mm. Der Embryo hat bereits alle 6 Kiemenspalten vollständig ausgebildet, deren Länge und Breite von vorn nach hinten successive abnimmt. Von den vorigen Stadien unterscheidet sich dieses auf den ersten Blick durch die Existenz von Kiemenfäden. Um der Deutlichkeit des Bildes nicht Abbruch zu tun, habe ich sie auf der Rekonstruktionsfigur jedoch weggelassen. Die Knickung des Mandibularbogens ist tiefer und ausgeprägter als beim vorhergehenden Stadium.

Zur Orientierung über die Gestaltung des Medullarrohres und der Hirnanlagen verweise ich auf das Rekonstruktionsbild. Die weiße Substanz beginnt stärker zu werden, wie man besonders gut am mittleren Teil des Medullarrohres sehen kann. Die Anlage des Geruchsorganes zeigt sich als tiefe Grube aus stark verdicktem Ektoderm, zu der bereits eine nervöse Verbindung mit der Hirnanlage tritt.

Am Linsensäckchen sehen wir, daß die hintere Wand noch weiter ausgebildet ist. Die Linsenfasern zeigen sich deutlich, das Lumen des Linsensäckchens besteht nur noch als schmaler Streifen, stellenweise berühren sich Linsenepithel und Linsenfasern. Das Gehörbläschen ist erheblich ausgedehnt und hat einen langen *Ductus endolymphaticus*, der dorsal von seiner Mitte entspringt.

Wenn wir auch dieses Stadium mit der BALFOUR-ZIEGLERSchen Stadienbezeichnung benennen wollen, so glaube ich es M oder N zurechnen zu dürfen.

Die Verdickungen des Ektoderms zeigen uns bei diesem Stadium weit wesentlichere Unterschiede gegen Stadium II, als sie zwischen Stadium I und II zu konstatieren waren. Vor allem fällt es sofort in die Augen, daß das, was ich vorher als Ciliarfeld beschrieben habe, seine selbständige Existenz eingebüßt hat und sich den Orbitalfeldern angegliedert hat. Da es seine Lage im Verhältnis zum Ciliarganglion nicht verändert haben dürfte, so können wir annehmen, daß es sich der Verdickungsleiste angegliedert hat, welche die Einsenkung oberhalb des Mandibularbogens auskleidet. Diese verläuft jetzt rostralwärts schwach konvergent zum Supraorbitalfelde. Letzteres nimmt unser Interesse durch sein außerordentlich starkes Wachstum in Anspruch, vor allem aber durch den Nerven, der es begleitet. Das Vorderende des Supraorbitalfeldes verflacht sich ganz allmählich nach vorn zu. Mit der Verflachung geht eine schwache Verbreiterung Hand in Hand. Kaudalwärts wird die Zone der stärksten Verdickung allmählich breiter und geht schließlich in die Verdickung des Dorsalendes der Spritzlochspalte über, jedoch nur zum Teil. Ein anderer Teil endet über dem Acustico-facialisganglion, dorsalwärts vom Ohrbläschen. Dieser letztgenannte Teil stellt wohl das eigentliche Ende des Supraorbitalfeldes vor. Einen Querschnitt durch das Supraorbitalfeld gibt Taf. XVI, Fig. 17. In der Mitte sehen wir den Nerven eingelagert, von dem noch weiterhin die Rede sein wird.

Von den Verdickungen der Kiemengegend ist nicht viel Neues zu sagen. Wir sehen jetzt, daß ein Teil der kontinuierlichen Verdickungen um die Kiemenbogen herum verbraucht wird zur Bildung der Kiemenfäden, also für unsere Fragen keine Bedeutung hat. Die Verdickungen um das dorsale Ende jeder Spalte bleiben bestehen. Interesse gewinnen sie für uns erst durch ihre später zu besprechenden Beziehungen zu den Ganglien.

Bei der Untersuchung des hinter der Kiemengegend gelegenen Teiles der Ektodermverdickung sehen wir, daß die bisher beobachtete Verdickung zu dem jetzt hervorwachsenden Flossensaume hinzieht. Dorsal von ihr ist eine neue Verdickungsleiste entstanden, welche als Anlage der Seitenlinie besonders wichtig ist. Auf einer längeren Reihe von Schnitten habe ich sie in ziemlich gleichbleibender Breite verfolgt. Es lag kein Grund für mich

vor, zu untersuchen, wie weit sie nach hinten läuft, denn ich wollte meine Untersuchungen absichtlich auf die Kopfgegend beschränken. Einige Einzelheiten erwähne ich nur darum, weil ich sie später zum Vergleich heranziehe und sie zur Bestätigung meiner Auffassung über die Verhältnisse am Kopf benutzen will. Histologisch sieht sie sehr merkwürdig aus, ähnlich wie ich es früher vom Supraorbitalfeld des Stadiums II beschrieb. Die hellen Zellen nehmen hier noch mehr Raum ein, ihre Schicht ist ebenso stark oder stärker als die der dunklen Ektodermzellen. Dadurch erscheinen sie stellenweise nicht so deutlich abgegrenzt wie am Supraorbitalfeld. Zur Abbildung Taf. XVI, Fig. 18 habe ich einen Schnitt ausgewählt, der einigermaßen die einzelnen Zellen erkennen läßt.

Da ich bei den anderen Stadien die Verhältnisse des Ciliarganglions zuerst (nach der Besprechung der Ektodermverdickungen) abgehandelt habe, will ich hier dieselbe Reihenfolge innehalten, obwohl der Lage nach zuerst der Oculomotorius an die Reihe kommen müßte. Es ist zu bemerken, daß das Ciliarganglion den Höhepunkt seiner Entwicklung bereits überschritten hat. Es bewahrt im allgemeinen seine vorher beschriebene Form. Den Ramus ophthalmicus profundus konnte ich hier nicht so weit verfolgen wie vorher. Es mag dies zum Teil an der Schnittrichtung liegen. Dagegen sehen wir einen kurzen Nervenzweig senkrecht zur Längsrichtung des Ganglions rostralwärts vom Ganglion ausgehen. Die Querschnitte tun dar, daß er entlang der Wandung der vordersten Kopfhöhle verläuft. Unzweifelhaft haben wir also einen Augenmuskelnerven vor uns, nach meinem Dafürhalten den Zweig, der den Musculus rectus superior versorgt, wie ihn MARSHALL-SPENCER (1881) abbilden. Die Verbindung des Ganglion ciliare mit dem Trigeminus besteht ebenso wie vorher. Insgesamt betrachtet, stellt das Ganglion also ein Dreieck dar, das an jeder Ecke einen Fortsatz, bezw. Nerven entsendet. Das histologische Aussehen unterscheidet sich stark von dem des vorigen Stadiums. Die Spindelform mit ihrem zweifachen Gewebe ist verschwunden, der zweifache Charakter des Gewebes ist nicht mehr bemerkbar; im Schnitt hat das Ganglion unregelmäßige Form und läßt eine deutliche Faserung erkennen.

Der Oculomotorius hat gegen vorher an Länge zugenommen. Er verläuft von seiner Ursprungsstelle an der Hirnbasis rostrokaudal, legt sich der Hinterwand des ersten Myotoms an und bleibt daran noch über das Ciliarganglion hinaus. Allmählich

wird er undeutlicher, bis er schließlich nicht mehr bestimmt zu unterscheiden ist. Auch in diesem Stadium ist noch keine Verbindung mit dem Ganglion ciliare vorhanden. Das erscheint mir von großem Interesse, denn wir haben sonach das ganz merkwürdige Verhalten, daß ein Augenmuskelast bereits gebildet ist vom Ciliarganglion, noch ehe dies in die Bahn des Oculomotorius tritt. Dieser Ast würde also seinen Ursprung mit dem Ganglion vom Trigemini herleiten haben und sich dann erst später dem Oculomotorius angliedern. Dies erschien mir so sonderbar, daß ich zuerst an einen Irrtum in der Untersuchung glaubte, aber mehrfache Nachprüfungen mit starken Vergrößerungen ergaben immer wieder dasselbe Resultat, und zwar auf beiden Seiten gleichmäßig, so daß ich keine Zweifel mehr an der Richtigkeit meiner Beobachtung hegen kann. Demnach würde ursprünglich der Musculus rectus superior ebensowenig vom Oculomotorius versorgt wie der Musculus obliquus superior und der Musculus rectus externus, denn sein Nerv gliedert sich erst sekundär dem Oculomotorius an. Der Zusammenhang des Ganglion ciliare mit dem Ektoderm hat in diesem Stadium vollständig aufgehört.

Ehe man auf den eigentlichen Trigemini trifft, findet man auf Schnitten, zuerst ganz der Hülle des Medullarrohres angelagert, dann etwas entfernt davon, den rostralwärts gerichteten Fortsatz des Nerven, den ich schon beim vorigen Stadium beschrieb. Es machte Schwierigkeiten, ihn auf der Figur darzustellen, denn er liegt gerade unter dem Nervus ophthalmicus superficialis, den ich beim Facialis zu beschreiben haben werde. Im wesentlichen hat die Trigemini-Anlage ihre vorher beschriebene Gestalt beibehalten. Sie liegt tiefer in das Mesenchym eingebettet, noch weiter vom Ektoderm abgedrängt als vorher, und zwar dadurch, daß sich die Anlage des Facialis darüber hinweggeschoben hat. In diesem Stadium ist die Trigemini-Anlage bereits mit dem Medullarrohr verbunden. An der Berührungsstelle bemerken wir einen hellen Halbkreis, der mit der konvexen Seite nach dem Lumen des Medullarrohres zugerichtet ist und die Kerne desselben etwas nach innen zu drängt. Histologisch zeigt das Ganglion eine faserige Grundsubstanz. Die Kerne folgen vorzugsweise der Längsrichtung des Ganglions. Zwei starke Nerven gehen von der ventralen Seite des Ganglions aus, der eine ist der Ramus mandibularis, der sich nicht gegen vorher geändert hat in seinen Lagebeziehungen, also wie vorher an der Kopfhöhle des Kieferbogens entlang zieht. Nur die Knickung ist fast verschwunden. Während wir histologisch

den Nerv vorher als eine Anzahl dunkler Kerne sahen, haben wir jetzt einen hellen Strang, bzw. im Schnitt einen hellen Kreis vor uns. Der andere Nerv liegt rostralwärts vom Ramus mandibularis. Es ist der Ramus maxillaris. Anfangs verlaufen beide Nerven etwas entfernt von der Wandung der Mandibularhöhle, dann legt sich der Ramus mandibularis derselben an, der Ramus maxillaris entfernt sich noch mehr davon und nähert sich dem Ektoderm. Er wird schließlich undeutlich und ist nicht mehr zu verfolgen; mir scheint aber sein Ende im Mesenchym zu liegen. Da der Trigemini in der oben beschriebenen Weise durch den Facialis vom Ektoderm abgedrängt wird, ist es leicht erklärlich, daß keinerlei Verbindung mehr mit dem Ektoderm besteht.

Die Acustico-facialis-Gruppe hat gegen Stadium II noch weiterhin an Größe zugenommen. Auch dieses Mal ist es der rostralwärts gelegene Teil, der die Wachstumserscheinungen zeigt. Während vorher Trigemini und Facialis durch eine schmale Spalte getrennt erschienen und im Mesenchym ungefähr in gleicher Entfernung vom Ektoderm lagerten, hat sich jetzt der Trigemini tiefer eingesenkt, und der Facialis hat sich weit darüber geschoben, in Berührung mit dem Ektoderm liegend. Fast der ganze Trigemini wird durch den Facialis überdeckt, nur ein schmaler Teil rostralwärts nicht. Am klarsten gibt die Taf. XIV, Fig. 3 Aufschluß über dies Verhalten. Dorsalwärts hat die Acustico-facialisanlage auch an Masse zugenommen, und zwar dadurch, daß sie einen Fortsatz entsendet, der sich dem Medullarrohr verbindet, wie es schon im Stadium II angedeutet war. Dies geschieht etwas vor dem Gehörbläschen. Ein Vergleich der Rekonstruktionsfigur 2 mit 3 ergibt, daß die zackige Gestalt, die jetzt die Acustico-facialisgruppe zeigt, bereits vorher vorbereitet war, aber noch nicht so sehr ausgesprochen. Wenn man bei dieser unregelmäßigen Gestalt von Fortsätzen reden kann, so lassen sich deren 5 unterscheiden: ein rostraler, ein dorsaler, ein ventraler und 2 kaudale. Daß der dorsale die Verbindung mit dem Medullarrohr vermittelt, besprach ich bereits, die anderen möchte ich der Reihe nach durchsprechen unter Berücksichtigung der von einigen derselben ausgehenden Nerven.

Wenn wir den rostralen Fortsatz — Ganglion rami ophthalmici — auf Schnitten untersuchen, so sehen wir, daß sich die Ganglienmasse rostralwärts allmählich verjüngt und heller wird, um schließlich ganz kontinuierlich in einen Nerven überzugehen. Dieser Nerv ist die Portio facialis rami ophthalmici superficialis. Ich erwähnte

ihn bereits bei der Besprechung des Supraorbitalfeldes, wir sehen ihn auf Taf. XVI, Fig. 17. Es ist mir wichtig, zu konstatieren, daß der Nerv genau an der Stelle liegt, wo wir beim Stadium II die runden hellen Zellen zwischen den Basen der Cylinderzellen gesehen haben. Er sieht fast aus wie eine sehr große von diesen hellen Zellen. Trotzdem die Borax-Karminfärbung hierfür wenig günstig ist, glaube ich erkennen zu können, daß Fasern vorhanden sind, wenigstens sieht man mit sehr starken Vergrößerungen eine wie punktiert aussehende Grundsubstanz in der Zelle. Wie die Figur zeigt, liegt der Nerv zwischen die Zellen des Ektoderms eingekeilt, wie es auch BALFOUR (1878) beschreibt und abbildet. Der rostrale Fortsatz der Acustico-facialisgruppe ist noch deutlich als runde Masse zu erkennen, wenn sich der ventrale bereits vorbereitet, aber allmählich wird das Gewebe wieder einheitlich.

Der ventrale Mandibularfortsatz zieht sich im Schnitt von der runden Masse des Ganglion rami ophthalmici zwischen Kopfhöhlen und Ektoderm hin und formt schließlich auch einen Nerven, der, vermutlich infolge der Schnittrichtung, wie eine helle ovale Zelle erscheint, die gegen das Ende hin immer flacher und länger wird, um schließlich zu verschwinden. Sie liegt dem Ektoderm ebenso an, wie der vorbeschriebene Nerv. Dieser Nerv ist der Ramus buccalis. Er kreuzt den Ramus maxillaris des Trigemini, indem er über ihn hinwegzieht.

Die beiden kaudalen Fortsätze sieht man bei der günstigen Schnittrichtung als zwei von Anfang an scharf geschiedene Zellkomplexe, die zuerst auf längere Strecke einander anliegen, aber insgesamt doch ein Ganzes bilden. Weiter kaudalwärts trennen sie sich weit voneinander.

Der dorsal gelegene der beiden Fortsätze, der Gehörfortsatz, nähert sich dem Ohrbläschen, liegt aber hinter und neben, nicht an demselben, wie es im Rekonstruktionsbild aussieht. Erst gegen Ende legt er sich dem Ohrbläschen an, bleibt aber deutlich von ihm unterscheidbar, besonders deutlich bei starker Vergrößerung dadurch, daß die Kerne verschieden gerichtet sind, die mehr rundlichen des Ganglions differieren erheblich mit den langovalen des Ohrbläschens.

Der andere, mehr ventral gelegene Fortsatz ist der Hyoidfortsatz. Er legt sich dem Ektoderm am oberen Ende der Spritzlochspalte an, etwas lateral von der Uebergangsstelle des Ektoderms in das Epithel der Spritzlochspalte. Der Nerv, der vom ventralen Ende der Hyoidganglienmasse ausgeht, der Ramus hyoideus, liegt dem Ektoderm nicht an, sondern verläuft im Mesenchym. Weiter

ventral tritt er an das Ektoderm heran, ein Zweig des Nerven, wohl der erste Anfang des Ramus maxillaris externus, bleibt daran liegen, ist aber sehr bald nicht mehr zu erkennen, ein anderer Zweig oder vielmehr der eigentliche Stammnerv endet im Mesenchym.

Es ist schwer, über den Zusammenhang der Ganglienmasse der Acustico-facialisgruppe mit dem Ektoderm zu berichten, weil sehr große Flächen dem Ektoderm anliegen, bei denen es nicht leicht ist, zu entscheiden, ob wirklich eine Verbindung vorhanden ist. Im Gebiete des ventralen Fortsatzes, wie sich besonders gut auf den Querschnitten erkennen läßt, habe ich eine Zone in das Rekonstruktionsbild eingezeichnet, bei der ich mit Bestimmtheit eine Verbindung konstatieren kann. Sowohl im Ektoderm wie in der Ganglienmasse fand ich Mitosen. Im übrigen ähnelt das Verhalten durchaus der lateralen Verbindung, die ich beim Stadium I vom Glossopharyngeus, beim Stadium II vom Vagus beschrieb. Trotzdem habe ich, wie später zu erörtern ist, gewichtige Gründe, ihr nicht den Wert einer solchen anzuerkennen.

Trotzdem der Hyoidfortsatz der Acustico-facialisanlage dem Ektoderm fast in seiner ganzen Länge anliegt, sind die Verbindungen beider sehr schwach und undeutlich (Taf. XV, Fig. 16). Sie beschränken sich überdies auf die in der Rekonstruktionsfigur eingezeichnete Zone, die zum großen Teil innerhalb der Kiemenspalte liegt. Das kann ich auf der Rekonstruktionsfigur nicht eintragen, da sie ohne Schattierungen bleiben mußte und ich als Kriterium für das Eintragen der Kiemenspalte stets den am weitesten in das Lumen der Kiemenspalte vorspringenden Punkt gewählt habe. Beim Beginn des Nerven verhält sich das Ektoderm recht sonderbar. Nach innen hat es keine scharfe Grenze, und das histologische Bild sieht aus, als hätte sich ein Polster von Ektodermzellen zwischen das eigentliche Ektoderm und den Nerven eingeschoben. Vielleicht ist das darauf zurückzuführen, daß der Nerv ursprünglich fest mit dem Ganglion verbunden war und Ektodermzellen bei der Loslösung mit sich gezogen hat.

Der Glossopharyngeus ist nicht sehr stark vom vorigen Stadium verschieden. Er erscheint etwas kürzer und gedrängter. Er ist mit dem Medullarrohr verbunden, und zwar liegt diese Verbindungsstelle auf den letzten Schnitten, die noch das Ohrbläschen treffen. Histologisch bietet er wieder außerordentlich interessante Aufschlüsse. Seine Kerne liegen nicht sehr dicht, so daß vorzüglich eine Faserung der protoplasmatischen Grundsubstanz zu erkennen ist. Diese Faserzüge teilen sich gabelig, wie es

Taf. XV, Fig. 14 wiedergibt. Der dorsale Zweig geht nach dem lateralen Ektoderm, und zwar nach der Stelle zu, die ich vorher als — laterale — Verbindung mit dem Ektoderm beschrieben habe. Diese Verbindung besteht noch, in der Form, wie Taf. XV, Fig. 15 zeigt. Während wir sie vorher nur durch die Kerne als Verbindung erkannten, sieht man sie jetzt als eine faserige protoplasmatische Masse. Die Figur, die das Verhalten der beiden Zweige zueinander darstellen soll, ist nach einem Schnitt gezeichnet, der die Verbindung beider Zweige zeigt. Der Ventralzweig geht zu der Epibranchialverbindung. Er ist auf dem für die Figur gewählten Schnitt dem Ektoderm nur lateral verbunden, auf weiter hinten gelegenen Schnitten an der ganzen Berührungsstelle. Das Ektoderm hat an dieser Stelle sein gewöhnliches Aussehen wiedergewonnen und die lebhaftere Färbung verloren. Nur ganz vereinzelt finden sich noch Mitosen, aber eine unzweifelhafte Verbindung ist noch vorhanden an einer ziemlich ausgebreiteten Zone. In der Nachbarschaft des Ektoderms liegen die Kerne der Ganglienmasse ganz unregelmäßig, weiter nach innen zu sind sie in der Längsrichtung des Ganglions angeordnet. Ein Vergleich der den Glosso-pharyngeus betreffenden Figuren: Taf. XV, Fig. 10 und 15, und Textfig. 2 charakterisiert sein Verhalten deutlicher, als die Beschreibung es tun kann. Die Bildung der jetzigen deutlichen Zweige ist wohl darauf zurückzuführen, daß sich die Hauptmasse der Ganglien-anlage wieder etwas vom Ektoderm zurückzieht, die Verbindung aber an den beiden vorherbeschriebenen Stellen aufrecht erhalten wird.

Die Veränderungen, die wir am Vagus erkennen, sind hauptsächlich dadurch bedingt, daß jetzt noch eine weitere Kiemenspalte in seinen Bereich tritt. Die Vagusanlage besitzt also jetzt vier Fortsätze. Mit dieser Modifikation kann ich alles beim Stadium II Gesagte aufrecht erhalten und darauf verweisen, wenigstens was die Gesamtform und das allgemeine histologische Bild anlangt. Die Fortsätze sind gleichmäßiger geworden, das ist vielleicht der einzige erwähnenswerte Unterschied der morphologischen Beschreibung.

Was von histologischen Momenten zu erwähnen ist, will ich jetzt bei der Besprechung der Beziehungen der Vagusanlage zum Ektoderm abhandeln. Der rostral gerichtete Fortsatz des Vagus schickt sich an, sich mit seinem äußersten Ende dem Medullarrohr zu verbinden. Er ist vorwiegend von Fasern gebildet und zeigt relativ sehr wenige Kerne. Der erste Fortsatz, der zum 4. Kiemenbogen geht, verhält sich sowohl in Hinsicht auf seine laterale als

auf seine epibranchiale Verbindung genau wie der Glossopharyngeus. Die Fig. 15 auf Taf. XV könnte ebenso gut für ihn gelten, d. h. wir sehen zwei Zweige, von denen der laterale sich protoplasmatisch dem Ektoderm verbindet, der ventrale durch seine Kerne die Verbindung anzeigt.

Wenn das richtig ist, was ich oben schon sagte, daß wir verschiedene Entwicklungsstadien an den Vaguszweigen sehen können, wenn wir sie von hinten nach vorn gehend untersuchen, so müssen wir auch hier dies Verhalten beobachten können. So ist es auch. Was der zweite Fortsatz zeigt, könnten wir schon theoretisch voraussehen. Wir finden nämlich noch keine Ausbildung eines lateralen und eines ventralen Zweiges. Das Ganglion liegt nahe dem Ektoderm und ist lateral durch eine Protoplasmabrücke mit ihm verbunden. Die epibranchiale Verbindung zeigt das typische Aussehen, welches ich beim Glossopharyngeus des vorigen Stadiums beschrieb: dickes, dunkelrot erscheinendes, vielkerniges Ektoderm, viele Mitosen. Im großen und ganzen haben wir also jenes Verhalten vor uns, das vorher der erste Vagusfortsatz zeigte.

Auch der dritte Fortsatz entspricht den Erwartungen, die man stellen muß. Die laterale Verbindung ist flächenhaft, die epibranchiale eingeleitet, noch nicht ganz so intensiv ausgeprägt wie beim zweiten Fortsatz.

Der vierte und letzte Vagusfortsatz ist mit dem einen Ende ans Ektoderm angelagert, um die laterale Verbindung zu bilden. Das Bild unterscheidet sich an dieser Stelle etwas von den übrigen Verbindungen, weil ein wenig rostralwärts von der vierten Lateralverbindung des Vagus in diesem Stadium die hellen Zellen (Taf. XVI, Fig. 18) beginnen, die die Bildung der Seitenlinie einleiten. Deshalb erscheint die Verbindung durch eine helle plasmatische Zone gebildet und ist nicht durch die Lage der Kerne als solche zu erkennen. Taf. XVI, Fig. 19 ist zur Erläuterung dieses Verhaltens bestimmt. Interessant ist der vierte Vagusfortsatz noch deshalb, weil wir an ihm sehen, in welcher Weise sich die epibranchiale Verbindung bildet. Das ventrale Ende des Fortsatzes legt sich dem Ektoderm an, kurz bevor dieses ins Epithel der Innenseite der Kiemenspalte übergeht. Das, was ich hier als Verbindungsstelle eingezeichnet habe, ist nicht wirklich im ganzen Umfang eine innige Verbindung, sondern, wie wir es bei der lateralen Verbindung sahen, ein Gebiet, wo Ganglion und Ektoderm eng aneinander liegen und nur einzelne Kommunikationen vorhanden sind, vorwiegend nach der Kiemenspalte zu gelegen.

Wir können unsere zusammenfassenden Bemerkungen über die Verbindungen der Ganglien mit dem Ektoderm und ihre Entstehung jetzt noch etwas ergänzen, nachdem wir dieses Stadium betrachtet und besprochen haben. Es bildet sich demnach die epibranchiale Verbindung ähnlich wie die laterale. Wenn beide Verbindungen fertig sind, fängt die Ganglienmasse an, sich wieder vom Ektoderm zurückzuziehen, läßt aber zwei Zweige nach den Verbindungsstellen bestehen.

Uebergänge zu späteren Stadien.

Es bedarf noch weiterer Untersuchungen, um die Schicksale der Ektodermverdickungen und Ganglien in späteren Stadien festzustellen. Eine Schnittserie von einem Spinaxembryo von 3,5 cm Körperlänge, die sich zur Rekonstruktion nicht eignete, stand mir noch zu Gebote. Sie vermittelt den Anschluß an den entwicklungsgeschichtlichen Teil der Untersuchungen von MINCKERT (1902), die dieser (ebenfalls im Zoologischen Institut zu Jena) über die LORENZINISCHEN Ampullen anstellte.

Bestimmte Angaben über die Lateral- und Epibranchialverbindung vermag ich nicht zu machen, obwohl es mir wahrscheinlich ist, daß Nerven aus ihnen hervorgehen, wie auch schon VAN WIJHE und andere Autoren angegeben haben. Ich konnte nur feststellen, daß die Verbindungen bei dem genannten Embryo nicht mehr in der vorher beschriebenen Form bestehen.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die Ektodermfelder außer für die Sinneslinien auch noch für die LORENZINISCHEN Ampullen das Material liefern¹⁾.

MINCKERT gibt Rekonstruktionsbilder eines Spinaxembryo von 4,5 cm Länge von der Dorsal- und der Ventralseite. Das erstgenannte bilde ich zum Vergleich mit meinem letzten Stadium ab (Textfig. 4). Die Nervenversorgung gibt uns einen Anhalt dafür, welche Sinneslinien aus den bezüglichen Sinnesfeldern entstanden sind. Durch weiteres Wachstum nach vorn haben sich also aus dem Supraorbitalfeld folgende Kanäle entwickelt, für die ich die MINCKERTSche Nomenklatur beibehalte:

1) der Canalis supraorbitalis, 2) der Canalis suprarostralis, 3) der Dorsalteil des Canalis ethmoidalis, 4) der Canalis occipitalis.

Der letztgenannte Kanal dürfte aus dem über der Anlage des Facialis gelegenen Teil des Supraorbitalfeldes hervorgegangen sein.

1) Zur Begründung dieser Annahme vergl. p. 464 und 465.

Aus dem infraorbitalen Ektodermfeld entstehen vermutlich:

1) der Canalis postorbitalis, 2) der Canalis infraorbitalis, 3) der Canalis infrarostralis, 4) der Ventralteil des Canalis ethmoidalis, 5) der Canalis praeoralis, 6) der Canalis medianus.

Aus dem Kiemenfeld ist der Kiementeil des Canalis lateralis hervorgegangen, von der Anlage seines Rumpfteiles war schon beim Stadium III die Rede.

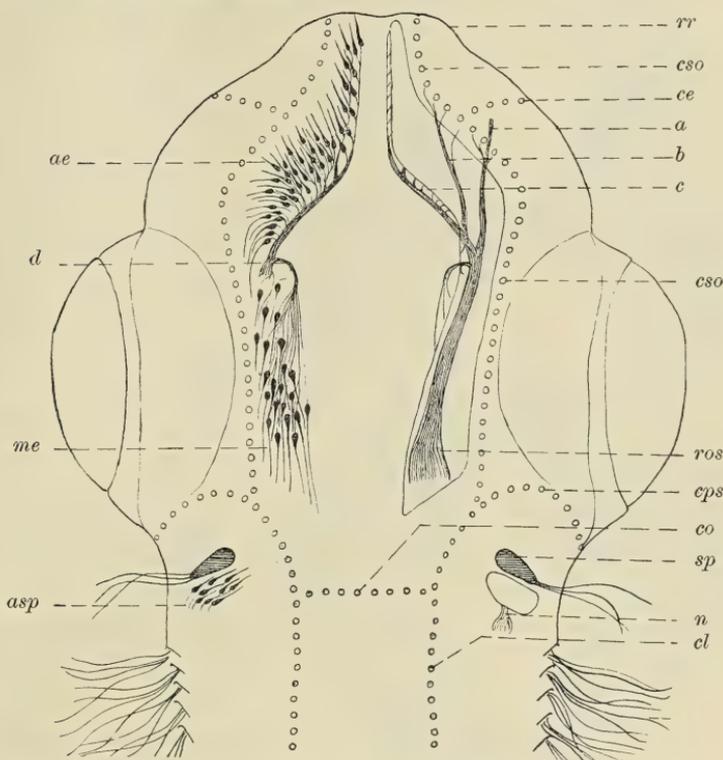


Fig. 4. Kopf eines Embryo von *Spinax niger* von 4,5 cm Länge, von oben gesehen (nach MINCKERT). Schematische Darstellung der LORENZINISCHEN Ampullen und der Sinneskanäle. *rr* Regio rostralis, *csr* Regio suprarostralis, *ce* Canalis ethmoidalis, *cs0* Canalis supraorbitalis, *cpo* Canalis postorbitalis, *co* Canalis occipitalis, *cl* Canalis lateralis, *ae* Ampullae epicraniales, *asp* Ampullae spiraculares, *ros* Ramus ophthalmicus superficialis, *a b c d* dessen Aeste, *sp* Spritzloch, *n* Nerv zu den Ampullae spiraculares.

Anhang: Torpedo.

Außer den *Spinax*embryonen standen mir auch verschiedene Serien von *Torpedo* zu Gebote. Nur eine einzige davon will ich in den Kreis der Untersuchung ziehen, weil sie uns noch etwas Neues zeigt. Ich hatte auch eine Rekonstruktion dieses Stadiums

angefertigt. Sie genügt jedoch nicht den Anforderungen, die ich für die Veröffentlichung stellen muß, obwohl sie mir zur eigenen Information wertvolle Dienste geleistet hat. Zur ungefähren Orientierung gebe ich eine Abbildung (Taf. XIV, Fig. 4), die unter Hinzuziehung

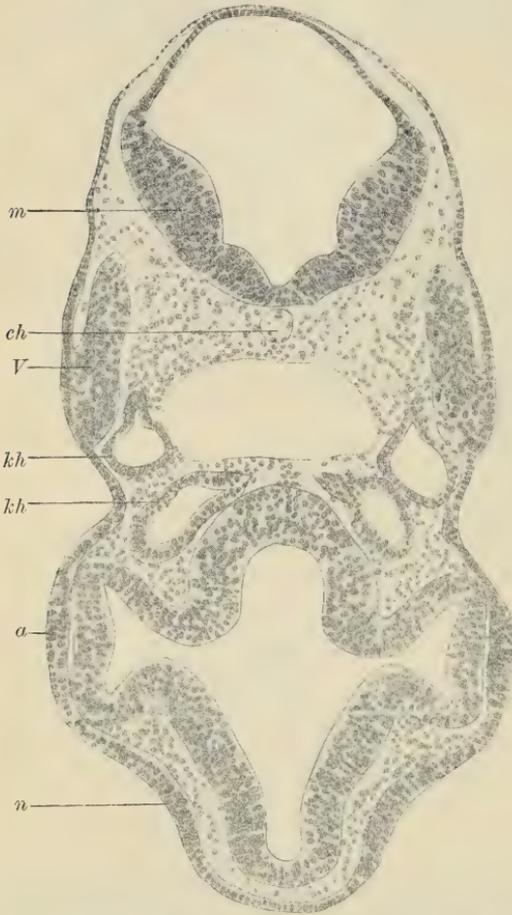


Fig. 5. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von *Torpedo ocellata*. Zur Lage des Schnittes vgl. Taf. XIV, Fig. 4, *T.5—T.5*. *a* Augenanlage, *ch* Chorda, *kh* Kopfhöhlen, *m* Medullarrohr, *n* Geruchsgrube, *V* Trigeminalganglion.

meines Rekonstruktionsbildes nach derjenigen des gleichen Stadiums angefertigt wurde, die in der Abhandlung von H. E. und F. ZIEGLER (1892) enthalten ist.

Der Embryo, den ich der Güte des Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER verdanke, wird ungefähr dem Stadium J-K (nach BALFOUR-ZIEGLER) angehören. Die Verhältnisse sind noch außerordentlich primitiv.

Die Nasengrube zeigt sich nur als flache Ektodermverdickung, s. Textfig. 5. Auch am Auge sehen wir die Linse erst als Anschwellung des Hautblattes angelegt (Textfig. 5). Dementsprechend ist auch das Gehörorgan noch nicht geschlossen, sondern es stellt sich in Form einer tiefen offenen Grube dar, deren obere Ränder sich vorwölben und dadurch den Zusammenschluß vorbereiten.

Die Ektodermverdickungen zeigen sich sehr deutlich abgegrenzt. Auch hier besteht das Ciliarfeld unabhängig von den anderen. Im übrigen ist nur das Kiemenfeld deutlich entwickelt. Es zeigt keine erwähnenswerten Besonderheiten.

Nur zwei Ganglienanlagen sind deutlich unterscheidbar, nämlich die des Trigemini und der Acustico-facialisgruppe. Es wird nicht wunder nehmen, daß das Ciliarganglion in diesem Stadium nur einen Teil der Trigeminianlage repräsentiert.

Die Trigeminianlage zeigt an zwei Stellen eine Verbindung mit dem Ektoderm, und zwar rostralwärts durch einen vorderen Zipfel mit dem Ciliarfeld, kaudalwärts mit einer Stelle, die keine bemerkenswerte Verdickung, nur etwas höhere Zellen aufweist. Textfig. 5 stellt die kaudale Verbindung vor, die rostrale ist ihr in der Hauptsache ähnlich, nur die Verdickung ist dort ausgeprägter. Dorsal von der kaudal gelegenen Verbindung habe ich noch eine schwache weitere Kommunikation gefunden, jedoch nur einseitig. Die Zweizahl der Verbindungen erklärt sich aus der Zweilappigkeit der ersten Trigeminianlage, die vordere würde demnach zum Ciliarganglion gehören.

Die Acustico-facialisplatte zeigt uns die interessantesten Verhältnisse, die mich bewogen haben, überhaupt eine Beschreibung dieses Embryos zu geben. Wir finden nämlich an ihr, wie es theoretisch vorauszusehen war, wohl ausgebildet eine Epibranchial- und eine Lateralverbindung. Taf. XVI, Fig. 20 ist bestimmt, beide zu zeigen. Die Abbildung macht eine weitere Beschreibung überflüssig, wenn man noch Taf. XIV, Fig. 4 zur Beurteilung zu Rate zieht, denn sie zeigt, daß beide Verbindungen durchaus mit den vorher gegebenen Beschreibungen des Glosso-pharyngeus und Vagus übereinstimmen.

Zusammenfassung der Befunde und Vergleichung.

Nachdem ich die einzelnen Stadien nacheinander beschrieben und erläutert habe, will ich in diesem Hauptteile die dort gewonnenen Resultate unter eingehenderer Berücksichtigung der bezüglichen Literatur zusammenstellen und verwerten. Die drei Hauptteile dieses Abschnittes sind durch meine Beschreibungen schon gegeben. Ich werde zuerst die Ektodermverdickungen und ihre Beziehungen zu den Sinneslinien noch einmal im Zusammenhange darstellen, daran eine Besprechung der einzelnen Ganglien und ihres Verhaltens dem Ektoderm gegenüber anschließen, um schließlich noch einiges über die Histogenese der Nerven beizufügen.

I. Die Verdickungen des Ektoderms (Ektodermfelder).

Bei der Besprechung der Verdickungen des Ektoderms brauche ich hinsichtlich der Literatur nur auf MITROPHANOW einzugehen, da dieser Autor der einzige ist, der sie überhaupt genauer beschrieben hat. Was andere Autoren über sie berichten, beschränkt sich immer nur auf einzelne Teile, insbesondere auf die Plakoden, welche nach meiner Einteilung nicht hier, sondern erst im nächsten Teil zu besprechen sind. Einige weitere Autoren werden noch deshalb zu erwähnen sein, weil unter dieses Kapitel auch die Frage der Entstehung der Sinneslinien fällt.

Der Uebersichtlichkeit halber will ich alle diese Literaturangaben hier zu Anfang im Zusammenhange darstellen, da sonst Wiederholungen nicht zu vermeiden wären. Aus den oben genannten Gründen will ich MITROPHANOWS Untersuchungen vorausstellen. Leider ist sein Hauptwerk (1892) über diese Frage in russischer Sprache, die ich nicht beherrsche, erschienen. Ich kann mich daher nur an seine Tafelabbildungen halten und an den französischen Auszug seines Werkes (1893). Da ich in vielen Punkten zu ähnlichen Resultaten gekommen bin, wie MITROPHANOW, noch ehe ich seine Arbeit kannte, muß ich etwas genauer auf sein Buch: *Étude embryogénique sur les Sélaciens*“ eingehen, dessen zweites Kapitel sich mit der Entwicklung der Organe der Seitenlinie beschäftigt und unter dieser Rubrik alles enthält, was hierher gehört. MITROPHANOWS erstes Kapitel werde ich später zu besprechen haben. Seine Untersuchungen sind an Embryonen von *Raja* und *Acanthias* angestellt.

Die erste Differenzierung der Sinnesorgane überhaupt entsteht aus einer allgemeinen Verdickung des Ektoderms in der Kiemen- und Gehörregion, deren Grenzen ziemlich unbestimmt sind. Sie verlängert sich allmählich und zieht als breites Band vom Neuroporus nach hinten. Später teilt sie sich einerseits in die Verdickung des Auges und der Nase, andererseits in die der Gehörgrube und der Kiemen. Diese zweite Ektodermverdickung schließt schon die erste Anlage der Sinneslinien in sich. Sie tritt bereits im Stadium G BALFOURS auf, während BALFOUR, wie wir unten sehen werden, die ersten Anfänge der Sinneslinien erst im Stadium K beobachtet.

Die allgemeine Ektodermverdickung haben wir vielleicht als eine gemeinschaftliche und gleichmäßige Anlage aller Kopfsinnesorgane anzusehen. Ihre erste Gliederung wäre dann die eben genannte Teilung. Der vorderste Teil, der Nasengrube und Linse bildet, braucht uns nicht weiter zu beschäftigen. Die Gehöranlage unterscheidet sich anfangs nicht von der Kiemenverdickung, doch hebt sie sich bald davon ab, wird zweischichtig und senkt sich ein. Ihre weiteren Schicksale liegen außerhalb des Rahmens unserer Besprechung.

MITROPHANOW schildert dann die Kiemenverdickung bei den einzelnen Stadien. Ich kann natürlich nur auf das Wichtigste hiervon eingehen. Nach hinten zu geht die Kiemenverdickung anfangs

kaudalwärts von der jeweilig letzten Kiemenspalte in das Körper-ektoderm über. Später entwickelt sich kaudalwärts von der letzten Kiemenspalte die Anlage der eigentlichen Seitenlinie. Stellen stärkerer Verdickung zeigen sich über dem Hyoidbogen, später über den Anlagen der Acustico-facialisgruppe und des Vagus. Bei einem Embryo von 22 Tagen — MITROPHANOW gibt leider das Alter zumeist nach Tagen an — treten Verdickungen hinter der 2., 3. und 4. Kiemenspalte hervor, die betreffenden Nerven, also Glosso-pharyngens und 2 Vaguszweige, treten dazu. Allmählich bildet sich ein vorderer Teil über die Kiemenspalten hinaus bis zur Trigemusanlage, mit der Alterszunahme immer bestimmter werdend. Schließlich sendet dieser Vorderteil einen Ast zum Mandibularbogen, fast im rechten Winkel. Die Verdickungen der weiteren Kiemenspalten sind nicht so bedeutend, dagegen tritt der hinterste oder Lateralteil mehr und mehr hervor und nimmt an Länge zu.

Da über die Nerven, die den einzelnen Teilen der Verdickungen zugehören, keinerlei Differenzen bestehen, kann ich auf meine Beschreibungen und Tafeln hierzu verweisen. Die Bildung der Kiemenspaltenorgane aus der Verdickung heraus habe ich erst später zu besprechen.

Von der eigentlichen Seitenlinie berichtet MITROPHANOW: „Disposée immédiatement au-dessus du ganglion du nerf vague, la partie latérale est limitée, en haut, par une sorte de pli dont l'épiderme surpasse plusieurs fois en épaisseur celui des téguments généraux; le pli s'incline derrière les limites de la région branchiale.“ Die obere scharfe Grenze der genannten Falte verschwindet nach vorwärts, die Falte rückt beträchtlich nach hinten und erhebt sich halbkreisförmig über die Haut. Später finden wir die Seitenlinie als tiefe Furche.

Aus den verdickten Leisten des vorderen Teiles bilden sich, bogenförmig das Auge umgreifend, die Anlagen des Supraorbital-Infraorbitalkanals in innigem Zusammenhang mit der Entwicklung der zugehörigen Nerven. Von der Hyoidbogenverdickung geht unten die Anlage des mandibularen Teiles der Sinneslinien aus. Aus dem oberen Teil der Kiemensverdickung sondert sich gleichzeitig mit kleinen suprabranchialen Zweigen der betreffende Teil der Sinneslinien. Aus dem am weitesten kaudalwärts gelegenen Teile der Verdickung entsteht die Seitenlinie des Rumpfes. Ihr proximaler Teil wird aus drei wenig gesonderten Anlagen gebildet, die dem zweiten und den folgenden Vaguszweigen entsprechen.

Ich gehe nun zu dem Werke von BALFOUR (1878) über. Wie schon erwähnt, spricht BALFOUR nicht über unsere Ektodermverdickungen. Er beschäftigt sich, soweit sein Buch überhaupt hierher gehört, nur mit den ontogenetischen Vorgängen bei der Entstehung der Sinneslinien, aber seine Beobachtungen sind nicht ausreichend und selbst nicht ganz richtig. Nach ihm erscheint die Seitenlinie zuerst in Form einer breiten kurzen Verdickung der inneren Zellschicht des Ektoderms in der Höhe der Chorda am hinteren Kopfteile und am Anfangsteile des Rumpfes. Das histologische Bild

zeigt uns Cylinderzellen, zwischen deren Basis rundliche Zellen liegen. Dies tritt in einem Stadium in Erscheinung, das unmittelbar auf K folgt. Bei einem sonst fast gleich ausgebildeten reicht die Verdickung schon vom Kopfteile bis zur Gegend der Analöffnung, auf $\frac{2}{3}$ ihrer Länge vom Nerv begleitet, der gleich anfangs im Zusammenhang mit ihr beobachtet werden konnte, teilweise gewissermaßen eingekeilt in die Verdickung. Von dem ältesten Teile der Verdickung löst er sich bald ab und senkt sich in das Mesoderm ein, behält aber durch feine Zweige Verbindung mit der Sinneslinienanlage. Diese Einsenkung und Ablösung ist im Stadium L vollendet. In ihrem vorderen Teile ist die Verdickung schmaler geworden, nach hinten zu wird sie breiter und hört dann ganz plötzlich auf. Die Verdickung senkt sich als solide Zellmasse ein, in der sich das Lumen des Kanals durch Dehiscenz bildet. Wenn die Entwicklung so weit fortgeschritten ist — merkwürdigerweise geht hier die Bildung von hinten nach vorn — zieht sich der Kanal von der Oberfläche zurück und senkt sich in die Tiefe. Die sekundären Oeffnungen, die die Kommunikation mit der Oberfläche vermitteln, beginnen sich im Stadium P zu entwickeln.

VAN WIJHE konnte diesen Entwicklungsgang nicht ganz bestätigen, sondern fand, daß aus der Verdickung zuerst eine Rinne entsteht, deren Ränder sich verlängern und schließlich ganz verwachsen. Vielleicht ist BALFOUR dadurch getäuscht worden, daß das Hinterende des Sinneskanalanlage beim Fortwachsen eine zapfenförmige Hautausstülpung bildet, die sich eine kurze Strecke kaudorostralwärts über die Ektodermverdickung legt. VAN WIJHE findet die Kerne der Sinneslinienanlage in mehreren Schichten liegend und ist bei den tiefsten Lagen im Zweifel, „ob sie zu der Seitenlinie oder zu der Anlage des Seitennerven, welche mit derjenigen des Seitenorgans zusammenhängt, gehören“. Am vorderen Abschnitt der Kiemengegend beobachtet er Ektodermverdickungen, die mit der Anlage des Ramus buccalis des Facialis und der Portio facialis rami ophthalmici superficialis in Verbindung stehen. Er bezeichnet sie als Anlage des Canalis infraorbitalis und des Canalis supraorbitalis.

Bei anderen Autoren, die sich mit den Sinneslinien beschäftigen, habe ich weder Angaben über die Ektodermfelder gefunden, noch selbständige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Sinneslinien. Ich kann also jetzt ohne weiteres zu meinen eigenen Befunden übergehen und dabei auf meine vorstehenden Beschreibungen (p. 427—457) Bezug nehmen. Auch werde ich noch einiges einzuflechten haben, was in den vorhergehenden Beschreibungen nicht erwähnt ist, da ich es an anderen Serien beobachtete.

Meine Beobachtungen über die Ektodermfelder weichen immerhin in wesentlichen Punkten von denen MITROPHANOWS ab, insonderheit zeigten meine Embryonen eine ganz andere und kompliziertere Entwicklung des infraorbitalen Kanals. Ich glaube, am besten Anschluß an die Veröffentlichungen des russischen

Autors zu gewinnen, wenn ich vom ältesten Stadium ausgehe, und von dort aus zurückgehend, ein Verständnis der jüngeren Stadien zu gewinnen suche.

BALFOUR kann hier ganz ausscheiden, da er über die Entwicklungsgeschichte der Sinneslinien am Kopfe und der Ektodermfelder überhaupt nichts berichtet hat. VAN WIJHE hat zwar die Anlagen des Supra- und Infraorbitalkanals erkannt, aber, wie ich schon oben erwähnte, nichts Genaueres darüber mitgeteilt.

Ich gehe von dem Stadium III (Taf. XIV, Fig. 3) aus. Man sieht hier vorn das Supraorbitalfeld, an welches in diesem Stadium schon der Ramus ophthalmicus superficialis herantritt. Das Infraorbitalfeld, versorgt vom Ramus buccalis des Facialis, ist mit dem Ciliarfeld vereinigt. Das Kiemenfeld ist einheitlich entwickelt, wie es sich in allen Stadien zeigt. Kaudalwärts finden wir den ersten Anfang der Seitenlinie.

Dieses Stadium deckt sich am besten mit MITROPHANOWS Angaben. Ganz entsprechend seinen Mitteilungen sehen wir die Seitenlinie, das Supraorbitalfeld und das Infraorbitalfeld, sowie dorsal von den Kiemenspalten eine Verdickungsleiste und die Sonderverdickung des Hyoidbogens. Die histologischen Besonderheiten der Seitenlinie gehören aus später anzuführenden Gründen nicht hierher, aber ich muß erwähnen, daß ich nirgends etwas von einer dorsalen Faltung der Seitenlinie bemerkt habe. Möglicherweise haben wir darin einen Schrumpfungsprozeß vor uns, wenigstens hatte sich das Ektoderm an einer Serie, wo ich Aehnliches bemerkte, deutlich vom Mesoderm abgehoben, so daß es eine Falte zu bilden schien.

Hier möchte ich auch nebenbei erwähnen, daß ich an einer Serie von Schnitten genau verfolgen konnte, wie sich das Lumen der Sinneskanäle durch Ueberwölbung von den beiden Rändern her bildet, und nicht durch Dehiscenz. Ich befinde mich mit dieser Anschauung im Einklang mit VAN WIJHE und MITROPHANOW gegenüber BALFOUR.

Nicht beachtet hat MITROPHANOW den sich über dem Dorsalende des Facialis abzweigenden Teil der Ektodermverdickung, in dem ich den Anfang des Canalis occipitalis vermute. Die später den Infraorbitalkanal bildende Verdickungsleiste ist zwar vorhanden, aber anders gestaltet, als es von ihm angegeben ist. Sie zieht sich nämlich dorsal um das Auge herum, über dem Ciliarganglion hinweglaufend, so daß Infraorbitalfeld und Supraorbitalfeld rostralwärts miteinander konvergieren. Ein zweiter Teil des Infraorbital-

feldes entspricht den Angaben des russischen Gelehrten, er zieht im Zusammenhang mit dem Ramus buccalis nervi facialis ungefähr in rechtem Winkel zum Supraorbitalfeld.

Gehen wir zu den früheren Stadien über (Taf. XIV, Fig. 2). Das Supraorbitalfeld ist bei beiden noch relativ kurz, ventralwärts davon finden wir ein deutlich abgegrenztes Ciliarfeld. Das Kiemenfeld zeigt bei den verschiedenen Stadien nur ganz geringe Unterschiede, bedingt durch die Anzahl der Kiemenspalten. Die Seitenlinie ist noch nicht zu erkennen.

Die eben gegebene kurze Charakteristik der jüngeren Stadien gibt uns Aufklärung darüber, wie das merkwürdige Verhalten des Infraorbitalfeldes zu stande kam. Da sich die Verdickung im Stadium III um mehr als den vierten Teil der Augenanlage herumzieht, schien der Name „Infraorbital-Feld“ dort nicht recht am Platze. Er konnte auch nur bedingungsweise gelten, denn wir haben im Infraorbitalfeld keine einheitliche Anlage vor uns. Ein Teil, und zwar der, der in der Einsenkung an der unteren Grenze des Vorderhirns liegt, besteht von Anfang an aus einer stärkeren Verdickungsleiste, die keinen kontinuierlichen Zusammenhang als solche mit dem Supraorbitalfelde zeigt, mit dem sie nur durch schwach verdicktes Ektoderm verbunden ist. Ein anderer Teil besteht in allen jüngeren Stadien gleichfalls selbständig als Ciliarfeld. Dieses über dem Ganglion ciliare gelegene Ektodermfeld gliedert sich also erst sekundär der allgemeinen Ektodermverdickung an, und zwar dadurch, daß es von dem eben genannten ersten Teil des Infraorbitalfeldes durch allmähliches Wachstum erreicht wird. Dazu mag kommen, daß das Ciliarfeld mit der Streckung des Kopfes etwas weiter nach unten zu liegen kommt. Dieser ganze rostralwärts gerichtete Teil, der vom Ciliarfeld abstammt, das sich erst gänzlich isoliert darstellt, ist übrigens im Stadium III kontinuierlich mit dem Supraorbitalfeld verbunden, aber doch scharf als stärkere Leiste unterschieden. Die rechtwinklige Verbindung der beiden Orbitalfelder steht im Zusammenhang mit dem Auftreten des Ramus buccalis und seiner zugehörigen Verdickungsleiste, die erst kurz vor seiner Entstehung sich ausbildet.

Das Supraorbitalfeld reicht im Stadium III kaudalwärts bis zur Gegend des oberen Randes des Ohrbläschens, und zwar ist das der Teil, der vermutlich den Occipitalkanal bildet. Seine Längenausdehnung nach vorn gibt die Rekonstruktionsfigur 3 wieder. Wenn wir die Bildung des Supraorbitalfeldes nun zurück-

verfolgen, so müssen wir bei den Angaben berücksichtigen, daß das Ohrbläschen, das ich vorhin als hintere Grenze dieses Ektodermfeldes bezeichnete, relativ etwas nach vorn rückt beim Aelterwerden der Embryonen. So kann es uns nicht wundernehmen, wenn wir den Hinterrand des Supraorbitalfeldes im Stadium II weit davon entfernt erblicken, ungefähr auf der Höhe des Vorderrandes der Facialisplatte. Die Gesamtrichtung der Leiste stärkster Verdickung dieses Feldes ist immer schräg, so daß das kaudale Ende mehr dorsal liegt als das rostrale. Da die Ausbildung des Feldes sehr rasch vor sich geht, ist es natürlich im Stadium II wesentlich kürzer. Das Stadium I zeigt es als ganz kurze Leiste, die sich zwischen den Dorsalenden der Trigemini- und Facialisanlage hinzieht.

Ueber das Kiemenfeld habe ich keine neuen Angaben an dieser Stelle zu machen. Meine Untersuchungen bestätigten MITROPHANOWS Angaben in jedem Punkte. Die Verdickung, die kontinuierlich um die Kiemenbogen herumläuft — ein Verhalten, das man besonders deutlich auf den Schnitten erkennen kann, auf denen der Kiemenbogen keine Verbindung mit dem Stamme zeigt, vergl. Taf. XV, Fig. 6 — beteiligt sich später an der Bildung der Kiemenfäden.

Bei meinen ersten Untersuchungen war ich überzeugt, daß die Verdickung, die sich kaudalwärts vom Kiemenfeld erstreckt, die Anlage der Seitenlinie sei. Nur ihre merkwürdig tiefe Lage fiel mir auf. Daß diese Annahme irrtümlich sei, bemerkte ich sofort, als ich Stadium III genau kennen lernte. Die Verdickung hat keine weitere Bedeutung für diese Untersuchungen, sondern ist weiter nichts als die erste Anlage des Flossensaumes, den wir im Stadium III dann auch ganz deutlich hervortreten sehen. Die wirkliche Seitenlinie ist erst in diesem Stadium III zu erkennen. Am Stadium II, wo wir den vorderen Teil der Sinneslinien, speziell den Supraorbitalkanal schon deutlich angelegt sehen, habe ich trotz schärfster Beobachtung und genauester Vergleichung noch keine Spur von besonderer Differenzierung des Ektoderms an der gleichen Stelle bemerkt. Wohl ist über den letzten Kiemenspalten eine Verdickung vorhanden, aber sie unterscheidet sich in nichts von der allgemeinen Kiemenverdickung.

Die Laterallinie ist also erst im Stadium III unzweifelhaft als solche zu erkennen. Sie entsteht demnach aus einer Verdickungsleiste, die sich dorsal von der Flossensaumanlage entwickelt. Gleich

bei ihrem Auftreten zeigt sie alle die histologischen Besonderheiten, die im letzten Abschnitt dieses Teiles abzuhandeln sind.

Um den Anschluß an die älteren Stadien zu gewinnen, verweise ich auf Stadium IV, d. i. das von MINCKERT beschriebene. Daran sind die Sinneskanäle schon als scharf hervortretende schmale Ektodermleisten erkennbar. Auf einige Punkte muß ich aber doch eingehen. Ich bin der Ueberzeugung, daß schließlich nicht nur die Sinneslinien, sondern auch die LORENZINISCHEN Ampullen aus den Ektodermverdickungen hervorgehen, wie es MINCKERT beschreibt. Dafür sprechen besonders die Ampullae spiraculares und die Ampullae mandibulares, denn MINCKERT bildet keine mandibularen Sinneskanäle ab, während wir von MITROPHANOW wissen, daß die Ektodermverdickung des Hyoidbogens die mandibularen Sinneslinien bei *Acanthias* und *Raja* bildet. Leider ließ mich auch GARMANS vortreffliche Arbeit (1888) im Stich, als ich mir Gewißheit verschaffen wollte, ob die genannten Sinneslinien dort wirklich fehlen, denn eine Abbildung von *Spinax* ist darin nicht vorhanden. Fehlen also mandibulare Sinneslinien bei *Spinax*, so spricht das doppelt dafür, daß aus der Verdickung des Hyoidbogens die Ampullae spiraculares und mandibulares entstanden sind, eine Annahme, die ich übrigens auch aufrecht erhalte, wenn diese Sinneslinien bei *Spinax* existieren sollten. Daß die Ampullen überhaupt aus Verdickungen der Epidermis hervorgehen, und wie sich dieser Prozeß vollzieht, hat uns ja MINCKERT gezeigt, und ich sehe keinen Grund ein, sie aus anderen neuen, also sekundär gebildeten Verdickungen abzuleiten, da es höchst unwahrscheinlich ist, daß nach Bildung der Sinneskanäle die in dieser Arbeit beschriebenen Verdickungen verschwinden sollten und neue entstehen, besonders da sie MINCKERT schon in einem Stadium gesehen hat, wo die Sinneslinien erst durch Ektodermleisten gebildet sind. Ich wollte diese Annahme hier nur deshalb aussprechen, weil bei anderen Autoren merkwürdigerweise nirgends von diesen Beziehungen der Ektodermfelder zu den Ampullen die Rede ist. Sie erklärt vor allem auch einigermaßen, warum die Ektodermfelder so große Ausdehnung besitzen, während zur Bildung der Sinneslinien doch nur ein ganz geringer Teil verwertet wird. Ueber Einzelheiten, insbesondere die örtlichen Beziehungen der Anlagen der Sinneslinien zu denen der Ampullen, müssen erst noch Untersuchungen angestellt werden an Stadien, die zwischen meinem Stadium III und IV liegen. Vielleicht läßt sich dann auch Aufschluß gewinnen über das Ciliarfeld, dessen Entstehung unab-

hängig von den anderen Ektodermfeldern mir bisher nicht ganz erklärlich erscheint. Vor allem wäre zu untersuchen, ob es Beziehungen zu der Bildung der Ganglien oder zu der Entstehung der Ampullen besitzt.

Wenn wir die Hauptergebnisse kurz zusammenfassen, so ergibt sich folgendes:

1) Die Ektodermfelder am Selachierkopfe geben den Kopfsinneslinien und vermutlich auch den LORENZINISCHEN Ampullen den Ursprung. Aus einem Teil der Ektodermverdickungen der Kiemenbogen entstehen die Kiemenfäden. (Ueber ihre Beziehungen zu den Ganglien s. den folgenden Abschnitt.)

2) Wir unterscheiden vier Ektodermfelder, nämlich das Kiemen-, das Supraorbital-, das Infraorbital- und das Ciliar-Feld. Kiemen- und Supraorbitalfeld hängen von Anfang an zusammen.

3) Ciliar- und Infraorbitalfeld vereinigen sich im Laufe der Entwicklung.

4) Zum Supraorbital- und Infraorbitalfeld gehören Zweige des Facialis, zu jenem der Ramus ophthalmicus superficialis, zu diesem der Ramus buccalis.

5) Die unter 4) genannten Ektodermfelder schließen die ersten Anlagen der gleichnamigen Sinneslinien in sich ein. Somit entstehen die Sinneslinien am Kopfe früher als am Rumpfe (im Gegensatz zu BALFOURS Untersuchungen).

II. Die Ganglien und ihr Zusammenhang mit dem Ektoderm.

Da ich mein Thema möglichst eng begrenzen möchte, gehe ich nicht auf die erste Entstehung der Ganglien ein und lasse die Frage nach der Ganglienleiste und ihrer Entstehung sowie alle Literaturangaben hierüber vollständig weg. Ich betrachte also die Ganglienmassen von vornherein als gegeben und beschreibe nur ihre morphologischen Veränderungen und ihre Beziehungen zum Ektoderm.

Die meisten Autoren beschäftigen sich vorwiegend mit der ersten Entstehung und weniger mit der späteren Weiterbildung. Ich brauche also auf BALFOUR u. a. hier nicht einzugehen. Sehr viel hat sich BEARD in einer Reihe von Arbeiten mit den Selachier-

ganglien beschäftigt. Diese Arbeiten sind in verschiedenen Zeitschriften zerstreut, enthalten auch nur Detailbilder und lassen Uebersichtsbilder vermissen. Seine Beobachtungen sind mit verschiedenen Theorien verbunden; besonderen Wert legt der englische Forscher auf seine Theorie von den Kiemensinnesorganen. Ich habe eine Anzahl seiner Arbeiten, die mir zugänglich waren, gelesen, halte mich aber im Gedankengang des Ganzen an Berichte darüber, die ich bei anderen Autoren, z. B. v. KUPFFER (1891), fand. — Die besten hierhergehörigen Abbildungen gibt uns FRORIEP (1891), aber seine wichtige Fig. 4 schließt rostralwärts nur die Facialisgruppe noch mit ein, ohne den eigentlichen Kopfteil zu berücksichtigen. Seine kurzen klaren Notizen waren mir im übrigen von hohem Werte. Vorwiegend werde ich mich auch hier an VAN WIJHE und MITROPHANOW halten müssen. Die Frage, ob wir dorsale oder ventrale Wurzeln in den einzelnen Ganglien vor uns haben, habe ich aus dem Spiele lassen müssen, da sie außerhalb der Grenzen meiner Arbeit liegt.

MITROPHANOW unterscheidet vier Gruppen von Ganglien am Selachierkopfe:

- 1) vordere Ganglien vor dem Trigemimus,
- 2) Gruppe des Trigemimus,
- 3) Gruppe des Facialis,
- 4) Gruppe des Vagus.

Nach ihm hat die erste Gruppe bei Raja und Acanthias den Höhepunkt ihrer Entwicklung zu der Zeit, in der 3 Kiemenspalten existieren, oder etwas später. Dann bildet sie sich zurück. Diese erste Gruppe existiert nicht bei allen Formen. Aus ihr geht weder das Ganglion ciliare noch der Olfactorius hervor. Diese Vordergruppe hat also keine Bedeutung für uns.

Ich will die Ganglien des Kopfes nicht in der Reihenfolge von vorn nach hinten behandeln, sondern werde zuerst den Glossopharyngeus, dann nacheinander den Vagus, die Acustico-facialisgruppe und die Trigemimusgruppe besprechen. Ich gehe deshalb vom Glossopharyngeus aus, weil er uns die einfachsten, gewissermaßen typischen Verhältnisse zeigt, die wir mehr oder weniger bei den anderen Nerven wiederfinden. Außerdem wird das Verständnis dadurch erleichtert, daß er nur einem einzigen Kiemensbogen angehört und seine Eigentümlichkeiten längere Zeit hindurch unmodifiziert bewahrt.

Glossopharyngeus.

Im Stadium I tritt uns der Glossopharyngeus schon als ein selbständiges Ganglion entgegen, wenigstens vermochte ich keinen Zusammenhang mehr mit dem Vaguskomplex aufzufinden, von welchem er sich abgeschnürt hat, wie MITROPHANOW berichtet.

Das Morphologische läßt sich kurz erledigen, denn wir treffen die denkbar einfachsten Verhältnisse. Das Ganglion stellt einen schmalen Streifen dar, der sich vom kaudalen Rande des Ohrbläschens in den 3. Visceralbogen hinein erstreckt. Späterhin sehen wir, wie das dorsale Ende schmaler, das ventrale breiter wird.

Schon im Stadium I sehen wir, daß der Nerv eine Verbindung mit dem Ektoderm eingeht, ungefähr in Höhe der Chorda (vgl. Taf. XV, Fig. 10). Diese Verbindung bleibt im Stadium II und III erhalten. Beim Vagus wollen wir besprechen, wie sie zu stande kommt. Es ist fraglich, ob an dieser Verbindungsstelle ein Austausch von Kernen stattfindet, und die Autoren, die sie beschreiben, geben auch keine Klarheit darüber. Ich habe jedoch an so vielen Stellen Bilder, wie das in Textfig. 3 vom Vagus abgebildete, gesehen, daß ich nicht daran zweifeln kann. Ich beschrieb oben, daß gleichsam 2 Kerne einen dritten median zu drängen scheinen und daß dieser dritte dann zu den Ganglienkernen tritt. Auch DOHRN erwähnt derartiges. Ich nehme demnach an, daß das Ektoderm an dieser Stelle dem Ganglion Kerne abgibt, glaube aber nicht, daß es sich bei dem Austausch an dieser Stelle um große Mengen von Kernen handelt.

Wie stellen sich nun die Autoren zu dieser Verbindung? Wir finden sie mehrfach erwähnt. BEARDS Angaben sind unklar; er unterscheidet offenbar nicht scharf zwischen dieser Verbindung und der gleich nachher zu beschreibenden, deswegen sehe ich davon ab, auf seine Branchialsinnesorgane näher einzugehen. Dagegen zweifle ich nicht daran, daß VAN WIJHES Ramus dorsalis mit dieser Verbindung identisch ist, ebensowohl wie FRORIEPS Seitenorgan hierher gehört und MITROPHANOWS Nervus lateralis. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen bei den Cyclostomen vor. Leider muß ich es mir versagen, auf die interessante Parallele mit dieser daraufhin sehr genau untersuchten Tierklasse einzugehen, möchte aber doch auf v. KUPFFERS zahlreiche Arbeiten hierüber verweisen und insonderheit auf die vorzügliche kurze historische Uebersicht, die KOLTZOFF in seiner Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri* (1902) gibt.

Ich will gleich an dieser Stelle auf die weiteren Schicksale der Lateralverbindung eingehen, wie ich überhaupt alles, was im allgemeinen über den Zusammenhang von Ganglienanlagen und Ektoderm zu sagen ist, am Glossopharyngeus besprechen will, um bei den übrigen Kopfnerven die entsprechenden Verhältnisse nur

möglichst kurz darzustellen und zu untersuchen, wie weit sich die Befunde bei den anderen Ganglienanlagen mit denen am Glosso-pharyngeus identifizieren lassen. Taf. XV, Fig. 15 läßt erkennen, wie sich die Verhältnisse beim Stadium III gestaltet haben. Die Ganglienmasse hat sich wieder vom Ektoderm zurückgezogen, so daß sich die Verbindung als Zweig vom Ganglion zum Ektoderm darstellt, wir also hier wirklich von einem *Ramus lateralis* oder *dorsalis* sprechen können. Ich werde mich auch weiterhin darauf beschränken, von einer *Lateralverbindung* zu reden, da dieser Ausdruck keinerlei Deutung in die Tatsachen hineinlegt.

In diesem Zurückziehen vom Ektoderm sehen wir den ersten Schritt zur endgültigen Ausbildung, über die mir genaue eigene Beobachtungen fehlen. Ich gebe also nur die Angaben MITROPHANOWS und FRORIEPS wieder. Letzterer sagt auch nur, daß aus den *Lateralverbindungen* — also seinen *Seitenorganen* — ein Teil des Schleimkanalsystems, nach unserer Ausdrucksweise also der *Sinneslinien*, entsteht. MITROPHANOW gibt auch Einzelheiten an. Er sagt: „Au-dessus de chaque organe branchial“ (von diesen Organen werde ich sogleich zu sprechen haben) „se sépare, en forme de baguette, de la partie supérieure de l'épaississement branchial au niveau de la notocorde, la partie des organes latéraux; leur formation est simultanée avec le développement des petites branches nerveuses suprabranchiales.“ Diese Angaben können leicht einen Irrtum entstehen lassen, vielleicht sogar in sich schließen, dem ich entgegentreten möchte. Gerade am Glosso-pharyngeus habe ich deutlich gesehen, daß sich als erste Verbindung mit dem Ektoderm die *Lateralverbindung* bildet, noch ehe irgend ein weiterer Zusammenhang mit dem Ektoderm besteht. Sodann möchte ich nachdrücklich betonen, daß bei *Spinax niger* nicht eine besondere Verdickungsleiste vorhanden ist, an die dann das Ganglion herantritt, sondern daß wir es nur mit der ausgedehnten Verdickung zu tun haben, welche die Kiemenspalten umsäumt. Die Bildung der *suprabranchialen Nervenzweige* ist also bei *Spinax niger* nicht gleichzeitig mit der Bildung einer Leiste, sie kann ihr höchstens vorangehen. Wenigstens tritt an meinen Schnittserien erst nach der oben geschilderten Bildung eines *lateralen Nervenzweiges* eine lokale stärkere Verdickung hervor, wie sie auch FRORIEP (1891) abbildet. Vorher wird sie nur dadurch vorgetäuscht, daß die Kerne an der Verbindungsstelle nach innen drängen. Ich bitte, hierzu meine Figuren Taf. XV, Fig. 10 und Textfig. 3 vergleichen zu wollen.

Weit größeres Interesse als die Lateralverbindung, die wir eben besprochen haben, kann eine weitere Verbindung beanspruchen, die ich bisher als Epibranchialverbindung bezeichnete. Sie bildet sich später als die laterale, die wir im Stadium I schon bemerkten, während die epibranchiale erst im Stadium II zu sehen ist. Ich möchte wegen der Wichtigkeit der Sache noch einmal kurz referieren, wie sie sich darstellt, und dazu auf die Textfigg. 2 und 3 verweisen, deren erste dem Glossopharyngeus, die zweite dem Vagus gilt. Wir sehen an der dorso-kaudalen Wand der Kiemenpalte, nahe der Stelle, wo sich diese nach außen öffnet, eine enorme Anhäufung von Zellkernen, die sich schon bei schwacher Vergrößerung durch sehr lebhaftes Färbung bemerkbar macht, mit zahlreichen Spuren von Kernteilungsfiguren, seien es nun Mitosen, seien es andere Möglichkeiten einer Zellproduktion. Mit dieser Verdickung ist das Ganglion eine Anzahl von Schnitten hindurch kontinuierlich verbunden. Es ist außer Zweifel, daß von dieser Stelle des Ektoderms aus in die Ganglienanlage eine enorme Anzahl von Kernen einwandert. Natürlich kann man das an Präparaten nicht direkt beobachten, aber dennoch ist dieser Schluß mit Bestimmtheit zu ziehen, denn eine so auffallende Produktion von Zellelementen findet nicht grundlos statt. Einen weiteren Beweis für meine Behauptung finde ich darin, daß späterhin die Ganglienanlage in ihrem ventralen Ende erheblich verdickt erscheint gegenüber dem dorsalen. Man darf die prinzipielle Bedeutung dieses Vorganges nicht unterschätzen, ich möchte aber doch darauf hinweisen, daß uns dieser Prozeß weniger auffallend erscheinen wird, wenn wir bedenken, daß die Ganglienanlagen doch jedenfalls direkt oder indirekt vom Ektoderm abstammen, gleichviel ob man sich über die Art und Weise der Entstehung der Kopfganglien nun der Ansicht BALFOURS, BEARDS, GORONOWITSCHS oder anderer Forscher anschließen will.

Bei den Autoren hat die Epibranchialverbindung eine sehr verschiedenartige Deutung gefunden, je nach der Wichtigkeit, die sie ihr beilegt. VAN WIJHE hat sie offenbar nicht in ihrer ganzen Bedeutung erkannt. Er spricht sie einfach als Ramus ventralis der Ganglienanlage an und legt dar, daß von dieser Stelle sein Ramus posttrematicus, praetrematicus und pharyngeus ausgeht. Immerhin ist das schon ein wesentlicher Fortschritt BALFOUR gegenüber, der die Epibranchialverbindung, so auffallend und leicht erkennbar sie ist, überhaupt nicht beobachtet hat. FRORIEP nennt diese Verbindungsstellen mit BEARD Kiemenpalten-

organe. Aus dem Kiemenspaltenorgan des zweiten Vagus geht nach FRORIEP die Thymus hervor, eine Ansicht, die jedoch von anderen Seiten bestritten wird. BEARD legt großen Wert auf seine Theorie, daß die Kiemenspaltenorgane embryonale Sinnesorgane von großer phylogenetischer Bedeutung seien. Meiner Ansicht nach ist es vor allem wesentlich, daß das Ektoderm an dieser Stelle Zellen für die Ganglienanlage produziert. DOHRN bezweifelt später selbst, daß die merkwürdigen Detailangaben, die er in der 17. Studie über die Teilnahme des Ektoderms an der Bildung der Ganglienzelle macht, richtig sind. MITROPHANOW nennt die Epibranchialverbindungen bei den Selachiern „organes branchiaux“, erwähnt aber kaum ihre produktive Bedeutung für die Ganglienanlagen.

Eine eingehende Beschreibung der weiteren Schicksale dieser Kiemenspaltenorgane oder Epibranchialverbindungen findet sich nirgends. Auch FRORIEPS Angaben füllen diese Lücke nicht aus, da er nur über die Thymusanlage Näheres mitteilt. Nach meinen Beobachtungen lockert sich allmählich der intensive Zusammenhang zwischen Ektoderm und Ganglienanlage. Die Trennung vollzieht sich nach und nach, zuerst auf der medianen Seite, von dort nach der lateralen fortschreitend. In Taf. XV, Fig. 15 sehen wir medialwärts die Trennung schon vollzogen, während lateral noch eine Verbindung besteht. In dem Zeitraum, in dem der Trennungsprozeß vor sich geht, kehrt auch das Ektoderm zu seiner normalen Beschaffenheit zurück. Die Dicke läßt erheblich nach, aus der vielreihigen Zellschicht wird wieder eine zwei- bis dreireihige. Die Kontinuität der Verbindung geht mehr und mehr in Kontiguität über. Lange Zeit hindurch sehen wir noch, daß die Ganglienmasse dem Ektoderm anliegt, von ihr getrennt durch eine helle Grenzlinie, die bei schwacher Vergrößerung stark hervortritt, bei starker aber nicht so auffällt. Noch in späten Stadien ist dieses Verhalten an anderen Stellen zu erkennen. Ich konnte nicht ermitteln, ob wirklich Nervenzweige aus der Epibranchialverbindung hervorgehen, gesehen habe ich an meinen Präparaten nichts davon. Ich halte mich daraufhin jedoch noch nicht für berechtigt, der Ansicht VAN WIJHES (s. oben) entgegenzutreten.

Ich möchte jedenfalls betonen, daß die Ganglienanlage eine starke Zufuhr von Zellen aus dem Ektoderm erhält von den Stellen aus, die gewöhnlich als Kiemenspaltenorgane bezeichnet werden. Ob diese Kiemenspaltenorgane Sinnesorgane darstellen, ist dabei meiner Ansicht nach in diesem Zusammenhange von

untergeordneter Bedeutung. Nach Abgabe des Zellmaterials löst sich die Verbindung allmählich, und es wird ungefähr der Zustand wiederhergestellt, der vor der Verbindung bestand. Die Abgabe von Zellmaterial ist bei der Epibranchialverbindung erheblich stärker als an der Lateralverbindung. Ich erachte es nicht als festgestellt, daß die abgegebenen Ektodermzellen ganz bestimmte Teile der Ganglien bilden, wie es DOHRN (1891) annimmt. Eine genaue Untersuchung hierüber würde wohl auch großen Schwierigkeiten begegnen, aber sie wäre mittels feinerer histologischer Methoden wohl denkbar.

Diese eingehende Behandlung der Verhältnisse beim Glosso-pharyngeus soll uns die Brücke bilden zum Verständnis der anderen Ganglienanlagen. Der Vagus, dessen Besprechung ich hier anschließen will, wird darin die wenigsten Schwierigkeiten machen.

Vagus.

Das Verhalten des Vagus wird uns am leichtesten verständlich, wenn wir uns klar machen, daß jeder branchiale Abschnitt (Kiemenbogenast) desselben sich ebenso verhält wie der Glosso-pharyngeus. Daß diese Kiemenbogenäste, die an Zahl den jeweilig hinter dem 3. Visceralbogen durchgebrochenen Kiemenpalten gleich sind, miteinander zu einer Einheit verbunden sind, ändert daran nichts. Auch die morphologische Gestaltung des Vagus läßt sich durch diesen Hinweis erklären. Wir sehen eine langgestreckte Ganglienmasse, die schräg zur Längsachse des Körpers liegt, und zwar so, daß ihr kaudales Ende sich der Ventralseite nähert. Zur 4. bis 6. Kiemenpalte geht je ein Fortsatz vom Stamme aus.

Wenn wir die 3 Rekonstruktionsfiguren miteinander vergleichen, um die Beziehungen des Vagus zum Ektoderm festzustellen, so ergibt sich folgendes:

Stadium I: Der erste Ast des Vagus zeigt eine schwache Lateralverbindung, weitere Verbindungen sind noch nicht ausgeprägt.

Stadium II: Der erste Ast hat Lateral- und Epibranchialverbindung. Die Ganglienmasse liegt dem Ektoderm nahe. Der zweite und dritte Ast lassen die Lateralverbindung erkennen, haben aber noch keine Epibranchialverbindung. Die Lateralverbindung des zweiten Astes ist flächenhaft, die des dritten stellt eine umschriebene Zone von Einzelverbindungen dar.

Stadium III: Bei allen 4 Aesten des Vagus sind Lateralverbindung und Epibranchialverbindung vorhanden oder doch eingeleitet mit folgenden Unterschieden. Der erste Ast verhält sich

wie der Glossopharyngeus des gleichen Stadiums, d. h. rostralwärts beginnt sich die Ganglienmasse vom Ektoderm zurückzuziehen, wobei die Verbindungen als Zweige bestehen bleiben. Beim zweiten Ast liegt die Ganglienmasse dem Ektoderm an, die Lateralverbindung ist auf eine kleine Stelle beschränkt. Der dritte Ast besitzt eine flächenhafte Lateralverbindung, die Epibranchialverbindung zeigt noch nicht das Stadium maximaler Zellvermehrung. Am vierten Fortsatz sehen wir an der Lateralverbindung die bei der Beschreibung erwähnte Modifikation (vergl. p. 453), die durch die beginnende Ausbildung der Seitenlinie hervorgerufen wird. Die Epibranchialverbindung ist eben im Entstehen.

Diese Gegenüberstellung zeigt uns am deutlichsten, daß die Lateralverbindung früher als die epibranchiale entsteht, wie ich schon beim Glossopharyngeus erwähnte. Ich bin der Meinung, daß zu jedem Zweige nur eine epibranchiale und eine laterale Verbindung gehört. Ich glaube, daß FRORIEP (1891) sich bei der Beobachtung dadurch verwirren ließ, daß in einem gewissen Stadium die laterale Verbindung eine Zone von Einzelkommunikationen darstellt. VAN WIJHE beschreibt richtig, daß jeder der 3 vorderen Vagusausläufer mit dem verdickten Epithel der oberen hinteren Wand der vor ihm befindlichen Kiemenspalte verschmilzt. Auch am vierten hat er die Verbindung gesehen. Er spricht den vierten Vagusausläufer als Ramus intestinalis an, ebenso MITROPHANOW. Die Lateralverbindung repräsentiert die Rami supratemporales VAN WIJHES, die einen Zweig der Rami dorsales darstellen sollen, während der andere nach VAN WIJHE durch den Nervus lateralis gebildet wird.

Meinem Hinweis bei der Besprechung des Glossopharyngeus zufolge will ich nochmals kurz rekapitulieren, in welcher Weise die Lateralverbindung entsteht. Ganglienanlage und Ektoderm nähern sich auf einer größeren Fläche und legen sich aneinander an. Dann entstehen einzelne Kommunikationen, schließlich verbindet sich die ganze Fläche. Von dieser flächenhaften Verbindung bleibt nur eine eng umgrenzte Stelle übrig. Das Ganglion entfernt sich wieder vom Ektoderm, so daß die Verbindung nun als Zweig vom Ganglion zum Ektoderm bestehen bleibt.

Acustico-facialisgruppe.

Bei der Acustico-facialisgruppe hatte ich anfangs Schwierigkeiten, die beiden Verbindungen der Ganglienmasse mit dem Ektoderm zu finden. Im Stadium III sind zwei Verbindungszonen ein-

gezeichnet, die eine im Gebiete des Mandibularfortsatzes, die andere in dem des Hyoidfortsatzes. Die letztere scheint auf den ersten Blick, besonders in der Rekonstruktionsfigur, einer Epibranchialverbindung zu entsprechen, wie FROBIEP auch gezeichnet und angenommen hat. Ich teile aber diese Auffassung nicht. Es würde mir schon an sich wunderbar erscheinen, daß diese vor dem Glossopharyngeus gelegene Ganglienanlage später erst mit dem Ektoderm in Verbindung treten sollte als der Glossopharyngeus. Die histologische Beschreibung an den entsprechenden Stellen im vorigen Kapitel legt deutlich dar, daß von einer Epibranchialverbindung keine Rede sein kann, weder hier noch am Ventralfortsatze, das histologische Bild würde eher einer Lateralverbindung entsprechen, die es aber der Lage nach auch nicht sein kann. Ich stehe nicht an, beide Verbindungen als sekundäre zu bezeichnen, die für die hier zu erörternden Beziehungen bedeutungslos sind. Da es aus der Rekonstruktionsfigur nicht ohne weiteres hervorgeht, weise ich noch darauf hin, daß die echten Epibranchialverbindungen vorwiegend an der dorsokaudalen Wand der Kiemenpalte liegen, während die des Hyoidfortsatzes lateral davon liegt, die des ventralen Fortsatzes überhaupt keine Beziehungen zur Kiemenpalte besitzt. Ich konnte nicht ermitteln, was diese sekundären Verbindungen zu bedeuten haben, ich glaube nicht, daß sie von Wichtigkeit sind.

Meine Spinaxembryonen ließen mich für diese Gruppe im Stich, aber der Torpedo, den ich im Anhang des beschreibenden Teiles dargestellt habe, gab die erwünschte Aufklärung. Nach dem Vorgange anderer Autoren kann ich wohl ohne Bedenken annehmen, daß ein Spinaxembryo auf gleicher Entwicklungsstufe keine wesentlichen prinzipiellen Unterschiede diesem Torpedo gegenüber aufweisen würde, wenn sich auch sonst kleine Verschiedenheiten geltend machen mögen. Ich fand nämlich bei ihm eine typische Epibranchialverbindung und Lateralverbindung. Die erstere zeigt Taf. XVI, Fig. 20. Sie liegt an der dorso-kaudalen Wand der Spritzlochspalte, verhält sich also genau wie alle anderen Epibranchialverbindungen. Ebenso ist es mit der Lateralverbindung, die etwas mehr rostralwärts zu finden ist. In Lage und histologischem Aussehen entspricht sie derjenigen, welche ich bei Spinax am Glossopharyngeus sah.

VAN WIJHE beschreibt die Epibranchialverbindung als Ramus ventralis. „Aus dieser Verschmelzungsstelle wachsen in späteren Stadien sowohl der Ramus palatinus (Ramus pharyngeus) als der

Zweig zur Pseudobranchie des Spritzloches (*Ramus praetrematicus*) aus.“ Eine Erwähnung der Lateralverbindung vermisse ich. MITROPHANOW erwähnt auch nur die Epibranchialverbindung und eine Verbindung mit dem Ohrbläschen, wie ich sie bei der Stadienbeschreibung dargestellt habe.

Trigeminusgruppe.

Am Trigeminus habe ich die beiden Verbindungen nicht auffinden können. Wohl existieren 2 Verbindungen bei dem Torpedoembryo — eine davon zeigt Textfig. 4 — aber ich vermag sie in keiner Weise mit einer Epibranchial- oder Lateralverbindung zu homologisieren. Ich möchte es auch unterlassen, wie BEARD künstliche Hypothesen hierfür aufzustellen. Auch habe ich nichts Ähnliches finden können, wie es BRAUER (1904) von dem Trigeminus der Gymnophionen beschrieben hat. An den 3 rekonstruierten Stadien von *Spinax* ist nirgends eine Verbindung des Ektoderms mit der Ganglienanlage vorhanden außer am Ciliarganglion. Jedoch muß ich es auch von dieser dahingestellt sein lassen, welche Deutung ihr zuzuschreiben ist.

Zusammenfassung.

In wenigen Sätzen möchte ich die Hauptergebnisse über die Beziehungen zwischen Ganglien und Nerven noch einmal präzisieren.

1) Sämtliche Ganglien, die zum Bereich der Kiemenregion gehören, nämlich *Acustico-facialis*, *Glossopharyngeus* und *Vagus*, gehen im Bereich jedes Kiemenbogens je eine doppelte Verbindung mit dem Ektoderm ein, eine laterale und eine epibranchiale.

2) Die Lateralverbindungen liegen ungefähr auf der Höhe der Chorda oder etwas ventraldavon. Aus den Verbindungsstellen bildet sich später der betreffende Teil der Sinneslinien.

3) Die Epibranchialverbindungen liegen an der dorso-kaudalen Wand jeder Kiemenpalte (entsprechend den „Kiemensinnesorganen“ der Autoren). Sie werden erst nach den Lateralverbindungen gebildet. Aus diesen Verbindungsstellen gehen später verschiedene Nerven hervor (VAN WIJHE).

4) Durch beide Verbindungsstellen sieht man Kerne aus dem Ektoderm in die Ganglienanlage einwandern. Diese Einwanderung ist schwach an den Lateralverbindungen, dagegen enorm stark an den Epibranchialverbindungen.

5) Es ist nicht unzweifelhaft festgestellt, ob sich der Trigemini ebenso verhält wie die Ganglienanlagen der Kiemenregion.

Zur Histogenese der Nerven.

Meinen ursprünglichen Plan, die Histogenese der Nerven an Selachierembryonen zu studieren, konnte ich nicht zur Ausführung bringen, weil die Stadien sich nicht eng genug aneinander angeschlossen und weil bei den Institutsserien die Färbung nicht für diesen Zweck eingerichtet war. Ich will also nur einige Beobachtungen mitteilen, die spätern Untersuchern vielleicht von Wichtigkeit sein können.

Aus der Beschreibung der Stadien geht schon hervor, daß man drei verschiedene Bildungstypen von Nerven am Selachierkopf unterscheiden kann:

1) Die Bildung von Nerven längs des Ektoderms. Sie geht zunächst intraepithelial vor sich, später rückt dann der Nerv aus dem Ektoderm heraus und senkt sich in das Mesenchym ein. Diese Bildungsweise finden wir bei den Nerven, die vom Facialis- und Vagusganglion ausgehen, also bei dem Ramus ophthalmicus superficialis, Ramus buccalis und Nervus lateralis. Wahrscheinlich gilt diese Bildungsweise auch für den Ramus hyoideus des Glossopharyngeusganglions.

2) Die Bildung der Nerven, welche aus der Epibranchial- und Lateralverbindung der Ganglien hervorgehen. Diese Bildungsweise fällt nicht in den Bereich meiner Untersuchung. Sie käme in Betracht für die Anlage des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Hinsichtlich des Trigemini sind noch neue Untersuchungen nötig.

3) Die Bildung von Nerven, die frei das Mesenchym durchziehen oder im Anschluß an die mesodermalen Kopfhöhlen entstehen. Als Vorläufer dieser Nerven sehen wir regelmäßig einen Strang von Zellen mit länglichen Kernen. Als Beispiel seien genannt der Oculomotorius und die vom Tri-

geminusganglion ausgehenden Nerven, also der Ramus mandibularis, maxillaris etc.

Ich will nur über den ersten Typus der Nervenbildung einige Mitteilungen machen. Allerdings können sie die Frage der Entstehung der Nerven nicht zur Entscheidung bringen.

Bei der Beschreibung des Stadiums II habe ich erwähnt, daß sich eigentümliche helle Zellen an der Innengrenze des Ektoderms im Bereiche des Supraorbitalfeldes finden (vgl. Taf. XV, Fig. 13). Ich glaube, daß es dieselben sind, welche DOHRN in seiner 17. Studie folgendermaßen beschreibt: „In dem grau violetten Plasma erkennt man nämlich mit großer Deutlichkeit eine kreisrunde hellglänzende Stelle, welche den ganzen Schnitt durchsetzt, also beim Heben und Senken des Tubus als ein glänzender Cylinder in der Plasma-masse verfolgt werden kann. Der Kern wird auf diesem Anfangsstadium durch das Auftreten dieses glänzenden Cylinders gar nicht affiziert, er liegt als runde Scheibe daneben, resp. liegt dieser glänzende Cylinder neben dem Kern . . . Hin und wieder habe ich in demselben Strange zwei resp. sogar drei solcher Cylinder bemerkt, aber dann waren auf demselben Schnitte oder auf den folgenden auch zwei oder drei Kerne zu sehen, es handelte sich also dabei um mehrere Zellen.“

DOHRN will beobachtet haben, wie sich daraus der Nerv bildet. Ich enthalte mich solcher Schlüsse, weise aber darauf hin, daß wir im nächsten Stadium an derselben Stelle, wo die hellen Zellen lagen, einen Nervenquerschnitt treffen (Taf. XV, Fig. 11, 12, 13, und Taf. XVI, Fig. 17).

Ich kann nicht entscheiden, ob die Nervenfasern aus jenen hellen Zellen entstehen, welche als Vorläufer des Nerven erscheinen, oder ob sie im Sinne der Neuronenlehre von den Ganglien aus herankommen und die hellen Zellen nur als Wege benutzen.

Die Sinneslinien bei Torpedo.

Da ich ursprünglich die Entwicklung der Sinneslinien von den ersten Anfängen bis zu der definitiven Ausgestaltung verfolgen wollte, habe ich auch die Ausbildung der Sinneslinien bei Torpedo in den Kreis der Untersuchung gezogen. Freilich stehen diese Mitteilungen mit der vorstehenden Arbeit nur in einem lockeren Zusammenhang, weil ich die zwischenliegenden Stadien nicht bearbeiten konnte. Ich glaube aber, daß die allmähliche Ausbildung

der Sinneslinien bei Torpedo doch der Beschreibung wert ist, da sie mit den ganzen Formveränderungen des Torpedoembryo zusammenhängt.

Das Material für diese Untersuchungen bestand in einer Anzahl trefflich konservierter Embryonen von *Torpedo ocellata* aus der Zoologischen Station zu Neapel. Die Zeichnungen sind nach der Natur unter Zuhilfenahme meiner Skizzen von Herrn A. GILTSCH in Jena in künstlerischer Weise ausgeführt worden.

Ich möchte bei diesen morphologischen Darstellungen von dem Bilde ausgehen, welches uns das fertig ausgebildete System zeigt, wie es GARMAN (1886) von *Torpedo californica* und *marmorata*, FRITSCH (1890) von *Torpedo ocellata* abbildet. Am ausgebildeten erwachsenen Tier ist es von außen nicht zu sehen, kann aber durch Wegnehmen der Haut leicht sichtbar gemacht werden; am Embryo und jungen Tier läßt es sich selbst in vollständig entwickelten Stadien, wie eines auf Taf. XVI, Fig. 25 dargestellt ist, schon äußerlich in Form weißer Linien erkennen. Der in Rede stehende Embryo hat eine Länge von 56 mm. Auf die einzelnen Teile des Systems brauche ich an dieser Stelle nicht einzugehen, da es hier nur auf das Gesamtbild ankommt. Bei einem Embryo von *Torpedo* im vorgenannten Stadium hat man den Anblick, als sei eine helle Fransenschnur in bestimmten Figuren unter der Epidermis ausgebreitet. Die Fransen werden durch die Seitenröhrchen (*tubules GARMANS*) gebildet, während die Schnur durch die kontinuierlichen Röhrchen (*tubes GARMANS*) dargestellt wird, die dem ganzen Sinnesorgan den Namen Seitenlinien oder Seitenkanäle verschafft haben. Zwischen je 2 Fransen ist regelmäßig eine punktförmige Oeffnung sichtbar. Diese Oeffnungen gehören zu dem System der LORENZINI-schen Ampullen und repräsentieren je eine Mündung der von ihnen ausgehenden Gallertröhren (cfr. FRITSCH, 1893).

Wenn man zurückverfolgt, wie diese Fransenschnur in der Zeit aussieht, in der sie zuerst äußerlich sichtbar wird, so ergibt sich folgendes. Bei meiner Embryonenserie von *Torpedo ocellata* treten die Sinneslinien anfangs nur als einfacher, heller Streifen bei einem Embryo von 19 mm Körperlänge (Taf. XVI, Fig. 21 und 21a) hervor. Er wird unterhalb der Mündungen der *Ductus endolymphatici* sichtbar und erstreckt sich bis etwa in die Gegend des Ursprunges der Bauchflosse in Form eines langgestreckten, nach hinten offenen Hufeisens, dessen ausgezogene Schenkel den vorderen Teil des *Canalis lateralis* bilden, wogegen wir in dem

Verbindungsstück den Canalis auralis GARMANS (Canalis occipitalis MINCKERTS) zu sehen haben.

Die Gesamtform dieses Embryo entspricht ungefähr der eines Rhinobatus. Die Abplattung des Rumpfes ist noch gering, aber der Körper beginnt bereits nach der Seite auszuwachsen, wodurch die Brustflossen eine etwas schräge Stellung zur Körperlängsachse bekommen. Die Aehnlichkeit mit dem fertig ausgebildeten Individuum ist noch gering, weil die Brustflossen scharf vom Körper abgesetzt sind und nicht den Vorderkörper umsäumen wie später.

Die Kiemenspalten sind schon in diesem Stadium von der dorsalen Seite nicht mehr sichtbar, aber man erkennt noch an Einsenkungen, wo sie sich befunden haben.

Das nächste Stadium — Körperlänge 22 mm — gewinnt schon größere Aehnlichkeit mit dem ausgebildeten Tiere (Taf. XVI, Fig. 22 und 22a). Der Vorderkörper ist erheblich verbreitert, vorwiegend wohl durch die Ausbildung des elektrischen Organs. Die Gestalt der Brustflosse hat sich stark geändert. In großer Ausdehnung liegt sie dem Körper an. Am Vorderende — also an ihrem Wachstumspunkte — sieht sie wie eingerollt aus. Im übrigen zeigt sie lediglich eine Weiterbildung nach vorn und hinten zu. Die Canales laterales sind verlängert bis zur Höhe der Rückenflossen, nach vorn erkennen wir den Anfang des Kranialkanales GARMANS. In der Höhe der Brustflosse zweigt sich fast senkrecht der für die Rajiden charakteristische Canalis pleuralis ab, der hier nur bis zur Ansatzstelle der Flosse reicht.

Man darf wohl aus der Zeit und Deutlichkeit des Auftretens Schlüsse auf die Phylogenie der Sinneslinien ziehen. Als den ältesten Teil hätten wir demnach die Canales laterales anzusehen; auch ihre Kommunikation (Canalis auralis sive occipitalis) mag ein hohes stammgeschichtliches Alter haben. In den Pleuralkanälen muß man eine Anpassung an die veränderte Körpergestalt der Rajiden erblicken, welche durch die starke Abflachung und die Ausdehnung des Körpers in lateraler Richtung, insbesondere auch durch das Vorwachsen der Brustflosse bedingt ist ¹⁾.

1) Wenn man die Lebensweise der Rochen in Betracht zieht — sie halten sich vorwiegend auf dem Grunde des Meeres auf — so erhält man (von den zahlreichen Gründen, die sich außerdem dafür anführen lassen, abgesehen) daraus eine Bestätigung der Ansicht F. E. SCHULZES (1870), daß die Seitenlinien ein Organ seien „zur Wahrnehmung von Massenbewegungen des Wassers gegen den Fischkörper oder dieses gegen die umgebende

Man kann es ebenfalls als Anpassung deuten, daß sich das Hauptausbreitungsgebiet der Seitenlinien der Rajiden auf der dorsalen Seite findet. Dann wäre das Fehlen des Seitenorgansystems auf der ventralen Seite der Torpedineen eine Bestätigung des Gesetzes von der Verkümmernng der Organe infolge Nichtgebrauches.

Im nächsten Stadium — Körperlänge 24 mm — sehen wir, daß die Wachstumsprozesse am Vorderkörper und der Brustflosse noch weiter fortgeschritten sind (Taf. XVI, Fig. 23). Für die Entwicklung der Sinneslinien ist dieses Stadium sehr bemerkenswert, weil es den Anfang der Bildung der Seitenkanälchen zeigt.

Die Sinneslinien erschienen bisher als vollkommen gleichmäßige schmale Streifen. Taf. XVI, Fig. 21, 21a, 22 und 22a geben dies Verhalten deutlich wieder. Endlich sehen wir eine Aenderung sich vorbereiten. In regelmäßigen Abständen zeigen sich Verdickungen, Knoten, in der ganzen Ausdehnung der Sinneslinien (Taf. XVI, Fig. 23). Diese Anschwellungen sind, wie schon angedeutet, die ersten Anfänge der Seitenröhrchen. Die Gesamtentwicklung des ganzen Systems ist etwas fortgeschritten. Die Sinneslinien sind in ihren Hauptzügen schon deutlich erkennbar ausgebildet. Besonders beachtenswert ist das allmähliche Wachstum des Pleuralkanal. Es entspricht dem Wachstum der vorderen Extremität, welche allmählich das elektrische Organ umgreift, daher erhält der Pleuralkanal schließlich am Vorderrande des Kopfes eine Verbindung mit dem kranialen Teil der Sinneslinien.

Der nächste abgebildete Embryo — Körperlänge 30,5 mm — hat im allgemeinen schon die Gestalt des fertigen Tieres. Das elektrische Organ tritt bei ihm außerordentlich scharf hervor.

Die Knoten an den Sinneslinien des vorher beschriebenen Stadiums sind zu kurzen Röhren ausgewachsen (Taf. XVI, Fig. 24), die aber ohne Oeffnung nach außen sind. Mehr und mehr verlängern sich diese, gewinnen eine äußere Oeffnung und geben uns schließlich das Bild des vorher beschriebenen fertig entwickelten Tieres (Taf. XVI, Fig. 25). Die umstehende Textfig. 6 zeigt schematisch in vier Entwicklungsstufen, wie die Seitenröhrchen

Flüssigkeit, sowie von groben, durch das Wasser fortgeleiteten Stoßwellen mit längerer Schwingungsdauer, als sie den das Gehörorgan affizierenden Wellen zukommt“. FRITSCH (1893) spricht sich in seiner ausgezeichneten Arbeit über die elektrischen Fische neuerdings für diese — wie oben erwähnt — schon 1870 von SCHULZE ausgesprochene Meinung aus.

entstehen: gerade, parallelwandige Röhre — einseitige Anschwellung derselben — kurzes Seitenkanälchen ohne Oeffnung nach außen — ausgebildetes langes Seitenkanälchen mit Oeffnung.

Um die Bedeutung dieser Seitenröhrchen verständlich zu machen, muß ich kurz auf die Histologie des Systems der Sinnes-

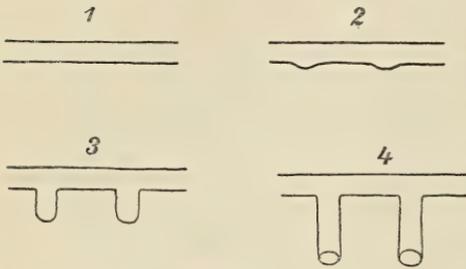


Fig. 6.

linien eingehen. Es zeigt bei der histologischen Betrachtung folgendes Bild: Auf einer fibrösen oder faserknorpeligen Unterlage liegt ein zweischichtiges kubisches Epithel. An den Stellen, wo Nerven hinzutreten, finden sich, segmental angeordnet, sogenannte Nervenknöpfe,

d. h. Gruppen von spezifischen Sinneszellen, die mit denen des Gehörorgans große Aehnlichkeit haben. Diese Nervenknöpfe finden sich stets gegenüber der Einmündung eines Seitenröhrchens. Mit ihren histologischen Details brauchen wir uns nicht weiter zu befassen. Die eben gemachten Angaben stützen sich auf LEYDIG (1852), FR. E. SCHULZE (1870), SOLGER (1880), FRITSCH (1890) u. a., in den Einzelheiten bestehen dabei noch verschiedene Meinungen.

Ich möchte besonders darauf hinweisen, daß sich die Nervenknöpfe gegenüber den Abgangsstellen der Querkanälchen finden. Das gibt uns Anhaltspunkte, wie diese Querkanälchen (die sich bei den Rochen allgemein finden) entstanden sein können, und dient in gewisser Hinsicht als Beweis dafür, daß wir es im Seitenkanalsystem auf jeden Fall mit einem Sinneswerkzeug zu tun haben, wie es ja neuerdings auch von fast allen Autoren anerkannt ist. Je feiner ein Sinnesorgan gebaut ist, desto besser wird es nach außen hin abgeschlossen und geschützt. Eine solche Schutzvorrichtung haben wir wohl auch darin zu sehen, daß sich anstatt einer direkten Kommunikation der Kanäle mit dem Außenmedium seitliche Oeffnungen bilden, die nach und nach weiter vom Hauptkanal abgerückt werden. Die Form der ganz offenen Verbindung mit dem Außenmedium sehen wir bei Chimaera noch jetzt verwirklicht. Demgegenüber bilden die Seitenlinien mit Querkanälchen zweifellos einen Fortschritt¹⁾. Ihre ontogenetische Entstehung,

1) Beim Zitterwels finden sich auch Kanälchen, welche die Verbindung des tiefer eingesenkten Sinnesliniensystems mit dem Außenmedium vermitteln, jedoch gehen sie senkrecht zur Oberfläche in die Tiefe.

wie ich sie oben beschrieben habe, zeigt uns auch hier den Gang des phylogenetischen Werdens; so gilt auch in diesem Falle das biogenetische Grundgesetz.

Schlußwort.

Ich mußte mich bei meinen Untersuchungen über *Spinax* auf bestimmte Stadien beschränken, welche sich für die Methode der graphischen Rekonstruktion eigneten. Ich bin mir wohl bewußt, daß diese Untersuchungen noch nicht in allen Teilen als abgeschlossen gelten können. Wenn ein Institut mit den neueren Hilfsmitteln für die Plattenmodelliermethode versehen ist, könnte man auch die älteren Stadien rekonstruieren, wobei man den Uebergang zu den definitiven Verhältnissen viel besser erkennen würde. Immerhin glaube ich, daß meine Bilder und Beschreibungen für die in Betracht gezogenen Stadien eine klarere und vollständigere Vorstellung geben, als sie aus den Arbeiten meiner Vorgänger zu entnehmen war.

Mit Ausnahme des letzten Teiles habe ich es in meiner Arbeit tunlichst vermieden, phylogenetische Schlüsse zu ziehen oder auf Hypothesen irgendwie einzugehen. Ich bin der Meinung, daß man bei Einzelbeobachtungen Hypothesen möglichst vermeiden muß, da zu ihrer Erklärung umfassende Vergleiche gehören. Deshalb bin ich auch gar nicht auf die Theorie der Branchialsinnesorgane eingegangen, habe auch manche andere Vermutungen nicht ausgesprochen, die mir im Laufe der Untersuchungen aufstiegen. Meine Arbeit soll lediglich eine klare Darstellung der vorliegenden Verhältnisse sein, und ich verzichte deshalb auf alle unsicheren Hypothesen.

Diese Untersuchungen wurden im Zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Ihre Veröffentlichung gibt mir Anlaß, auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ich habe ihm reiche wissenschaftliche Anregung zu danken und bin ihm insbesondere dafür verbunden, daß er meine Untersuchungen durch seine Anteilnahme und sein reges Interesse gefördert und unterstützt hat.

Dank möchte ich auch meinen Kollegen MIKULICICH und RICHTER aussprechen, die mir bei technischen Arbeiten uneigennützig Hilfe angedeihen ließen.

Literaturverzeichnis.

- 1) ALLIS, E. PH., The anatomy and development of the lateral line system in *Amia Calva*. *Journal of Morphology*, 1888/89.
- 2) BALEOUR, A. Monograph on the development of the Elasmobranch Fishes, London 1878. Reprinted from the *Journal of Anatomy and Physiology for 1876, 1877 and 1878*.
- 3) BEARD, The transient ganglion cells and their nerves in *Raja batis*. *Anat. Anz.*, Bd. VII, 1892.
- 4) — The histogenesis of Nerve. *Ant. Anz.*, Bd. VII, 1892.
- 5) — The history of a transient nervous apparatus in certain Ichthyopsida. An Account of the development and degeneration of ganglion-cells and nerve-fibres. I. *Raja batis*, Jena 1896. *Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Morphologie*.
- 6) BOLL, FR., Beiträge zur Physiologie von *Torpedo*. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin*, Leipzig 1873.
- 7) — Neue Untersuchungen über die Struktur der elektrischen Platten von *Torpedo*. *Ebenda*, Leipzig 1876.
- 8) BRANDES, G., Die LORENZINISCHEN Ampullen. *Verh. der Deutschen zoologischen Gesellschaft*, Leipzig 1898.
- 9) COLLINGE, W. E., On the sensory canal system of Fishes. Teleostei—Suborder H. Physostomi. *Proceedings of the General Meetings for scientific business of the Zoological Society of London*, 1895.
- 10) — On the sensory and ampullary canals of *Chimaera*. *Ebenda*.
- 11) DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XIV. Ueber die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, Bd. VIII, Heft 3. u. 4, Berlin 1888.
- 12) — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XVII. Nervenfasern und Ganglienzellen. Histogenetische Untersuchungen. *Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel*, Berlin 1891.
- 13) — Die SCHWANN'SCHEN Kerne der Selachierembryonen. *Anat. Anz.*, Bd. VII, Jena 1892.
- 14) FRITSCH, G., Die elektrischen Fische. II. Abt. Die *Torpedineen*, Leipzig 1890.

- 15) FRORIEP, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. Verhandl. der Anat. Gesellschaft, Jena 1891.
- 16) — Ueber die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1901.
- 17) — Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anz., Bd. XXI, Jena 1902.
- 18) FUCHS, L., Ueber die Funktion der unter der Haut liegenden Kanalsysteme bei den Selachiern.
- 19) FÜRBRINGER, M., Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für GEGENBAUR, Bd. III.
- 20) GARMAN, S., On the lateral canal system of the Selachia and Holocephala. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Vol. XVII, No. 2, Cambridge 1888.
- 21) HARRISON, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Archiv für mikr. Anat. und Entwicklungsgesch., 1903.
- 22) HOFFMANN, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Vorl. Mitt. Anat., Anz., Bd. IX, Jena 1894.
- 23) KOLTZOFF, N. K., Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbeltierkopfes, Moskau 1902.
- 24) v. KUPFFER, C., Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXV, Bonn 1890.
- 25) — Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. der Anatom. Gesellschaft, Jena 1891.
- 26) — Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. II, Wiesbaden 1892.
- 27) — Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten, Heft 2, München und Leipzig 1894.
- 28) — Die Entwicklung der Kopfnerven von Ammocoetes Planeri. Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten, München 1895.
- 29) — Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte, Wiesbaden 1896.
- 30) — Zur Kopfentwicklung von Bdellostoma. Sitzungsbericht d. Gesellsch. für Morph. und Phys. München, 1899.
- 31) LEUCKART, Ueber die allmähliche Bildung der Körpergestalt bei den Rochen. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. II, Leipzig 1850.
- 32) LEYDIG, F., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
- 33) MARSHALL, The segmental value of cranial nerves. Studies from the Biolog. Laborat. of the Owens College, Manchester 1886.
- 34) MARSHALL-SPENCER, Observations on the Cranial Nerves of Scyllium, Manchester 1886.

- 35) MINCKERT, W., Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der LORENZINISCHEN Ampullen. Anat. Anzeig., Bd. XIX, Jena 1901.
 - 36) MITROPHANOW, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Die Entwicklung der Nerven und die Anlage der Seitenorgane, Warschau 1892. (Original russisch.)
 - 37) — Note on the structure and the development of nervous elements. Journal of Comparative Neurology, 1893.
 - 38) — Étude embryogénique sur les Sélachiens. Arch. de Zool. expérimentale et générale, 3. Série, T. I, 1893.
 - 39) PLATT, J. B., A contribution to the morphology of the vertebrate head. Based on a Study of *Acanthias vulgaris*. Boston 1891.
 - 40) SCHULZE, F. E., Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VI, 1870.
 - 41) SOLGER, B., Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. II. Die Seitenorgane der Selachier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVII, 1880. (I. Die Seitenorgane von *Chimaera*.)
 - 42) ZIEGLER, H. E., und ZIEGLER, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.
 - 43) — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.
-

Buchstabenerklärung zu den Textfiguren und Tafeln.

<i>A</i> Auge	<i>Rh</i> Ramus hyoideus
<i>Ch</i> Chorda dorsalis	<i>Rmd</i> Ramus mandibularis
<i>CF</i> Ciliarfeld	<i>Rmx</i> „ maxillaris
<i>De</i> Ductus endolymphaticus	<i>Rop</i> „ ophthalmicus profundus
<i>EV</i> Epibranchialverbindung	<i>Ros</i> „ ophthalmicus superficialis
<i>G</i> Geruchsgrube	<i>SoF</i> Supraorbitalfeld
<i>Gc</i> Ganglion ciliare	<i>III</i> Nervus oculomotorius
<i>JoF</i> Infraorbitalfeld	<i>V</i> Ganglion nervi trigemini
<i>K₁₋₆</i> Kiemenspalten	<i>VII</i> u. <i>VIII</i> Ganglion acustico-faciale
<i>Kh₁₋₄</i> Kopfhöhlen	<i>IX</i> Ganglion nervi glossopharyngei
<i>KF</i> Kiemensfeld	<i>X</i> Ganglion nervi vagi.
<i>LV</i> Lateralverbindung	
<i>M</i> Medullarrohr	
<i>O</i> Ohrbläschen	
<i>Rb</i> Ramus buccalis	

Tafel XIV.

Fig. 1. Kopf eines Embryo von *Spinax niger*, etwa Stadium K (nach BALFOUR-ZIEGLER), Rekonstruktionsbild (cf. p. 427). Das Ektoderm ist grün dargestellt, die Ektodermverdickungen als grüne Felder, das Medullarrohr gelb, die Ganglien rot. Bei Fig. 2—4 ist die Bedeutung der Farben dieselbe.

Fig. 2. Kopf eines etwas älteren Embryo von *Spinax niger*, etwa Stadium L, Rekonstruktionsbild (cf. p. 434).

Fig. 3. Kopf eines Embryo von *Spinax niger*, Stadium M oder N, Rekonstruktionsbild (cf. p. 445—446).

Fig. 4. Kopf eines Embryo von *Torpedo ocellata*, Stadium J—K, Rekonstruktionsbild (cf. p. 455).

Tafel XV.

Fig. 5—20. Bilder von Schnitten, deren Lage in den Rekonstruktionsbildern Taf. XIV, Fig. 1—4 eingezeichnet ist (außer Fig. 18), und zwar gehören:

- a) zu Fig. 1 . . . Fig. 5—10.
- b) „ Fig. 2 . . . Fig. 11—14, sowie Textfig. 1—3.
- c) „ Fig. 3 . . . Fig. 15—19.
- d) „ Fig. 4 . . . Fig. 20, sowie Textfig. 5.

- a) Fig. 5. Schnitt in Höhe des Supraorbital- und Kiemenfeldes.
Fig. 6. Schnitt in der Höhe des Gangl. acustico-faciale.
Vergl. Fig. 1.
Fig. 7. Schnitt durch das Gangl. ciliare.
Fig. 8. Schnitt in Höhe des Gangl. trigemini.
Fig. 9. Schnitt durch das Ganglion acustico-faciale u. Medullarrohr.
Fig. 10. Schnitt durch das Gangl. glossopharyngei.
b) Fig. 11. Schnitt durch das Supraorbitalfeld. Vergl. Fig. 2.
Fig. 12. Desgl.
Fig. 13. Desgl. mit Gangl. trigemini.
Fig. 14. Schnitt durch das Gangl. ciliare.
Textfig. 1. Schnitt durch das Gangl. acustico-faciale.
Textfig. 2. Schnitt durch das Gangl. glossopharyngeum.
Textfig. 3. Schnitt durch das Gangl. vagi.
c) Fig. 15. Schnitt durch das Gangl. glossopharyngeum. Vergl. Fig. 3.
Fig. 16. Schnitt durch das Gangl. acustico-faciale.

Tafel XVI.

- Fig. 17. Schnitt durch das Supraorbitalfeld. Vergl. Fig. 3.
Fig. 18. Schnitt durch die Anlage der Seitenlinie.
Fig. 19. Desgl. mit Gangl. vagi.
d) Fig. 20. Schnitt durch das Gangl. acustico-faciale. Vergl. Fig. 4. Dazu auch Textfig. 5. Schnitt in der Höhe des Gangl. trigemini.
Fig. 21 u. 21a. Embryo von *Torpedo ocellata*, Körperlänge 19 mm (cf. p. 476 u. f.).
Fig. 22 u. 22a. Embryo von *Torpedo ocellata*, Körperlänge 22 mm.
Fig. 23. Embryo von *Torpedo ocellata*, Körperlänge 24 mm.
Fig. 24. Embryo von *Torpedo ocellata*, Körperlänge 30,5 mm.
Fig. 25. Embryo von *Torpedo ocellata*, nahezu fertig entwickelt.
-

3.



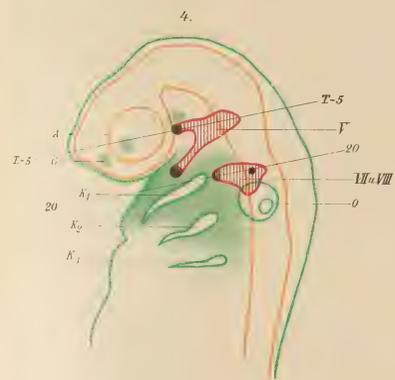
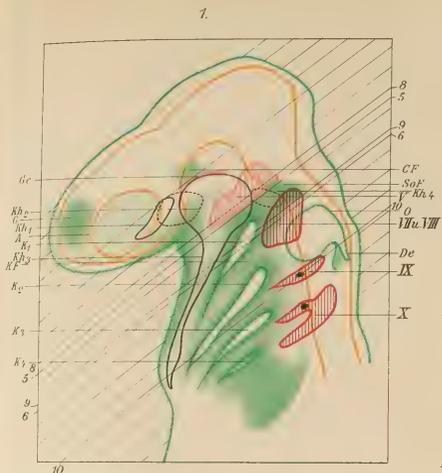


Fig. 1-3. *Spinax niger*. Fig. 4. *Torpedo ocellata*.

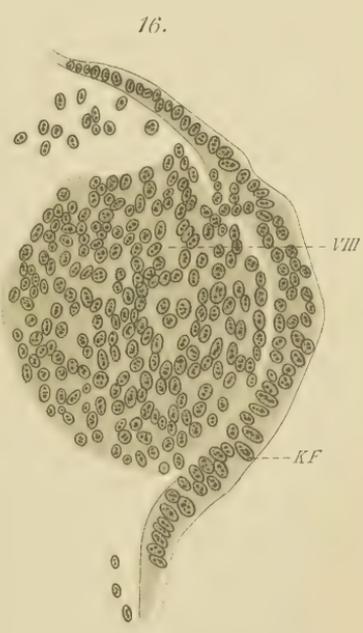
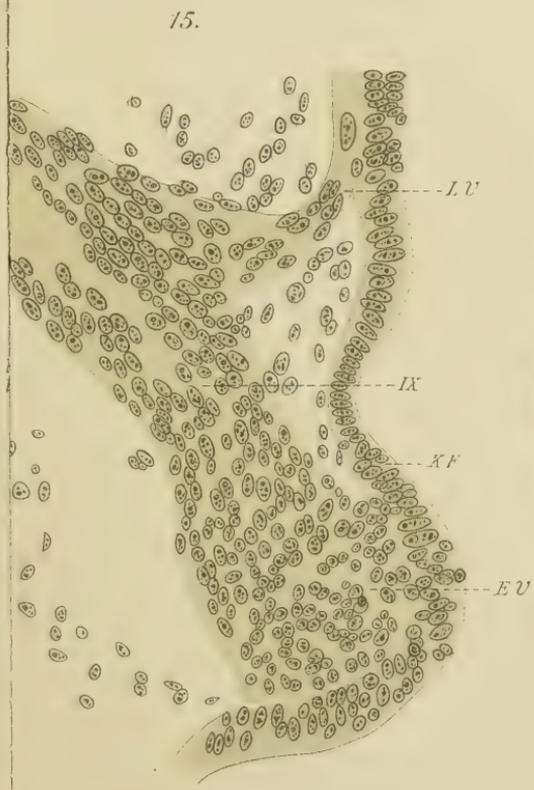
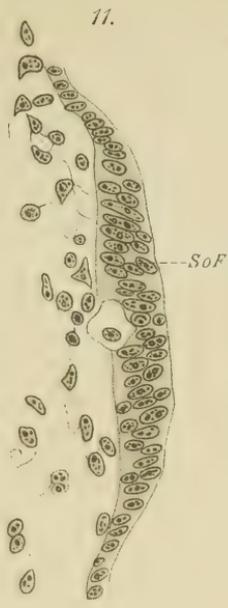
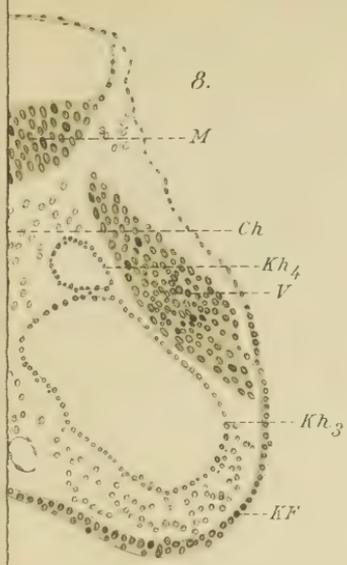
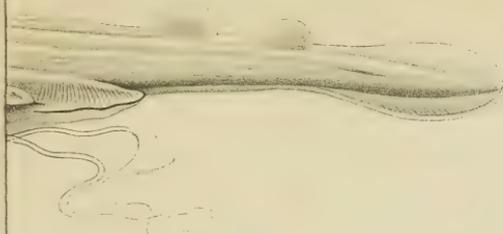




Fig. 5-16. *Spinax niger*.

21a.



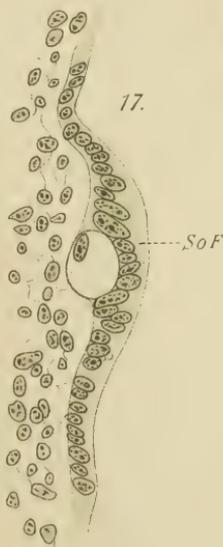
21.



20.



17.



SoF

18.



KF

