Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere.

Von

Dr. **Heinrich Ernst Ziegler**, Professor in Jena.

Vortrag, gehalten gemäß den Bestimmungen der Paul von Ritterschen Stiftung für phylogenetische Zoologie am 8. Juli 1907.

Hierzu Tafel XXIII und 11 Figuren im Text.

Das Kopfproblem hat im Laufe der Zeit seine Gestalt mehrfach geändert[1]). Vor etwa 100 Jahren entstand die Lehre, daß der Schädel aus einigen Wirbeln zusammengesetzt sei. Diese von Goethe und Oken begründete Theorie herrschte mit geringen Abänderungen bis über die Mitte des 19. Jahrhunderts. Dann folgte eine Periode, in welcher man die Wirbeltheorie des Schädels gänzlich verwarf; dabei stützte man sich auf entwickelungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Tatsachen, nämlich einerseits auf das Auftreten eines ungegliederten Knorpelschädels in der Ontogenie aller Cranioten, andererseits auf die Einheitlichkeit des Knorpelschädels bei den niederen Fischen[2]). Eine neue Periode begann mit den Arbeiten von Gegenbaur, sowohl insofern als er die Schädelfrage als ein stammesgeschichtliches (phylogenetisches) Problem auffaßte, als auch dadurch, daß er in Bezug auf den Knorpelschädel eine neue Theorie einführte, indem er den hinteren Teil desselben als ein Produkt der Verschmelzung von Wirbeln betrachtete, den vorderen Teil aber als ein einheitliches Gebilde ansah.

Durch die embryologischen Studien der neueren Zeit, insbesondere durch die Arbeiten von van Wijhe, Froriep, Dohrn

---

1) Hinsichtlich der Geschichte des Kopfproblems verweise ich auf das Referat von C. Rabl (Verhandl. d. Anat. Ges., 1892) und auf die Darstellung von Gaupp (E. Gaupp, Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse d. Anatomie und Entwickelungsg., Bd. VII, 1897. E. Gaupp, Die Entwickelung des Kopfskelettes; in O. Hertwig, Handbuch der vergl. u. exp. Entwickelungslehre der Wirbeltiere, 1905).

2) Der wichtigste Vertreter dieser Auffassung war Huxley.

und Braus hat das Kopfproblem wieder eine neue Gestalt erhalten. Die grundlegende Frage lautet jetzt: Wie viele Ursegmente (Somite) sind in die Bildung des Kopfes eingegangen? Diese Frage ist in der Tat die wichtigste, denn

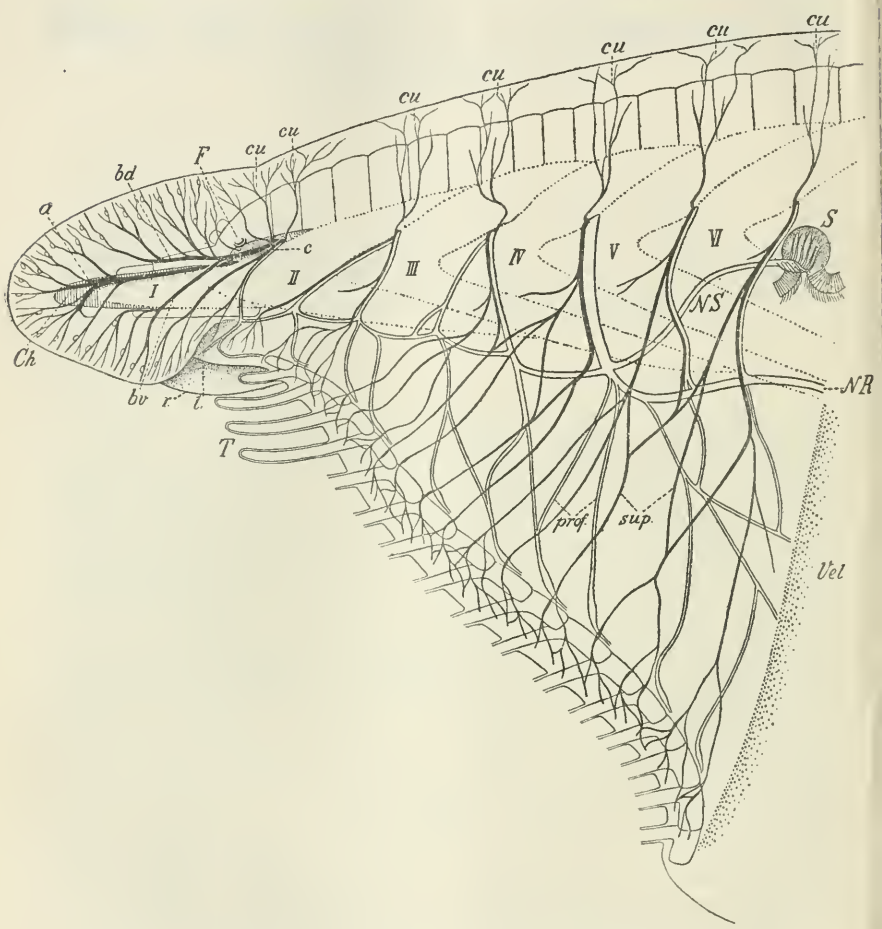


Fig. 1. Vorderende von Amphioxus, von links gesehen (Zeichnung von Hatschek, Verh. d. Anat. Ges., 1892). Die Figur zeigt die Myomeren (deren Grenzen punktiert sind) und die segmentalen Nerven. Die zur Haut gehenden Nerven sind schwarz, die tief liegenden Nerven weiß gezeichnet.

I vorderer (rostraler) Fortsatz des sog. 1. Somits (Mandibularsomit), *II* sog. 1. Somit (Mandibularsomit), *III*, *IV* u. s. w. folgende Somite.

a vorderstes Hirnnervenpaar, *bd*, *bv* und *c* zweites Hirnnervenpaar, *cu* zur Haut gehende Nervenäste, *Ch* Spitze der Chorda, *F* Flimmergrube (an der Stelle des vorderen Neuroporus), *NR* sog. Nervus recurrens (zu dem Kiemenplexus gehörig), *NS* Nerv zu dem oralen Sinnesorgan *S* (welches zu dem Räderorgan gehört), *r* und *l* rechter und linker Rand des vorderen Mundwinkels, *T* Mundcirren, *Vel* Velum.

die Ursegmente sind phylogenetisch älter als der Schädel und in gewissem Sinne auch älter als das Gehirn. Dies kann einfach durch den Hinweis auf Amphioxus bewiesen werden, bei welchem die Reihe der Ursegmente bis zum vorderen Körperende geht (Textfig. 1), und weder ein Schädel vorhanden noch ein Gehirn differenziert ist.

Geht man von Amphioxus zu den Cranioten über, so handelt es sich zunächst darum, bei letzteren die Ursegmente im Kopf zu erkennen und ihre Beziehungen zu den Nerven und zu den Kiemenspalten festzustellen.

Bekanntlich gibt es über dieses Problem eine umfangreiche Literatur, in welcher die Arbeiten über die Segmentierung des Kopfes der Selachier die wichtigsten sind. Auch ich gehe von den Selachiern aus und kann vielfach Angaben früherer Autoren bestätigen. Ich gelange aber zu einer neuen Auffassung und zu einem Gesamtbilde der Segmentierung des Kopfes, wie es bisher in der Literatur nicht vorhanden ist.

In den letzten Jahren haben sich zwei meiner Schüler, die Herren Dr. Werner Klinkhardt (1905) und Dr. Ernst Guthke (1906), mit der Entwickelung der Ganglien des Kopfes der Selachier beschäftigt, wobei sich zeigte, daß die Ganglien anfangs eine deutliche Beziehung zu den Kiemenbögen haben, welche aber durch sekundäre Verschiebungen bald verwischt wird[1]). Bei diesen Studien sah ich, daß die mesodermalen Höhlen des Mandibularbogens und der folgenden Kiemenbögen in ganz ähnlicher Weise mit dem Pericardium in Verbindung stehen, wie die Rumpfsegmente mit der Peritonealhöhle zusammenhängen (was freilich, wie ich später bemerkte, schon Balfour bekannt war). Diese Beobachtung schien mir von großer theoretischer Wichtigkeit zu sein und veranlaßte mich zu einer Untersuchung der Ursegmente des Kopfes; eine solche lag mir um so näher, als ich mich schon früher (1888) mit der Ausbildung der Ursegmente des Rumpfes beschäftigt habe[2]).

---

1) Werner Klinkhardt, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier. Jen. Zeitschr., Bd. XXXIX, 1905.

Ernst Guthke, Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von Torpedo ocellata. Jen. Zeitschr., Bd. XLII, 1906.

2) H. E. Ziegler, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888. Diese Arbeit war ihrem Plane nach gegen die Parablasttheorieen

Es ergaben sich die deutlichsten Beziehungen zwischen den segmentalen Anlagen der Ganglien, den Somiten des Kopfes und den Kiemenspalten, so daß ich die primitive Segmentierung des Craniotenkopfes erkennen konnte. Indem ich dann Amphioxus zum Vergleich beizog, gelangte ich zu einer allgemeineren Theorie über die stammesgeschichtliche Entstehung des Wirbeltierkopfes.

Die Segmentierung des Kopfes bei Selachierembryonen in den Stadien H—K.

Es gibt in der Entwickelung der Selachier ein Stadium, welches für das Kopfproblem ganz besonders wichtig ist. Dieses Stadium tritt dann ein, wenn die Kopfganglien und die Spinalganglien sich aus der Ganglienleiste herausdifferenziert haben, und wenn die Ursegmente so weit ausgebildet sind, daß man die Muskelbildung in den Myotomen erkennen kann. Zu dieser Zeit zeigt der Embryo eine relativ regelmäßige Segmentierung, welche in späteren Stadien durch sekundäre Verschiebungen im Kopfgebiet wieder verwischt wird.

Dieses Stadium ist bei Torpedo zu der Zeit vorhanden, wenn 3—4 Kiemenspalten durchgebrochen sind. Meine Untersuchungen beziehen sich auf ein solches Stadium, wie es in Textfig. 2 dargestellt ist. Der Embryo besitzt etwa 44 Ursegmente, ist 6,5 mm lang und gehört nach der Bezeichnung von Balfour dem Stadium J—K an. Die Ganglien dieses Stadiums sind nach einer Querschnittserie von meinem Schüler Herrn Dr. Guthke durch graphische Rekonstruktion dargestellt worden (Textfig. 4). Ich benutzte dieselbe Querschnittserie und eine Serie frontaler Längsschnitte. Nach letzterer Serie hat mein Schüler Herr P. Brohmer durch graphische Rekonstruktion die mesodermalen Gebilde des Kopfes rekonstruiert, und ich habe dann sein Bild nach dem Studium der Schnittserien noch genauer ausgearbeitet (Taf. XXIII, Fig. 1).

Betrachten wir in diesem Stadium ein Ursegment (Somit) des Rumpfes, so sehen wir, daß aus der Peritonealhöhle nach oben (dorsalwärts) die Ursegmenthöhle aufsteigt. Der obere Teil des Ursegments stellt bekanntlich das Myotom dar, in dessen Muskelblatt zu dieser Zeit schon deutliche Muskelfasern differenziert

---

gerichtet. Ich zeigte, daß das Mesenchym bei den Selachiern nicht außerhalb des Embryo entsteht, sondern von den Ursegmenten und von den Seitenplatten aus gebildet wird.

sind. Der untere Teil des Ursegments wurde von RABL „Urwirbelkommunikation“ genannt, während RÜCKERT daran das „Skleronephrotom“ und das „Gonotom“ unterscheidet und VAN WIJHE diese Teile als „Mesomer“ und „Hypomer“ bezeichnet. Aus dem Skleronephrotom (Mesomer) wuchert medianwärts und aufwärts eine reichliche Menge von Mesenchym hervor, welche das Sklerotom darstellt. Das Mesenchym, welches an einem Segment entstanden ist, fließt mit dem Mesenchym des vorhergehenden und des nachfolgenden Segments zusammen [1]).

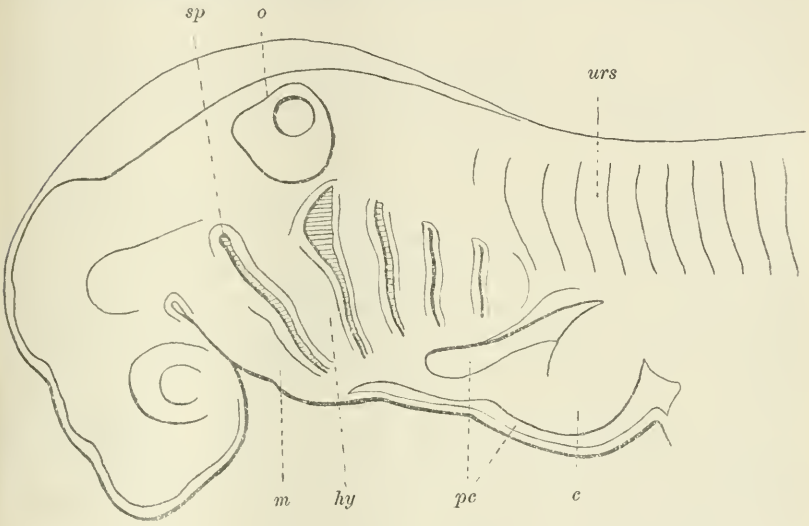


Fig. 2. Kopf eines Embryo von Torpedo ocellata im Stadium J—K. Nach einem in Kanadabalsam eingebetteten Kopfe gezeichnet. Das Bild dient zur Bezeichnung des Stadiums, welchem die Rekonstruktion Fig. 1 auf Taf. XXIII angehört.

c Herz, *m* Mandibularbogen, *hy* Hyoidbogen, *pc* Pericardium, *o* Ohrbläschen, *sp* Spritzloch, *urs* Ursegmente.

Nähern wir uns von hinten her dem Kopfe und gelangen in das Gebiet, welches zwischen der Vorniere und der Kiemengegend liegt, so bilden das Mesomer und das Hypomer (welche in diesem Gebiet nicht geschieden werden können) sehr reichliches Mesenchym; das ganze innere Blatt des Ursegments wird im Bereich

1) Vergl. in meiner früheren Publikation (1888) p. 383—390. „Das Bildungsgewebe (Mesenchym), welches von den einzelnen Ursegmenten aus entstanden ist, fließt zu einer kontinuierlichen Masse zusammen, und es scheint jede Spur der ursprünglichen segmentierten Anlage verloren zu gehen“ (p. 388).

des Mesomers und Hypomers in Mesenchym aufgelöst, und nur an dem äußeren Blatt bleibt der Zusammenhang zwischen dem Myotom und den Seitenplatten noch einige Zeit erhalten. Etwas später wird der epitheliale Zusammenhang durch Mesenchymbildung völlig unterbrochen, so daß das Myotom mit den Seitenplatten keine Verbindung mehr hat.

Kommen wir (von hinten nach vorn gehend) in die Gegend der Kiemenspalten, so sehen wir, daß die Ursegmente im Bereiche des Mesomers ganz in Mesenchym aufgelöst sind. Ein solches Ursegment zeigt sich am deutlichsten auf der Höhe des Myotoms, und meistens ist es auch recht deutlich an seinem untersten Ende zu erkennen, wo es aus der Pericardialhöhle entspringt (Textfig. 3). Der Ursprung an der Pericardialhöhle ist überaus deutlich bei der Mandibularhöhle und bei der Hyoidhöhle, da hier ein deutliches Lumen von der Pericardialhöhle aus in die Segmenthöhle hineinführt. Recht deutlich ist auch der Ursprung des Ursegments in dem Glossopharyngeusbogen und in den 2 folgenden Kiemenbögen, wobei aber, wie Fig. 1 auf Taf. XXIII zeigt, die epitheliale Begrenzung immer weniger hoch hinaufreicht, d. h. das Segment sich schon auf niedrigerem Niveau in Mesenchym auflöst; dadurch wird es schwierig, den unten sichtbaren Ursprung des Ursegments mit dem oben sichtbaren Myotom in Verbindung zu bringen, und dies ist bis jetzt keinem einzigen Forscher in der richtigen Weise gelungen. Auf Querschnitten allein ist es kaum möglich, diese Schwierigkeit zu überwinden, weil die Segmente in der hinteren Kiemenregion sich in schiefer Richtung nach vorn wenden, was auf Querschnitten schwer zu erkennen ist und leicht zu Irrtümern führt. Nur auf Grund genauer Messungen an Frontalschnitten konnte ich (nach Ueberwindung einiger Irrtümer) zu dem Bild gelangen, welches Fig. 1 auf Taf. XXIII darstellt. Aus diesem Bild und dem dabeistehenden Schema Fig. 2 ist ersichtlich, daß in der Kiemenregion jedem Kiemenbogen ein Ursegment entspricht, daß also die Myomerie mit der Branchiomerie übereinstimmt. Es wird dann weiterhin gezeigt werden, daß auch die Ganglien des Kopfes dieser Myomerie entsprechen.

Alle Verschiebungen, welche wir in diesem Stadium schon am Kopf finden, insbesondere die Biegung der Ursegmente nach vorn, lassen sich leicht daraus erklären, daß das Gehirn bei den Embryonen aller Cranioten zu einer relativ enormen Größe heranwächst und bei seinem Wachstum alle ihm benachbarten Teile nach vorn zieht.

Nach diesen Vorbemerkungen will ich nun die einzelnen Ursegmente der Reihe nach besprechen und dabei auch auf die Beobachtungen der früheren Autoren Bezug nehmen.

Das Prämandibularsomit, das Mandibularsomit und das Hyoidsomit.

Das erste Ursegment (Somit) unterscheidet sich sehr wesentlich von allen übrigen. Es ist unter dem Namen der Prämandibularhöhle bekannt. Es liegt vor dem Munde und hat folglich kein Darmstück zu umfassen, so daß hier ein Unterschied zwischen Seitenplatten und Ursegment nicht besteht. Dagegen hängt die Prämandibularhöhle der einen Seite mit derjenigen der anderen Seite zusammen durch eine dünne Verbindung, welche bekanntlich unmittelbar vor dem obersten Ende der Mundbucht sich befindet [1]).

Die Prämandibularhöhle ist zuerst von Balfour (1878) beobachtet worden [2]). van Wijhe (1883) beobachtete, daß sie etwas später entsteht als die Mandibularhöhle; das Mandibularsomit hat schon eine große Höhle, während das Prämandibularsomit noch eine kompakte Zellenmasse ist, welche vor dem vordersten Ende des Kopfdarms liegt und mit diesem zusammenhängt [3]). Balfour glaubte, daß die Prämandibularhöhle aus einer Ausstülpung der Mandibularhöhle hervorgehe, was van Wijhe mit Recht bestritten hat. Es liegt mir eine Querschnittserie eines Torpedo-Embryo vom Stadium H vor, bei welchem das Prämandibularsomit noch eine kompakte, bilateral verdickte Zellmasse ist, während der vordere Teil des Mandibularsomits schon eine große Höhle aufweist.

Milnes Marshall (1881) und van Wijhe erkannten, daß aus dem Prämandibularsomit Augenmuskeln hervorgehen, nämlich der

1) Vergl. in der Schrift von Guthke (1906) Textfig. 4 und Taf. II, Fig. 9).

2) F. M. Balfour, A. Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes, London 1878. — Ich füge meiner Arbeit kein Literaturverzeichnis bei, sondern erwähne nur eine kleine Zahl von Büchern und Schriften, weil ich die Literatur über die Selachierentwickelung in meinem Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte zusammengestellt habe (p. 147—151), und weil die Arbeiten meiner Schüler, der Herren Klinkhardt (1905) und Guthke (1906) ausführliche Literaturverzeichnisse enthalten.

3) J. W. van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Natuurk. Verh. d. K. Akademie, Deel XXII, Amsterdam 1883.

Musc. obliquus inferior, der Musc. rectus superior, der Musc. rectus internus und der Musc. rectus inferior. Es sind also diejenigen Augenmuskeln, welche von dem Oculomotorius innerviert werden.

Die quere Brücke, welche die rechte und die linke Prämandibularhöhle verbindet, verschwindet spurlos, wie schon van Wijhe beobachtete.

Am ausführlichsten ist die Prämandibularhöhle von Dohrn (1906) beschrieben worden[1]). Er berichtet genau, wie die solide Anlage des Prämandibularsomits mit dem vordersten Ende des Kopfdarms zusammenhängt, und wie das vorderste Ende der Chorda ursprünglich in dieselbe Zellmasse übergeht.

Dohrn erkannte auch, daß die von Miss Platt (1891) beschriebene Höhle (anterior head cavity) mit der Prämandibularhöhle die engste Beziehung hat, indem sich die Zellmasse, in der diese Höhle entsteht, von der Prämandibularmasse abspaltet (1906, p. 129). Ich bin daher der Ansicht, daß dieser Höhle gar keine theoretische Bedeutung beizulegen ist. Bei Torpedo tritt diese Höhle nicht auf; Dohrn berichtet darüber folgendes (l. c. p. 187): „Die Zellen, welche bei den Squaliden die Plattsche Kopfhöhle herstellen, werden offenbar auch bei Torpedo-Embryonen von Anfang an gebildet, sonderen sich aber nicht mehr von den übrigen, aus denen die Prämandibularhöhle hervorgeht.“ — Die von Miss Platt beschriebene Höhle (anterior head cavity) ist nur bei einigen Selachiern beobachtet worden und fehlt überhaupt allen anderen Wirbeltieren. Auch aus diesem Grunde kann ich sie mit der Prämandibularhöhle und der Mandibularhöhle nicht für gleichwertig halten. Ich werde daher bei den späteren theoretischen Erörterungen diese Höhle außer Betracht lassen.

Das zweite Ursegment (Somit) ist das Mandibularsegment. Es zieht durch den Kieferbogen hindurch und besitzt in der ganzen Länge desselben eine epitheliale Wandung. Es enthält in seinem unteren Teile eine deutliche Höhlung, welche mit der Pericardialhöhle zusammenhängt, und ist an seinem oberen Ende zu einer weit nach vorn vordringenden Blase erweitert (Taf. XXIII, Fig. 1). Diese Blase geht an der Außenseite der Prämandibularhöhle vorbei und reicht noch etwas weiter nach vorn als diese Höhle. Von dem blasenförmigen Teile entwickelt sich reichliches

---

1) A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 23. Die Mandibularhöhle. 24. Die Prämandibularhöhle. Mitteil. aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. XVII, 1906.

Mesenchym; es wird fast alles Mesenchym des vordersten Kopfteiles von hier aus gebildet. Insbesondere zieht sich ein dichterer Streifen von Mesenchym nach oben und nach hinten und kommt mit dem Mesenchym des Hyoidsegments in Verbindung (Fig. 1). In diesem Mesenchymstreifen entstehen einige kleine Höhlen, vorübergehende Gebilde, von variabler Natur, welche nicht einmal rechts und links genau übereinstimmen. Ich bin der Meinung, daß diesen kleinen Höhlen gar keine theoretische Bedeutung beizulegen ist, und daß sie jedenfalls nicht als rudimentäre Ursegmente aufgefaßt zu werden brauchen. Nicht alle Hohlräume im Mesoderm des Kopfes entsprechen Ursegmenten. Ich schlage für die genannten kleinen Höhlen den Namen Microcölen vor. Dieser Ausdruck soll solche Hohlräume im Mesoderm bezeichnen, welche man nicht als Ursegmenthöhlen auffaßt[1]).

Da der Mandibularhöhle sehr viel Raum zur Verfügung steht und da sie sehr viel Mesenchym liefert, so zeigt sie schon im Stadium H die Neigung, Ausstülpungen und Nebenhöhlen zu bilden, welche aber keineswegs die Bedeutung von Ursegmenten haben.

Das Mandibularsomit wurde auch schon von Balfour (1878) beschrieben. van Wijhe fand die Höhle in demselben am größten bei Galeus ausgebildet (1883, Taf. II, Fig. 13); sie geht da nicht allein durch den ganzen Mandibularbogen hindurch, sondern zeigt über demselben eine große Erweiterung, welche nach vorn an der Prämandibularhöhle vorbeigeht (ähnlich wie in meiner Fig. 1) und auch vor dem vorderen Ende des Spritzloches weit nach oben reicht (wo sie bei Torpedo nur durch dichtes Mesenchym vertreten ist, wie meine Fig. 1 auf Taf. XXIII zeigt). van Wijhe erkannte, daß aus einem Teile des Mandibularsomits ein Augenmuskel, der Musc. obliquus superior, hervorgeht.

Bei Dohrn (1906) finden wir wieder die ausführlichste Beschreibung mit zahlreichen Abbildungen. Dohrn legt großen Wert auf die kleinen Höhlen, welche über der Mandibularhöhle sich ausbilden und zum Teil zeitweise mit der Mandibularhöhle zusammenhängen. Es besteht also zwischen Dohrn und mir eine Differenz in der theoretischen Auffassung, indem Dohrn diese

1) Wenn man jede Höhle, welche man im Mesoderm des Kopfes findet, als ein Somit ansehen wollte, so würde man für die einzelnen Gattungen der Selachier verschiedene Zahlen erhalten und niemals zu einem Verständnis der Gliederung des Kopfes gelangen.

Nicht einmal für eine Gattung stimmen die Angaben überein; für Torpedo nimmt Sewertzoff (1899) 13, Dohrn über 15, Killian (1891) mindestens 18 Kopfsomite an.

Höhlen als Somite auffaßt, während ich denselben gar keine theoretische Bedeutung beilege (s. oben).

Dohrn zerlegt das Gebiet der Mandibularhöhle in 4—5 Segmente. Aus dem nach oben und hinten gehenden Teil des Mandibularsomits, in welchem die kleinen Höhlen liegen, und in welchem Dohrn 3 Segmente annimmt, sowie aus einem davor liegenden Teil, welchen Dohrn zu dem Mandibularsomit selbst rechnet, wird, wie Dohrn zeigt, ein Augenmuskel gebildet, der Musc. rectus externus, während aus einem vorderen Teil des Mandibularsegments (wie schon van Wijhe angab) der Musc. obliquus superior hervorgeht. Es werden also aus dem oberen Teil des Mandibularbogens zwei Augenmuskeln erzeugt, und Dohrn schließt auch aus diesem Umstand auf eine ursprüngliche Mehrteiligkeit des Mesoderms des Mandibulargebietes. Aber das Auge und die zugehörigen Muskeln sind in phylogenetischer Hinsicht viel neuere Bildungen als die Ursegmente, und die Augenmuskeln sind wahrscheinlich nicht direkt aus segmentalen Muskeln hervorgegangen. Ich glaube daher, daß uns die Augenmuskeln über die ursprüngliche Segmentierung keinerlei Aufschluß geben können; ich kann mich also der Schlußfolgerung von Dohrn nicht anschließen und halte das Mandibularsomit für ein einheitliches Gebilde, welches nur ein einziges Segment repräsentiert.

Froriep will überhaupt in der ganzen Gegend vor dem Ohrbläschen keine Somite gelten lassen [1]). Er zeichnet aber ganz schön die Mandibularhöhle (man vergleiche Froriepps Fig. 4 und 5 mit meiner Fig. 1). Beachtenswert ist die Angabe von Froriep, daß der Hohlraum der mandibularen Höhle zeitweise sich nach hinten bis zum Hyoidbogen fortsetzt (s. bei Froriep Fig. 5).

Das dritte Ursegment ist das Segment des Hyoidbogens. Es besitzt in seinem untersten Teile eine deutliche Höhlung, welche mit derjenigen des Mandibularbogens und somit auch mit der Pericardialhöhle zusammenhängt. Er besitzt durch die ganze Länge des Hyoidbogens hindurch eine epitheliale Wandung, welche sich erst auf der Höhe der Aortenwurzeln auflöst und einen dichten Strang von Mesenchym bildet, der an der Innenseite des Facialisganglions nach vorn zieht und mit dem Mesenchym des Mandibularbogens sich verbindet (Fig. 1). Unmittelbar vor dem Facialisganglion liegt in diesem Mesenchymstrang jederseits ein kleines Bläschen, welches ich ebenso beurteile wie die bei dem

1) A. Froriep, Zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft, 1902.

Mandibularbogen erwähnten kleinen Bläschen (Microcölen), welchen ich keine theoretische Bedeutung beilege. Allerdings besteht hier noch die Möglichkeit, daß dieses kleine Bläschen, welches man bei Torpedo findet, der größeren Blase entspricht, welche bei anderen Selachiern an dieser Stelle vorkommt, der sogenannten dritten Kopfhöhle, welche zu dem Hyoidbogen zu rechnen ist. Man sieht diese Höhle in den Figuren von van Wijhe, welche sich auf Pristiurus beziehen (1883, Fig. 15—17, mit der Zahl *3* bezeichnet) und in der Figur von Braus, welche eine Rekonstruktion des Kopfes von Spinax darstellt (1899, Taf. XXI, Fig. 6, mit *3 S* bezeichnet).

In Bezug auf das Hyoidsomit befinde ich mich in Uebereinstimmung mit Balfour (1882), welcher folgendes schrieb (übersetzt): „In jedem der auf den Kieferbogen folgenden Bögen liegt ein Abschnitt der ursprünglichen Leibeshöhle, ähnlich demjenigen des Mandibularbogens; eine dorsale Erweiterung scheint aber nur bei dem Hyoidbogen vorhanden zu sein und verschwindet auch hier im Stadium K. Die Höhlungen in den hinteren Bögen verschwinden auch wie die in den vordersten Bögen, allerdings etwas später“ (l. c. p. 207). Balfour hat also offenbar das Somit des Hyoidbogens und die Somiten der folgenden Bögen als homodyname Bildungen betrachtet wie den Mandibularbogen; meine Auffassung stimmt folglich mit der seinigen überein.

Während Balfour jedem Kiemenbogen ein Somit entsprechen ließ, gab van Wijhe (1883) für die hinter dem Hyoidbogen folgenden Somiten diese Beziehung auf. In Bezug auf das Somit des Hyoidbogens lassen sich aber seine Angaben in dem Sinne der Theorie von Balfour und meiner Auffassung verwerten. van Wijhe schreibt: „Das dritte Somit befindet sich mit seiner Hauptmasse über der ersten Kiementasche; sein hinterer Teil hängt gerade noch mit der soliden Zellmasse im Hyoidbogen zusammen.“ van Wijhe beschrieb aber als 4. Segment einen Teil des Kopfmesoderms, welchen ich noch zum 3. Segment rechne, wie unten dargelegt werden wird (S. 664).

Das Glossopharyngeussomit und die folgenden Kopfsomite.

Das vierte Ursegment geht durch den Glossopharyngeusbogen, d. h. durch denjenigen Kiemenbogen, zu welchem die Anlage des Glossopharyngeus gehört. Dieses Somit beginnt mit einer deutlichen trichterartigen Oeffnung am Pericardium und hat eine

epitheliale Wandung bis in den oberen Teil des Bogens. Auf der Höhe der Aorten löst sich das Epithel auf, und seine Fortsetzung bildet ein Strang von dichtem Mesenchym, welcher noch ein wenig aufsteigt und nach vorn mit dem Mesenchym des Hyoidbogens, nach hinten mit demjenigen des 1. Vagusbogens zusammenhängt (Taf. XXIII, Fig. 1 und 2).

Dieses Somit entspricht dem „5. Somit", welches van Wijhe (1883) bei Scyllium gefunden hat. Er schrieb: „Das 5. Somit, dessen vorderer Teil außen von der Anlage des Glossopharyngeus gekreuzt wird, liegt über der 3. Kiementasche und hängt mit dem Mesoderm des 3. Visceralbogens zusammen." Zweifelhaft bleibt mir aber das „4. Segment" von van Wijhe. Seine Höhle ist „kaum mehr als ein Spalt", und es wird sehr bald „höchst rudimentär". Ich vermute, daß hier kein Ursegment, sondern nur eine kleine Höhle in dem Mesenchym vorlag, welcher keine theoretische Bedeutung beizulegen ist. Vergleicht man die Figur von Braus[1]), welche eine Rekonstruktion des Kopfes von Spinax in einem entsprechenden Stadium darstellt, so sieht man dieselbe Höhle, welche van Wijhe als 4. Somitenhöhle betrachtet; diese Höhle hängt aber in der Figur mit der Höhle des Hyoidbogens zusammen (Braus, Taf. XXI, Fig. 6). Ich sehe darin auch einen Grund, die selbständige Existenz der 4. Kopfhöhle von van Wijhe zu bezweifeln.

Das fünfte, das sechste und das siebente Segment liegen in den 3 folgenden Kiemenbögen. Ich bezeichne sie als die drei Segmente des Vagus. Guthke (l. c. p. 39) hat gezeigt, daß der Vagus drei Wurzeln am Medullarrohr hat, welche einzeln der Wurzel des Glossopharyngeus entsprechen; der Vagus entsendet auch 3 deutliche Fortsätze in diese 3 Bögen (vergl. Textfig. 4 u. 5 und Textfig. 7 u. 8). Jedenfalls darf man also diese 3 Bögen als Vagusbögen, die zugehörigen Ursegmente als Vagussegmente bezeichnen.

Wie ich oben schon sagte (p. 658), ist die Erkennung der Ursegmente in diesen 3 Bögen mit Schwierigkeiten verbunden, weil die Segmente großenteils in Mesenchym aufgelöst sind. Im 1. Vagusbogen beginnt das Somit unten noch mit einer deutlichen trichterförmigen Oeffnung und hat noch durch den größten Teil

1) H. Braus, Beiträge zur Entwickelung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I. Teil Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXVII, 1899.

des Kiemenbogens eine epitheliale Wandung (Textfig. 3 und Taf. XXIII, Fig. 1); aber im obersten Teil des Kiemenbogens, sobald es sich der Aorta nähert, löst es sich in Mesenchym auf[1]).

In dem folgenden Kiemenbogen ist das Somit durch eine dichte Mesenchymmasse repräsentiert, welche unten deutlich mit dem Pericardepithel zusammenhängt, aber keine deutliche epitheliale Anordnung der Zellen mehr zeigt (Taf. XXIII, Fig. 1). Dasselbe gilt dann von dem Somit des folgenden Bogens, des 3. Vagusbogens. Daß hier Somite vorliegen, ist nicht allein durch die Analogie der vorhergehenden Bögen wahrscheinlich gemacht, sondern wird auch dadurch bewiesen, daß die zugehörigen Myotome vorhanden sind. Es liegen nämlich unter dem Vagus drei Myotome; das vorderste, das Myotom des 1. Vagussomits, enthält nur wenige Muskelfasern, gleicht aber im Habitus durchaus den beiden folgenden Myotomen, welche besser ausgebildet sind (Taf. XXIII, Fig. 1 6 u. 7).

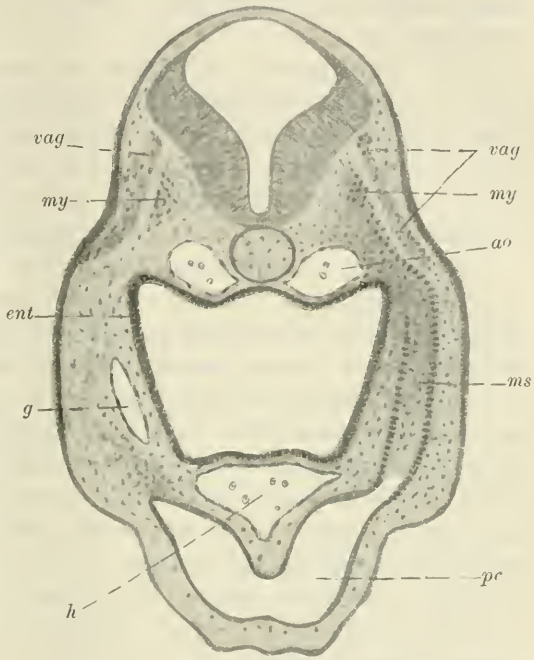


Fig. 3. Querschnitt eines Torpedo-Embryo des Stadiums J—K. Der Schnitt trifft den 1. Vagusbogen und geht links etwas weiter hinten als rechts. *ao* Aortenwurzeln, *g* Gefäß des Kiemenbogens, *h* Herz, *ent* Entoderm des Kiemendarms, *my* Myotom (rudimentär), *pc* Pericardialhöhle, *ms* Mesodermschlauch, welcher vom Pericardium entspringt (Somit des Kiemenbogens), *vag* 1. Vagusast.

1) Guthke (1906) hat dieses Somit abgebildet Taf. II, Fig. 12 a, aber irrtümlich bezeichnet. Bei dem erneuten Studium der Schnittserien habe ich das Versehen bemerkt und will es hier richtigstellen. Der Fig. 12 a abgebildete Schnitt geht durch den 1. Vagusbogen und der darauf abgebildete Nerv ist der erste Vagusast.

Es ist ein günstiger Zufall, daß in dem 1. Vagussegment, in welchem das Myotom am wenigsten deutlich ist, das Somit in dem Kiemenbogen klar zu sehen ist, während an den beiden folgenden Segmenten, wo die Somite in den Kiemenbögen weniger deutlich sind, die Myotome klar hervortreten und eine größere Menge deutlicher Muskelfasern enthalten (Taf. XXIII, Fig. 1 bei 6 und 7).

Die 3 Ursegmente der Vagusregion haben keine epithelialen Kuppen, wie die Rumpfsegmente (Taf. XXIII, Fig. 1 5—7); das Mesenchym ist verdichtet in der Umgebung der Muskelfasern und geht allmählich in das umgebende lockere Mesenchym über. Die oberen Teile dieser Myotome sind offenbar deswegen nicht ausgebildet, weil sie oben von den Vagusganglien bedeckt werden.

Zwischen dem 3. Vagussomit und dem folgenden Somit bricht die letzte Kiemenspalte durch. Das folgende Somit (das 8. nach meiner Zählung) ist also das erste hinter der Kiemenregion. Es beginnt unten auf einem höheren Niveau als die vorhergehenden Somite, nämlich auf derselben Höhe wie die folgenden Somite; denn die Pericardialhöhle steigt am hinteren Teil der Kiemenregion dorsalwärts an (Textfig. 2 und Taf. XXIII, Fig. 1). Ich nenne dieses Ursegment das erste postbranchiale Somit der pentanchen Selachier (bei welchen 5 Kiemenspalten hinter dem Spritzloch folgen).

Dieses Somit (das 8. nach meiner Zählung) ist auch dadurch wichtig, weil über ihm die Ganglienleiste von der Außenseite der Ursegmente nach der Innenseite derselben zieht; es wird von der Ganglienleiste überkreuzt (siehe in der Schrift von Guthke 1906, Fig. 14). Es war schon Balfour bekannt, daß die Vagusanlage an der Außenseite der Ursegmente sich befindet, während die Spinalganglien an der Innenseite derselben liegen. Die Kreuzungsstelle selbst ist von Froriep beschrieben worden [1]). Dieser Forscher spricht sich aber in dem Sinne aus, daß die äußere Ganglienleiste und die innere nebeneinander enden. In dem vorliegenden Stadium trifft dies nicht zu, sondern es ist ein unbestreitbarer kontinuierlicher Uebergang vorhanden, in der Art, daß die Ganglienleiste von vorn-außen nach hinten-innen über das genannte Somit hinwegzieht. Dasselbe

---

1) A. Froriep, Ueber die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Anat. Abt., 1901.

berichtet C. K. Hoffmann (1897, p. 258), welcher dieses Somit „das erste cänogenetische Kopfsegment“ nennt.

Dieses Somit reicht dorsalwärts nicht so weit hinauf wie das folgende, es wird — bildlich gesprochen — durch die darüber hinwegziehende Ganglienleiste niedergedrückt. Es besitzt aber eine epitheliale Kuppe, wodurch es sich von den vorhergehenden Somiten unterscheidet und den folgenden gleicht; die epitheliale Kuppe ist allerdings bei diesem Segment noch unvollständig und weniger gut entwickelt als bei den folgenden Segmenten.

Die folgenden Somite bieten nun keine Besonderheiten mehr; sie sind gleichartig. Erst beim Beginn der Vorniere treten wieder neue Bilder auf; der Anfang der Vorniere erscheint im 9. oder 10. postbranchialen Segment (wenn man vom 1. postbranchialen Segment an zählt).

Die 3 Vagussegmente sind von mehreren Autoren beschrieben worden. Schon Balfour bildete sie teilweise ab (Taf. XIV, Fig. 15) und schrieb (übersetzt): „Nicht weit hinter dem Ohrbläschen sind am Ende der Periode K einige wenige Muskelplatten sichtbar, zu denen der ventrale Teil fehlt.“ van Wijhe (1883) beschrieb das 1. Vagussomit mit folgenden Worten: „das 6. Myotom liegt über der 4. Kiementasche und wird an seiner Außenseite vom Ramus branchialis primus vagi gekreuzt; es ist das erste, welches embryonale Muskelfasern besitzt; sie bleiben aber auf einer rudimentären Stufe, daher es nicht unwahrscheinlich ist, daß dieses Myotom schließlich abortiert.“ „Das 7. bis 9. Myotom sind viel besser entwickelt.“

Froriep spricht von „drei mit reduzierten Muskelplatten versehenen Rudimenten von Occipitalsegmenten“, und das folgende Segment ist dasjenige, über welches der Vagusrand hinweggeht, um in die Rumpfganglienleiste überzugehen (l. c. Fig. IIa); dieses Segment ist also dasselbe, welches ich als 8. bezeichne (Fig. 1). Froriep nennt dieses Somit *x* und glaubt sich damit in Uebereinstimmung mit der Bezeichnungsweise von Fürbringer und Braus. Mir scheint aber, daß diese Beziehung zu der Benennung von Fürbringer und Braus nicht richtig ist. Nach Braus (1899) liegen die rudimentären Somite *t* und *u* unter dem Vagus, während das Somit *v* nur „mit seinem rostralen Rande medial vom Vagus liegt“. So zeigt auch die Fig. 2 bei Braus deutlich, daß das Somit *u* noch unter dem Vagus liegt, während das Somit *w* schon ein Spinalganglion aufweist, woraus hervorgeht, daß die Ganglienleiste über dem Somit *v* die Reihe der Somite überkreuzt. Braus beschreibt genau, daß das Somit *v*

sich „mit seinem Vorderrand noch ein wenig über den Hinterrand des Vagus, medial von diesem, vorschiebt, im übrigen kaudal vom Vagus angeordnet ist“.

Ich bin also der Meinung, daß die Benennungen von Froriep mit denjenigen von Braus nicht übereinstimmen. Das Somit, welches ich als 8. (oder als 1. postbranchiales Somit der pentanchen Selachier) bezeichne, ist das Somit *v* von Braus und das Somit *x* von Froriep (Froriep 1901, Fig. II a und 1902, Fig. 5).

Ich wollte anfangs die Bezeichnungen von Fürbringer und Braus auch anwenden, habe dies aber dann unterlassen, weil die Bezeichnungen zu denen von Froriep nicht gepaßt hätten.

Ich halte das genannte 8. Somit (Somit *v* nach Braus) für einen sehr wichtigen Orientierungspunkt, jedenfalls einen viel sichereren Anhalt als das sog. „erste metotische Segment“. Das 1. metotische (postotische) Segment (d. h. das erste Segment hinter dem Ohrbläschen) ist, theoretisch betrachtet, das Glossopharyngeussegment. Da dieses aber keine Muskelplatte entwickelt, wird es gewöhnlich gar nicht gezählt. Das 2. metotische Segment ist das 1. Vagussomit; da dieses nur sehr wenige Muskelfasern entwickelt, wird es leicht übersehen und ist auch von Braus nicht beachtet worden; es muß nach der Bezeichnungsweise von Fürbringer und Braus als Somit *s* bezeichnet werden. Das Somit *v* (nach der Bezeichnungsweise von Braus) gehört also, theoretisch betrachtet, dem 5. metotischen Segment an.

Nach van Wijhe (1883) liegt der Vagus über dem 6.—9. Somit. van Wijhe spricht dem 9. Somit noch einen Vagusast zu, er spricht also von 4 Vagussomiten. Ich halte dies nicht für richtig und bin der Ansicht, daß zum Vagus nur 3 Somite gehören. Es ist aber aus der Figur von van Wijhe (1883, Fig. 10) ersichtlich, daß das 4. Vagussomit dem Somit *v* (nach der Bezeichnung von Fürbringer und Braus) entspricht. Das Somit 9 nach van Wijhe ist also dasselbe wie mein Somit 8, was damit übereinstimmt, daß ich am Vorderkopf ein Segment weniger zähle als van Wijhe indem ich sein 4. Somit nicht als selbständiges Gebilde anerkenne. Das 10. Somit von van Wijhe stimmt mit meinem 9. Somit überein, sowie mit dem Somit *w* von Braus und dem Somit *y* von Froriep; es ist das erste Somit, welches dorsalwärts bis zur vollen Höhe der folgenden Somite ansteigt und eine normale epitheliale Kuppe besitzt, während die Kuppe des vorhergehenden Somits (8. Somits) noch durch den Vagus zum Teil in der Entwickelung behindert ist.

Wie Braus sehr schön gezeigt hat, schwinden die Somite in der Richtung von vorn nach hinten. In den Stadien, welche 70 Ursegmente zeigen, sind die Somite *t* und *u* schon verschwunden, und bald darauf verschwindet auch das Segment *v* (das 8. nach meiner Zählung). Nach den Darlegungen von Braus ist das letzte zum Schädel gehörige Segment das Somit *z*, es gehören also zur Kopfregion der Selachier nach meiner Zählung 12 Segmente.

Die Ganglien des Kopfes.

Was die Ganglien betrifft, so kann ich mich kurz fassen und auf die zwei in meinem Laboratorium gemachten Arbeiten von Klinkhardt (1905) und Guthke (1906) verweisen; dort ist auch die Literatur berücksichtigt. Hier will ich nur wenige Punkte hervorheben.

Vor allem muß ich betonen, daß die Reihe der Ganglien des Kopfes der Reihe der Somite entspricht.

Betrachtet man die erste Figur von Guthke, welche sich auf Torpedo bezieht (Textfig. 4), oder die Figur von Klinkhardt, welche Spinax betrifft (Textfig. 7), so sieht man auf den ersten Blick, daß das Facialis-Acusticus-Ganglion über dem Hyoidbogen liegt, das Glossopharyngeusganglion über dem Glossopharyngeusbogen und die Vagusganglien über den Vagusbögen. In entsprechender Weise liegt das Trigeminusganglion über dem Mandibularbogen. Es bleibt dann am Vorderende noch das Ciliarganglion übrig, welches man unbedenklich der Prämandibularhöhle zuordnen kann.

Sehr bald treten aber Verschiebungen auf, welche das ursprünglich so einfache Schema verwischen. Schon in dem folgenden Stadium (Textfig. 5 u. 8) hat man den Anschein, als ob das Facialis-Acusticus-Ganglion auch zu dem Mandibularbogen gehöre. In dem späteren Stadium ist außerdem in der Gegend hinter dem Ohrbläschen die segmentale Anlage der Ganglien ganz verwischt, da der Glossopharyngeus und die Vagusäste scheinbar alle zusammen einen einheitlichen Ursprung haben (Textfig. 6). Wenn man den ursprünglichen Bau des Kopfes erkennen will, muß man natürlich von allen diesen sekundären Verschiebungen absehen.

Indem ich die Kopfganglien den einzelnen Kiemenbögen zuordne, kann ich mich auch auf Koltzoff [1]) berufen, welcher durch

1) N. K. Koltzoff, Entwickelungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri, Moskau 1902. (Bull. de Moscou, 1901.)

seine Beobachtungen an Petromyzon zu der Ansicht kam, daß sich in jedem Intersomitenraum je ein Ganglion befindet. Nach Koltzoff liegt daß Ganglion I des Trigeminus (d. h. das Ciliarganglion) zwischen dem Prämandibularsomit und dem Mandibularsomit, das Ganglion II des Trigeminus (Hauptganglion des Trigeminus) zwischen dem Mandibularsomit und dem Hyoidsomit, das Facialis-Acusticus-Ganglion und das Glossopharyngeusganglion hinter den beiden folgenden Somiten. Den Vagus betrachtet Koltzoff als einen zusammengesetzten Nervenkomplex, „welcher sich auf zahlreiche Segmente bezieht". Ich stehe mit Koltzoff auch insofern in Uebereinstimmung, als er zwischen je zwei Kiemenspalten ein Somit annimmt. Koltzoff schreibt (l. c. p. 571): „Die acht Visceralsäcke des Neunauges liegen zwischen dem Mandibularbogen und dem ventralen Fortsatz des 10. Somits, entsprechend auf diese Weise 8 Intersomitalräumen." Ich habe in Fig. 4 auf Taf. XXIII eine Figur von Koltzoff in etwas vereinfachter Weise reproduziert und die Farben mit meinen Figuren übereinstimmend gewählt, um die Aehnlichkeiten hervortreten zu lassen.

Hinsichtlich der Spinalganglien ist noch die Frage zu erörtern, welchem Somit das erste Spinalganglion zukommt. Hält man die Kopfganglien für gleichwertig mit den Spinalganglien, so kann keinem Somit gleichzeitig ein Kopfganglion und ein Spinalganglion zukommen; die Spinalganglien müssen also bei dem Somit anfangen, vor welchem die Kopfganglien aufgehört haben. Da ich 3 Somite zum Vagus rechne, so ist nach meiner Auffassung zu erwarten, daß das erste Spinalganglion an dem 8. Segment meiner Rechnung, also an dem Somit *v* von Braus auftrete. An diesem Somit geht die Ganglienleiste über die Reihe der Somiten hinweg, und hier vermag sie also zum erstenmal ein medial von dem Somit liegendes Ganglion zu liefern, d. h. es ist die theoretische Möglichkeit zur Bildung eines Ganglions vorhanden.

Verfolgt man in der Frontalschnittserie die Reihe der Spinalganglien von hinten nach vorn, so erkennt man, daß die Ganglien

Fig. 4—6. Drei Figuren aus der Abhandlung von Guthke (1906).

Die Kopfganglien bei Embryonen von Torpedo ocellata, Fig. 4 im Stadium J—K, Fig. 5 im Stadium L, Fig. 6 im Stadium O.

c Ganglion ciliare (Trigeminus I), *tr* Trigeminusganglion (Trigeminus II), *f* Ganglion des Facialis Acusticus, *gl* Glossopharyngeusganglion, *vI* erstes Vagusganglion, *vII* zweites, *vIII* drittes Vagusganglion, *g* Ganglienleiste, *gm* scheinbar gemeinsame Wurzel des Glossopharyngeus und des Vagus, *oc* Oculomotorius, *tr* Trochlearis, *sp* Spinalganglien, *ve* ventrale Wurzeln, *vo* vorderer Fortsatz des Trigeminus-Ganglions oder Reste desselben.

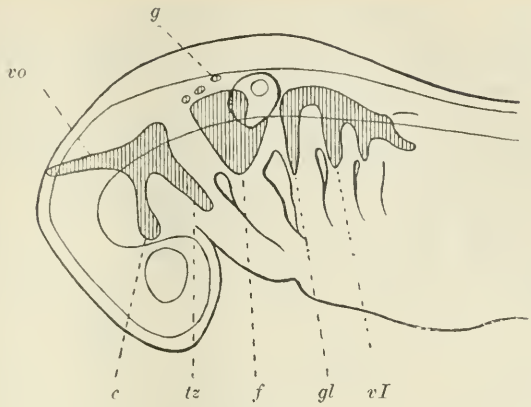


Fig. 4.

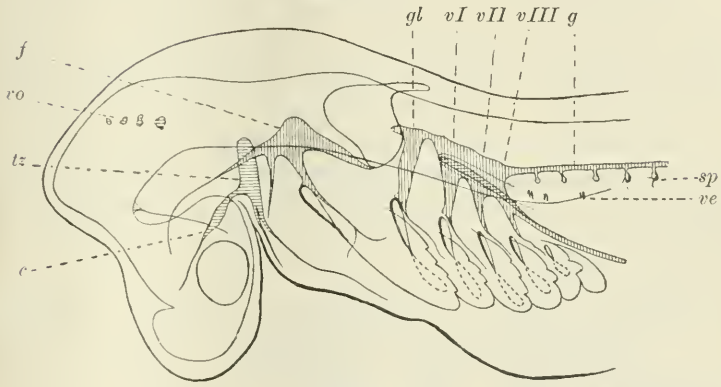


Fig. 5.

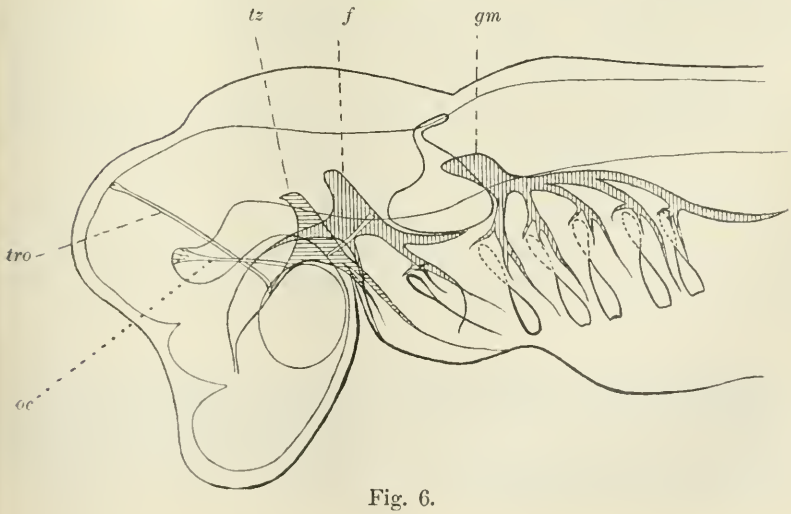


Fig. 6.

des 9., 10. und 11. Segments (der Somite *w*, *x*, *y* nach Braus) erheblich kleiner sind als diejenigen der folgenden Somite. Darin zeigt sich schon der rudimentäre Charakter dieser Ganglien (Textfig. 5). Ob an dem 8. Somit noch ein Ganglion vorkommt, ist mir beim Studium meiner Schnittserien zweifelhaft geblieben. Braus beschreibt wohl die kleinen rudimentären Ganglien der Somite *w* und *x*, bei dem Somit *v* spricht er zwar von einem „ventralen Auswuchs der Nervenleiste", fügt aber hinzu: „es entwickelt sich kein Ganglion und keine dorsale Wurzel" (l. c. p. 468).

Es ist in theoretischer Hinsicht von untergeordneter Bedeutung, ob man bei dem Somit *v* noch ein rudimentäres Ganglion nachweisen kann. Aber wichtig scheint mir die Tatsache, daß in den 3 Vagussomiten (*s*, *t*, *u*) keine Spinalganglienanlagen auftreten. Denn sie spricht zu Gunsten der oben besprochenen Auffassung, daß die Kopfganglien (Ciliarganglion, Trigeminusganglion, Facialis-Acusticus-Ganglion, Glossopharyngeusganglion und 3 Vagusganglien) den Spinalganglien entsprechen und deren Stelle vertreten, obgleich sie lateral von den Ursegmenten liegen. Diese eigenartige Lage der Kopfganglien steht wahrscheinlich in Beziehung zu der Plakodenbildung und ist demnach die Folge der Ausbildung der eigenartigen Sinnesorgane, als deren palingenetische Reste jetzt die Plakoden auftreten.

Schließlich muß ich noch einige Worte über die ventralen Wurzeln sagen. Sie scheinen mir für die ursprüngliche Segmentierung des Kopfes wenig Anhaltspunkte zu bieten. In Textfigur 5 sind drei kleine ventrale Wurzeln angedeutet, welche jeweils vor den kleinen Spinalganglien liegen, also den Segmenten 9., 10 und 11 (*w*, *x*, *y*) angehören. Braus fand noch eine ventrale Wurzel an dem vorhergehenden Somit, dem Somit *v* (dem 8. nach meiner Rechnung). Es wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß diesem Somit ursprünglich auch ein Spinalganglion zukam (vgl. oben).

Am Vorderkopf werden der Oculomotorius und der Abducens als ventrale Nerven aufgefaßt; ersterer wird meistens dem Trigeminus, letzterer dem Facialis-Acusticus zugeordnet[1]). Ersterer innerviert diejenigen Augenmuskeln, welche aus dem Prämandibularsomit hervorgehen, letzterer den Rectus externus,

1) Beard (1886) und Koltzoff (1902) betrachten den Oculomotorius als die ventrale Wurzel zu dem Ciliarganglion (Trigeminus I). Diese Ansicht paßt zu der Auffassung, daß das Ciliarganglion zu dem Prämandibularsomit gehört (S. 669), dessen Muskeln der Oculomotorius versorgt.

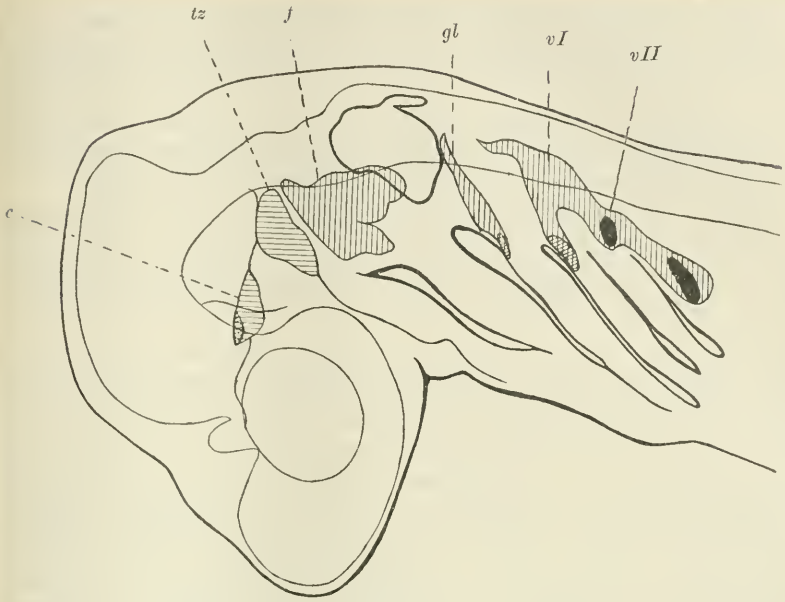


Fig. 7.

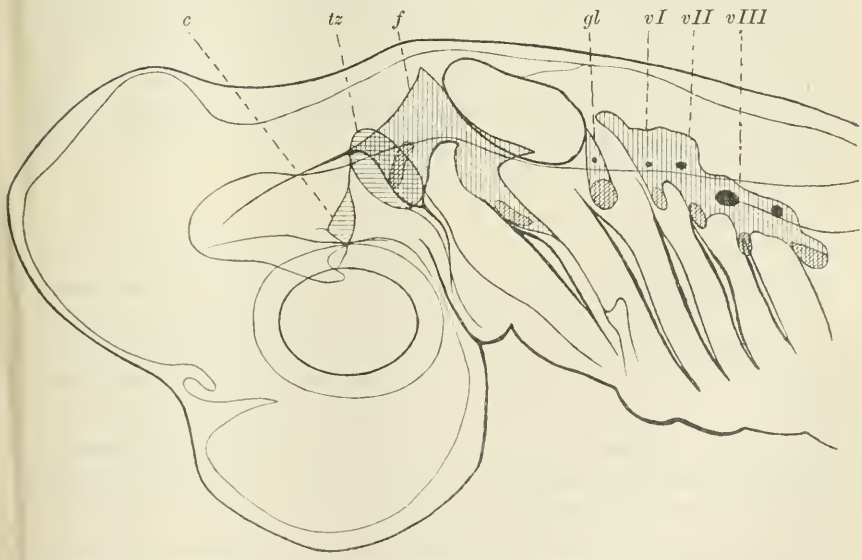


Fig. 8.

Fig. 7 u. 8. Zwei Figuren aus der Abhandlung von KLINKHARDT (1905). Die Kopfganglien bei Embryonen von Spinax niger, im Stadium L und im Stadium M—N. Die dunklen Stellen auf den Ganglien bedeuten Verbindungen mit dem Ektoderm.

c Ganglion ciliare (Trigeminus I), *tr* Trigeminusganglion (Trigeminus II), *f* Ganglion des Facialis Acusticus, *g* Glossopharyngeusganglion, *vI* erstes Vagusganglion, *vII* zweites, *vIII* drittes Vagusganglion.

welcher dem hinteren Teil des Mandibularsomits, sozusagen dem Uebergangsgebiet zwischen dem Mandibularsomit und dem Hyoidsomit angehört (p. 262). Da ich die Augenmuskeln für relativ junge Muskeln halte, welche nicht direkt aus segmentalen Muskeln hervorgingen, so meine ich, daß man die Innervierung der Augenmuskeln nicht zu phylogenetischen Schlüssen brauchen kann.

Ich gehe deshalb auch nicht auf das schwierige Problem des Trochlearis ein. Der Trochlearis innerviert den Musc. obliquus superior, welcher aus dem vorderen Teil des Mandibularsomits hervorgeht (vergl. p. 662). Nach Froriep (1891) entsteht er aus dem vorderen Ast der zu dieser Zeit noch zusammenhängenden Trigeminus- und Ciliarganglien (Textfig. 4 *vo*). Man könnte ihn also zum Trigeminus- oder zum Ciliarganglion rechnen. Ob diese Ansicht von Froriep richtig ist, läßt sich schwer entscheiden, da der Ast sich in Stücke auflöst (Textfig. 5), welche bis auf kleine Reste verschwinden, ehe man den Trochlearis erkennen kann. Ich kann in der Trochlearisfrage keine eigene Meinung aussprechen und verweise nur auf die Darstellung von Guthke, welche auch die Angaben von van Wijhe, Fürbringer, C. K. Hoffmann, Miss Platt, Mitrophanow und Koltzoff berücksichtigt (Guthke 1906, p. 43—49). Ich will nur noch erwähnen, daß van Wijhe und manche andere Autoren den Trochlearis als eine ventrale Wurzel betrachten und sie dem Trigeminus (Trigeminus II) zuweisen. Auch Koltzoff (1902, p. 542—546) hat sich entschieden in diesem Sinne ausgesprochen.

Die ursprüngliche Segmentierung des Kopfes der Cranioten.

Aus den Befunden, welche man bei jungen Selachierembryonen erhält (p. 658—674), kann man folgendes Grundschema des Craniotenkopfes konstruieren (Taf. XXIII, Fig. 2 und 3).

Vor dem Mund liegt nur ein Segment. Es ist im Mesoderm charakterisiert durch das Prämandibularsomit. Als Ganglion gehört zu diesem Segment das Ciliarganglion.

Hinter dem Mund liegt das Mandibularsegment. Dazu gehört das Ganglion des Trigeminus. Auf dieses Segment folgt die 1. Kiemenspalte (das Spritzloch).

Das nächste Segment ist das Hyoidsegment. Das zugehörige Ganglion ist das Facialis-Acusticus-Ganglion. Hinter diesem Segment liegt die 2. Kiemenspalte.

Das 4. Segment ist das Glossopharyngeussegment mit dem Glossopharyngeusganglion. Auf dieses Segment folgt die 3. Kiemenspalte.

Das 5. Segment ist das erste Vagussegment mit dem ersten Ast des Vagus. Hinter demselben liegt die 4. Kiemenspalte.

Das 6. und 7. Segment sind die beiden folgenden Vagussegmente mit zwei Vagusästen. Zwischen dem 6. und 7. Segment liegt die 5. Kiemenspalte und hinter dem 7. Segment die 6. — Zu den folgenden Segmenten gehören Spinalganglien.

Diese Aufstellung bedarf aber noch einiger Erläuterungen. Was zunächst die mesodermalen Gebilde betrifft, so nimmt das Prämandibularsomit eine Ausnahmestellung ein, indem hier ein Unterschied von Ursegment und Seitenplatten nicht besteht. Das Prämandibularsegment liegt vor dem Mund, es ist ein präorales Gebilde. Wollte man glauben, daß der Mund aus der Verschmelzung zweier Kiemenspalten entstanden sei, so könnte man annehmen, daß das Prämandibularsomit ursprünglich unter dieser Mund-Kiemenspalte eine Verbindung mit dem Pericardium gehabt habe, wie das Mandibularsegment eine solche Verbindung besitzt.

Dafür liegt aber kein Anhaltspunkt vor. Ich bin daher der Ansicht, daß der Mund der Cranioten nicht aus Kiemenspalten hervorgegangen ist, sondern halte ihn für ein medianes und von Anfang an unpaares Gebilde.

Die Kiemenspalten sind paarige, laterale Gebilde; jede Spalte liegt zwischen zwei Ursegmenten. An den Vagussomiten sieht man, daß die Myotome höher liegen als die Kiemenspalten; die letzteren entstehen also nicht zwischen den Myotomen, sondern zwischen den tiefer liegenden Teilen der Somite (zwischen den Mesomeren und Hypomeren nach van Wijhe, den Urwirbelkommunikationen nach Rabl).

Bei der Betrachtung meiner Figuren 1—3 wird es evident, daß die trichterförmigen Oeffnungen, mit welchen die postbranchialen Ursegmente aus der Peritonealhöhle entspringen, ihre Homologa in der branchialen Region am unteren Ende der Kiemenbögen am Pericardium haben. Durch die Verlängerung der Kiemenspalten wurde also der untere Teil der Ursegmente in die Länge gezogen und bildet den epithelialen Schlauch, welcher durch den Kiemenbogen hindurchzieht. Am oberen Ende des Kiemenbogens (auf der Höhe der Aortenwurzeln) löst sich dieser Schlauch in

Mesenchym auf, ein Vorgang, welcher der Bildung des Sklerotoms entspricht (Textfig. 3).

Gehen wir bei dem Selachierembryo von hinten nach vorn, so sehen wir die oberen Teile der Somite allmählich verkümmern, da sie von den großen Ganglien bedeckt werden: das 8. Somit (das erste postbranchiale Somit der pentanchen Selachier) hat noch eine obere Kuppe, welche allerdings schon durch den Rand des Vagus niedergedrückt wird, die vorhergehenden Somite haben keine epithelialen Kuppen mehr. Das letzte und das vorletzte Vagussomit haben noch ein deutliches Myotom mit Muskelbildung (Myomer), das erste Vagussomit hat noch ein rudimentäres Myomer, die vorhergehenden Somite bilden gar keine Myomere mehr (vergl. das Schema Taf. XXIII, Fig. 2).

Durch das Wachstum des Gehirns und die damit in Verbindung stehende Kopfbeuge wird das Somit des Mandibularbogens sozusagen nach vorn umgekippt, so daß es anstatt einer vertikalen (dorsoventralen) Stellung eine schiefe, sogar nahezu horizontale Lage erhält (Taf. XXIII, Fig. 1 u. 2). In geringerem Grade findet eine solche Verschiebung auch bei dem Hyoidbogen statt. Denkt man sich das Mandibularsegment in seine ursprüngliche Lage, so zeigt das Vorderende ein Bild wie das Schema Taf. XXIII, Fig. 3. Auf dieses Bild komme ich später bei der Besprechung des Amphioxus zurück (S. 680).

Amphioxus und die Urgeschichte des Wirbeltierkopfes.

Schließlich muß ich noch das niederste Wirbeltier, den Amphioxus, in Betracht ziehen. Wenn die im vorigen Abschnitt ausgesprochene Theorie richtig ist, so muß sie sich mit den Beobachtungen an Amphioxus in Beziehung setzen lassen. Amphioxus interessiert uns aber nicht allein wegen des Uebergangs von den Acraniern zu den Cranioten, sondern auch deshalb, weil man aus seiner Entwickelung nach dem biogenetischen Grundgesetz einige Züge der ältesten Stammesgeschichte der Wirbeltiere herauslesen kann.

In der Entwickelung des Amphioxus sind palingenetische und cänogenetische Vorgänge gemischt, und ich glaube, daß man die Asymmetrie der Larven und das ungleichmäßige Erscheinen der beiden Kiemenspaltenreihen als sekundäre

Abänderungen ansehen muß [1]). Aber die ersten Vorgänge bei Amphioxus und die junge Larve, solange sie noch symmetrisch ist, halte ich für palingenetisch und schließe daraus nach dem biogenetischen Grundgesetz auf folgende Entwickelungsweise des Wirbeltierkopfes [2]).

Gehen wir von der Gastrula aus, so müssen wir annehmen, daß sie sich ursprünglich durch den Blastoporus ernährte. Die Medullarplatte wimperte ursprünglich die Nahrung nach dem Blastoporus hin und konnte dabei auch schon die Funktion eines Sinnesepithels besitzen. Als die Medullarplatte sich zum Medullarrohr umgestaltete, ging der Strom des Wassers durch den vorderen Neuroporus ein und gelangte durch den Canalis neurentericus in den Darm (Textfig. 9). Es ist bekannt, daß die Flimmerung in dem Medullarrohr der

1) Ich kann daher die Theorieen außer acht lassen, welche Goldschmidt an die Beschreibung der asymmetrischen Amphioxides-Formen angeknüpft hat (R. Goldschmidt, Amphioxides, in: Wiss. Ergebnisse der Deutschen Valdivia-Expedition, Bd. XII, Jena 1905).

Die merkwürdigen Amphioxidesarten haben die größte Aehnlichkeit mit den Larven von Amphioxus lanceolatus in dem Stadium, in welchem nur die eine Reihe der Kiemenspalten (die spätere linke) angelegt ist, welche sich zu dieser Zeit median an der Unterseite des Körpers befindet.

Goldschmidt faßt neuerdings die Amphioxidesarten als neotenische Larven auf, welche infolge pelagischer Lebensweise sich nicht umwandelten, sondern in der Larvenform geschlechtsreif wurden (Amphioxides und Amphioxus, Zoolog. Anz., Bd. XXX, 1906, p. 446). Ich halte diese Auffassung für durchaus einleuchtend, glaube aber, daß man gerade auf Grund dieser Anschauung davon absehen muß, die Amphioxidesformen als Repräsentanten eines ursprünglichen Wirbeltiertypus zu betrachten.

2) Ich habe die Grundzüge meiner Theorie schon in meinem Lehrbuche in kurzer Form ausgesprochen (H. E. Ziegler, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Jena 1902, p. 57). — Eine Entgegnung gegen meine Theorie hat D. Rosa veröffentlicht (Il canale neurenterico ed il blastoporo anale, Bolletino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Univ di Torino, Vol. XVIII, 1903). Wie Gegenbaur meint auch Rosa, daß der Canalis neurentericus eine cänogenetische Bildung sei, an welche man keine phylogenetischen Schlüsse anknüpfen dürfe. Ich kann diese Meinung nicht teilen, da der Canalis neurentericus bei den Embryonen aller Klassen der Wirbeltiere (mit Ausnahme der Teleostei) vorkommt und daher sehr wohl für ein uraltes Organ der Wirbeltiere gehalten werden kann.

Amphioxuslarve von vorn nach hinten geht (Hatschek 1882). Mund, After und Kiemenspalten waren zu dieser Zeit noch nicht vorhanden. Wohl aber bestand schon die segmentale Muskulatur [1]), welche schlängelnde Bewegungen des Körpers ermöglichte (vergl. die Amphioxuslarve Textfig. 10).

Das durch den Canalis neurentericus in die Darmhöhle eintretende Wasser mußte zuweilen durch Kontraktionen der über dem Darm liegenden segmentalen Muskulatur wieder entfernt werden [2]).

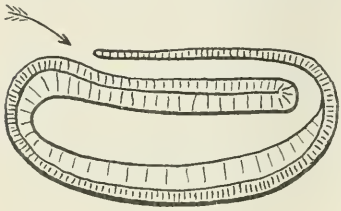


Fig. 9. Amphioxus-Larve im Stadium der Neurula (Gastrula mit Medullarrohr), nach Hatscheck, schematisiert.

Diese rückläufige Bewegung des Wassers war natürlich eine unvollkommene Einrichtung, und es muß daher zuerst die Bildung des Afters erfolgt sein. Nun wurde das Wasser, welches durch das Neuralrohr kontinuierlich mit den Nahrungsteilchen in den Darm kam, periodisch durch Kontraktion der Muskulatur durch den After ausgestoßen.

Erst die folgende Stufe ist durch die Bildung der Kiemenspalten und des Mundes charakterisiert. Nun ging das Wasser durch den Mund und die Kiemenspalten ein, und der Canalis neurentericus wurde überflüssig. Infolge dessen obliterierte der Canalis neurentericus. So konnte das Medullarrohr, welches schon bisher zur Prüfung

1) van Wijhe (1906, p. 38) schreibt über die erste Entstehung der Muskulatur folgendes: „Ich halte die Segmentierung der Chordaten für völlig unabhängig von derjenigen der Anneliden und Arthropoden und für gleichzeitig mit der Chordabildung entstanden. Die Vorfahren der Chordaten waren kleine Tiere, deren dorsale Darmwand sich in Anpassung an die Schwimmbewegung zu einem etwas starren Stützgewebe umbildete, welches der Vorläufer der sich später abschnürenden Chorda war. An jeder Seite der Chorda entstand ein Muskelband. Das Band war segmentiert, und jedes Segment hatte die Länge einer Muskelzelle, wie dies noch jetzt bleibend bei den Appendicularien der Fall ist.“

2) Es war unvermeidlich, daß mit der Nahrung auch sehr viel Wasser in den Darm kam. Vielleicht diffundierte ein Teil des Wassers in das Cölom und wurde von da durch die Exkretionsorgane nach außen geleitet. Aber solange kein After bestand, mußte jedenfalls periodisch eine Entleerung der Darmhöhle durch das Medullarrohr erfolgen zur Entfernung der unverdaulichen Reste der Nahrung.

des Wassers und der Nahrungsbestandteile ein Sinnesepithel enthielt, ein ausschließlich nervöses Organ, das Zentralorgan des Nervensystems werden.

Ob der Mund früher entstanden ist als die Kiemenspalten oder später, das ist eine Frage von untergeordneter Bedeutung. War der Mund [1]) früher da, so diente er hauptsächlich der Ernährung, bis er mit der Entstehung der Kiemenspalten auch eine große Bedeutung für die Respiration erhielt. Waren die Kiemenspalten früher da, so mußten sie periodisch Wasser eintreten lassen und konnten in dieser Art sowohl eine nutritorische als auch eine respiratorische Funktion haben. Auch bei Amphioxus hat ja der Kiemendarm neben der respiratorischen Bedeutung noch eine Wichtigkeit für die Ernährung, wie aus folgender Beschreibung von van Wijhe (1906) hervorgeht: „Im Meerwasser schwebende Teilchen werden mit dem Atemwasser aufgenommen, zu einem Strange verklebt, bei welchem das Sekret der Hypobranchialrinne (Endostyl, Schilddrüse) eine wichtige Rolle spielt, und gelangen so weiter in den Speisedarm, während das Wasser durch die Kiemenspalten abfließt."

Die Kiemenspalten konnten nicht an beliebigen Stellen durchbrechen, da die Somite den Darm schon umgaben; sie konnten also nur zwischen den Somiten durchbrechen, und zwar zwischen den unteren Teilen derselben. Daraus folgt, daß die Kiemenspalten ursprünglich metamere Organe gewesen sind, wie ich das schon vorhin ausgeführt habe (p. 674 und 675). Die Spalten liegen intersegmental.

Auf Grund dieser Theorie muß man erwarten, daß die Kiemenspalten bei Amphioxus metamer angelegt werden; das ist in der Tat der Fall. Hatschek schreibt darüber folgendes (B. Hatschek, Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes, Verh. der Anat. Gesellsch., 1892, p. 145): „Die ersten während der larvalen Entwickelung entstandenen Kiemenspalten sind metamer angeordnet. Diese Metamerie ist nur in den ursprünglichen Lagebeziehungen zu den Myomeren begründet; bestimmte Beziehungen zu den metameren Nerven sind durch die Plexusbildung aufgehoben. Nach der Metamorphose findet eine successive Neubildung von Kiemenspalten am hinteren

1) Ich spreche hier von dem Mund der ursprünglichen Wirbeltiere, welcher ein unpaares medianes Gebilde ist (vergl. p. 675). Von dem Mund des Amphioxus wird später die Rede sein (p. 681).

Rande des Kiemenkorbes statt, und es wird so im Laufe des Wachstums noch eine große Zahl von Kiemenspalten gebildet, ohne daß hierzu wesentlich neue Metamerenbezirke herangezogen werden. Die alten Kiemenspalten werden dabei von den neuen nach vorn zusammengedrängt."

Da bei Amphioxus die ersten Kiemenspalten metamer angeordnet sind [1]) und jedem Myomer ein Nervenpaar zukommt (s. Textfig. 1), so sehe ich darin eine Bestätigung der Auffassung, welche ich oben bei der Besprechung der Cranioten vertreten habe, daß jedem Kiemenbogen ein Somit und ein Ganglion entspricht.

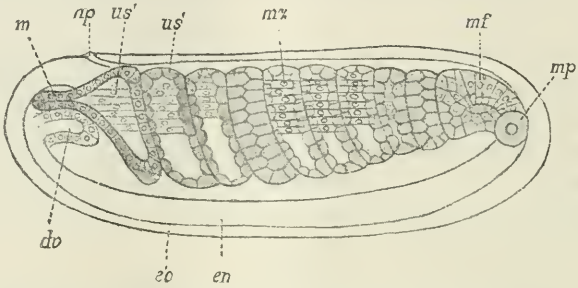


Fig. 10. Embryo von Amphioxus mit 9 Ursegmenten. (Nach Hatschek aus Korschelt und Heider.) *dv* vorderes Entodermdivertikel (linkes Entodermsäckchen Hatscheks), *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *m* vorderer Fortsatz des sog. 1. Ursegments (*us'*), *mf* ungegliederter Teil des Mesoderms, *mp* Hatscheks Mesoderm-Polzellen, *mz* Muskelbildungszellen, *np* vorderer Neuroporus.

Es bleibt nun nur noch die Frage; welches Segment des Amphioxus entspricht dem Kieferbogen der anderen Wirbeltiere? Ich teile die Ansicht von van Wijhe (1894, 1901 und 1906), daß das sogenannte erste Segment des Amphioxus, welches den eigenartigen Fortsatz nach vorn besitzt, dem Mandibularsegment der anderen Wirbeltiere entspricht. Man sieht den Fortsatz an den Textfig. 1 und 10. Auch bei dem von Goldschmidt beschriebenen Amphio-

1) An Fig. 11, welche der Arbeit von Willey entnommen ist kann man ebenfalls erkennen, daß die Anlagen der Kiemenspalten den Somiten entsprechen, obgleich die Verhältnisse durch die ungleichzeitige Anlage der beiden Kiemenspaltenreihen kompliziert sind. Die 6 Kiemenspaltenanlagen der rechten Seite liegen offenbar zwischen 6 Somiten, die 14 Kiemenspalten der linken Seite zwischen 14 Somiten. — Auch Goldschmidt (1905) spricht von der segmentalen Lage der Kiemenspalten bei den Amphioxidesarten.

xides ist dieser Fortsatz sehr deutlich zu sehen (l. c. Taf. VII, Fig. 33 *Rht*). Nach HATSCHEK (1892) bildet er bei der Amphioxuslarve Muskeln, welche später rudimentär werden. Es ist evident, daß dieser Fortsatz an den nach vorn gehenden Teil des Mandibularsegments der Cranioten erinnert (vergl. Textfig. 10 mit Tafelfig. 3).

Da ich in der Homologisierung des Mandibularsomites mit VAN WIJHE übereinstimme, teile ich auch seine Meinung, daß das sogenannte „rechte Entodermsäckchen" HATSCHEKS, welches VAN WIJHE „Schnauzenbläschen" nennt, dem Prämandibularsegment der anderen Vertebraten homolog ist. Es entsteht nach HATSCHEK und nach VAN WIJHE aus dem Entoderm und gehört offenbar zu der Reihe der Ursegmente. Es bildet ein unpaares dünnwandiges Säckchen, welches den unteren Teil des präoralen Kopfabschnittes ausfüllt. Nicht allein VAN WIJHE, sondern auch KOLTZOFF (1902) und GOLDSCHMIDT (1906) homologisieren das Schnauzenbläschen (das rechte Entodermsäckchen) des Amphioxus mit der Prämandibularhöhle der Cranioten. Die mediane Verbindung der beiden Prämandibularhöhlen der Cranioten kann also in dem Sinne erklärt werden, daß die beiden Höhlen ursprünglich ein einziges unpaares Gebilde, ein präorales Cölom darstellten.

So komme ich schließlich noch auf die Frage, ob der Mund des Amphioxus dem Munde der anderen Wirbeltiere entspricht, wie dies HATSCHEK, WILLEY und FÜRBRINGER meinen. Es ist dies nicht so selbstverständlich, wie man auf den ersten Blick glauben könnte. VAN WIJHE vertritt mit beachtenswerten Gründen die Ansicht, daß der Mund des Amphioxus dem linken Spritzloch der übrigen Wirbeltiere entspricht[1]). Da das Spritzloch dem Mittelohr der luftatmenden Wirbeltiere homolog ist, spricht VAN WIJHE seine Meinung in sehr drastischer Form mit folgenden Worten aus: „Amphioxus kann nicht hören; er frißt mit dem linken Ohre und hat infolgedessen den Mund verloren."

Diese Ansicht von VAN WIJHE gründet sich auf die Tatsache, daß der Mund bei Amphioxus auf der linken Seite der Larve entsteht und von Nerven der linken Seite versorgt wird (während der Mund der Cranioten ein medianes Gebilde ist, vergl. p. 675); ferner auf die Beobachtung, daß der Mund hinter dem Mandi-

1) VAN WIJHE hat diese Ansicht schon im Jahre 1901 ausgesprochen (Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus, Petrus Camper, Deel I) und im Jahre 1906 ausführlicher dargelegt (Die Homologisierung des Mundes des Amphioxus und die primitive Leibesgliederung der Wirbeltiere, Petrus Camper, Deel IV, 1906).

bularsomit (also hinter dem sog. 1. Somit) gelegen ist. Wenn letzteres richtig ist — was ich nicht aus eigener Anschauung entscheiden kann — so muß man die Richtigkeit der Ansicht von van Wijhe anerkennen, daß der Mund des Amphioxus dem Munde der anderen Wirbeltiere nicht homolog ist. Die eigenartige Natur des Mundes des Amphioxus ist dann aus der Asymmetrie der Larve zu erklären. Diese Asymmetrie hängt mit der Bewegungsform der schwimmenden Larve zusammen, welche (wie Hatschek beobachtete) sich beim Vorwärtsschwimmen um ihre Achse dreht in der Richtung von rechts nach links, so daß also die linke Seite die vorangehende und infolgedessen die bevorzugte ist. Ferner wird angegeben, daß die asymmetrische Larve, wenn sie zu Boden sinkt, auf einer Seite liegt, nämlich auf der rechten, so daß der links liegende Mund nach oben gerichtet ist. Erst später, wenn die Larve ihre Lebensweise ändert, indem sie sich in den Sand eingräbt, wird der Bau mehr symmetrisch.

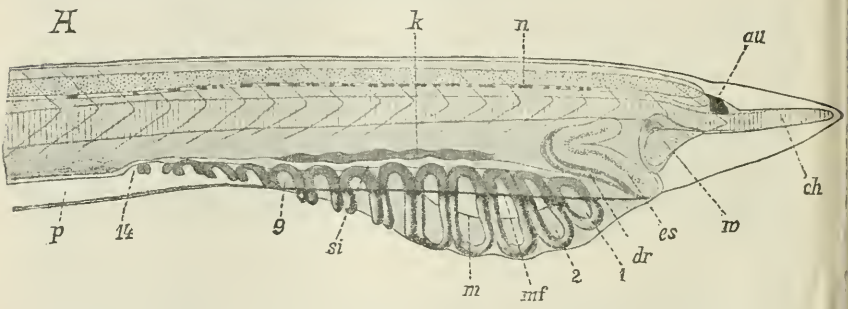


Fig. 11. Amphioxuslarve mit 14 Kiemenspalten der linken Seite. (Nach Willey aus Korschelt und Heider.) *au* Augenfleck, *es* Endostyl, *dr* kolbenförmige Drüse, *ch* Chorda, *m* unterer Rand des links liegenden Mundes, *mf* Rand der rechten Metapleuralfalte, *n* Medullarrohr, *w* Wimperorgan (Räderorgan).

Als das Antimer des Amphioxusmundes betrachtet van Wijhe die sog. kolbenförmige Drüse (Fig. 11 *dr*), welche an der rechten Körperseite entsteht (van Wijhe 1906, p. 11). Diese Auffassung ist für unsere Betrachtung von untergeordneter Bedeutung.

Wohl aber muß noch erwähnt werden, daß van Wijhe das Wimperorgan oder Räderorgan des Amphioxus (Fig. 11 *w*) als das Homologon des Mundes der Cranioten ansieht. Dieses Organ entsteht nach Hatschek aus dem Entoderm (als sog. linkes Entodermsäckchen); Legros leitete es aus dem Ektoderm ab, van Wijhe überzeugte sich an den Präparaten von Mac Bride und von Legros, daß es in der Tat durch eine kleine Aus-

stülpung des Entoderms angelegt wird (van Wijhe 1906, p. 13). Bei der Ausbildung des definitiven Mundes des Amphioxus (welcher ein größeres Gebiet umfaßt als der Mund der jungen Larve) kommt das Wimperorgan bekanntlich in die Mundhöhle zu liegen.

Die Eigenartigkeit des Amphioxus ist für meine Auffassung von untergeordneter Bedeutung. Amphioxus kommt nur insofern in Betracht, als wir an ihm ursprüngliche Eigenschaften der Wirbeltiere erkennen können. Die Befunde bei Amphioxus sind hier um so wichtiger, je mehr sie mit den Befunden bei Cranioten übereinstimmen. Ich ziehe daher aus der Entwickelung des Amphioxus vor allem folgende Schlüsse:

Die Ursegmente sind phylogenetisch älter als die Kiemenspalten. Jede Kiemenspalte entsteht ursprünglich zwischen 2 Ursegmenten, jeder Kiemenbogen entspricht also einem Somit. Das sog. 1. Somit des Amphioxus entspricht dem Mandibularsomit der Cranioten. Das präorale Schnauzenbläschen des Amphioxus ist dem Prämandibularsomit der Cranioten homolog. Die phylogenetisch alten Ganglien des Kopfes der Cranioten (Ciliarganglion, Trigeminusganglion, Facialis-Acusticusganglion, Glossopharyngeusganglion und 3 Vagusganglien) entsprechen segmentalen Nerven des Amphioxus.

Der vordere Teil des Kopfes der Cranioten entspricht in Bezug auf die ursprüngliche Gliederung dem vordersten Teil des Amphioxus. Die weitgehenden Unterschiede, welche zwischen dem Kopf des Amphioxus und demjenigen der Cranioten bestehen, erklären sich einerseits aus der cänogenetischen Asymetrie der Amphioxus-Larve, andererseits aus dem großen Wachstum des Gehirns und der Entwickelung der großen Sinnesorgane (Nase, Auge, Ohr) bei den Cranioten.

Tafelerklärung.

Tafel XXIII.

Figurenbezeichnungen:

ch Chorda
fac Facialis-Acusticus-Ganglion
gl Glossopharyngeus-Ganglion
gll Ganglienleiste
G.c Ganglion ciliare
hy Hyoidbogen und Hyoidsomit
m Muskelplatten der Myotome
mc Microcoele (kleine Höhle im Mesenchym); s. S. 661
md Mandibularbogen und Mandibularsomit
pc Pericardialhöhle
vag Ganglien des Vagus
v, *w*, *x*, *y*, *z* die Bezeichnungen der Somite nach Fürbringer und Braus
1—12 Zahlen der Somite nach meiner Auffassung.

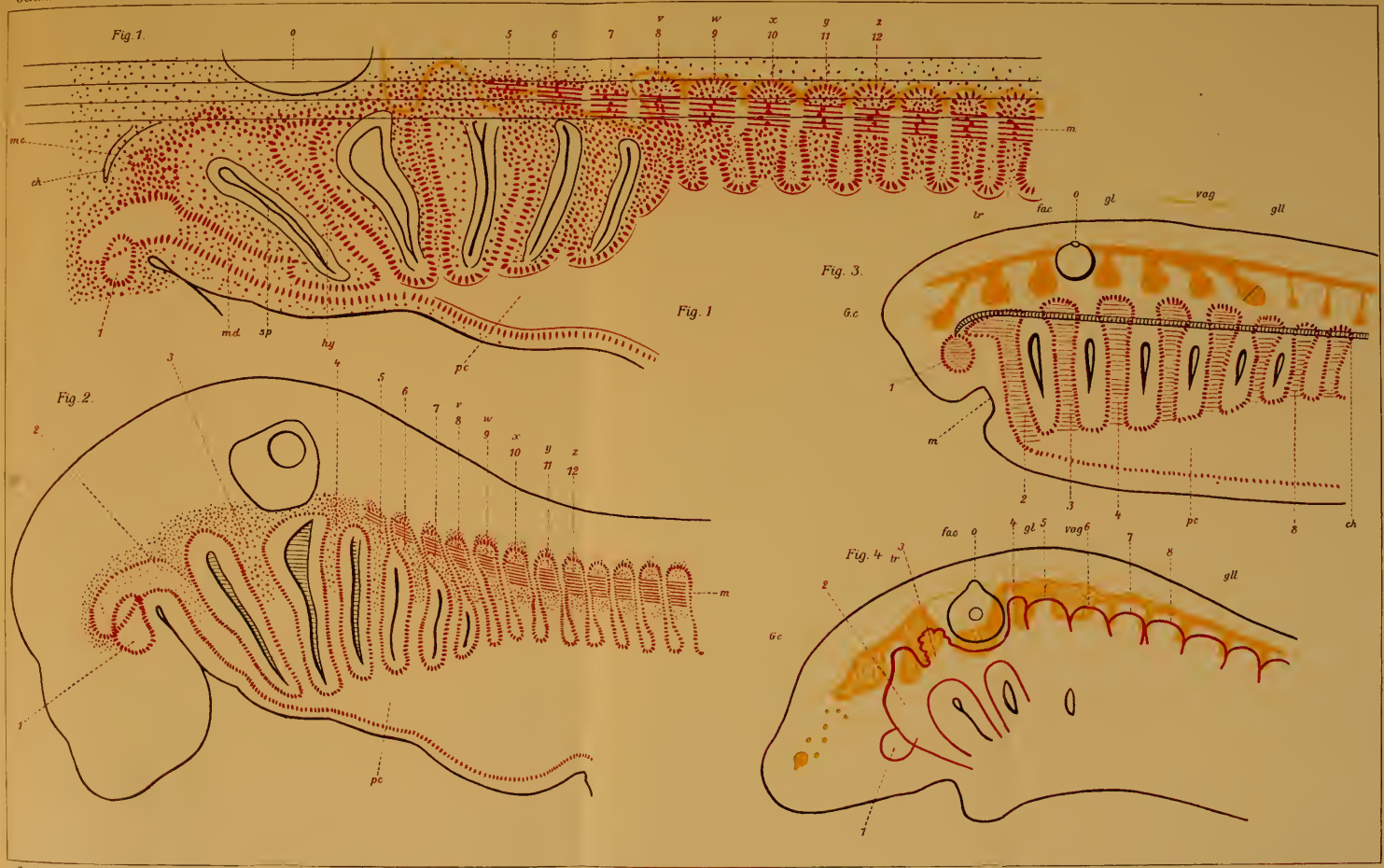
Die rote Farbe bedeutet in allen Figuren mesodermale und mesenchymatische Zellen; die gelbe Farbe bezeichnet die Ganglienleiste und die Ganglien.

Fig. 1. Zeichnerische Rekonstruktion der Mesodermsegmente bei einem Embryo von Torpedo ocellata, Stadium J—K, ausgeführt von P. Brohmer, vervollständigt von H. E. Ziegler. Es lag eine Serie von Frontalschnitten zu Grunde, deren Richtung durch die langen schwarzen Linien bezeichnet ist. Die gelbe Linie bedeutet die ventrale Grenzlinie der Ganglien.

Fig. 2. Schematisiertes Bild der Mesodermsegmente (Somite) desselben Embryos.

Fig. 3. Vereinfachtes Schema des Wirbeltierkopfes (S. 676). Man sieht die Kiemenspalten, die Kopfsegmente und die Kopfganglien.

Fig. 4. Kopie einer Figur von Koltzoff, welche sich auf Petromyzon Planeri bezieht (Koltzoff 1902, Taf. VI, Fig. VIII und IX). Die rote Linie und die roten Zahlen bezeichnen die Kopfsegmente.



Ziegler gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: NF_36

Autor(en)/Author(s): Ziegler Heinrich Ernst

Artikel/Article: Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. 653-684