

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 16—23.

17. Nervenfasern und Ganglienzellen. Histogenetische Untersuchungen.

Die zahlreichen Untersuchungen, welche in dem letzten Jahrzehnt das peripherische Nervensystem der Selachier zum Gegenstand hatten, wurden fast alle angestellt, um morphologische oder phylogenetische Probleme der Lösung näher zu führen. Nur wenige Forscher bedienten sich des neuen und vorzüglichen Materials, um die vielleicht noch wichtigeren histogenetischen Probleme zu behandeln, welche nicht nur den Ursprung und die Beziehungen der einzelnen Nerven und Ganglien zu den übrigen Organen des Körpers, sondern auch den Ursprung und die Beziehungen aller Theile und Gewebe des Nervensystems zu einander betreffen und fundamentale Aufgaben einschließen, deren Lösung von der größten Bedeutung für Anatomie, Physiologie und wohl auch Pathologie sind.

Von Hause aus waren es gleichfalls phylogenetische Probleme, welche mich beschäftigten, deren immer schwieriger werdende Lösungen mich indess schließlich zu intensiver Berücksichtigung der histogenetischen Fragen drängten, und wenn, wie ich zu hoffen wage, das Nachfolgende unsere Kenntnis und Erkenntnis vom Bau und der Entstehung, ja auch von der Function des gesammten Nervensystems fördert, so möge es Zeugnis dafür ablegen, wie wichtig auch für die sog. descriptive Anatomie und für die Physiologie die phylogenetischen Untersuchungen sich gestalten können, wenn sie

hinreichend in die Tiefe gehen und die Lösung der gestellten Probleme nur dann für gesichert halten, sobald die einzelnen Organe nicht als an sich bestehende, sondern als dem ganzen Organismus unlösbar verbundene, von ihm bedingte, mit allen übrigen Organen in Wechselwirkung stehende Dinge behandelt werden.

Da aber kein Organsystem in dieser Beziehung über dem Nervensystem steht, so ward ich, je tiefer meine phylogenetischen Studien gingen, um so unwiderstehlicher dazu gedrängt, den histogenetischen Verhältnissen des Nervensystems meine ganze Aufmerksamkeit zu schenken.

Wer die 14., 15. u. 16. Studie gelesen hat, wird erkennen, wie allmählich der Weg der phylogenetischen Forschung mich zur histogenetischen Fragestellung führte, so dass die vorliegende Studie mit Nothwendigkeit aus den früheren hervorging. Indess hat sie auch unabhängige Bedeutung, da sie sich mit Problemen befasst und der Lösung näher zu führen sucht, die auch mit Beiseitesetzung phylogenetischer Gesichtspunkte von fundamentaler Bedeutung bleiben, ja zu den wichtigsten Aufgaben der Biologie gehören.

Den Ausgangspunkt der nachfolgenden Untersuchungen über die Histogenese der peripherischen Nerven nehme ich von denjenigen Nerven, welche als *Rami dorsales* der Kopfnerven von der Vergl. Anatomie beschrieben worden sind, und die Innervirung der sog. Schleimcanäle besorgen, deren Ausbildung bei den Selachiern eine ganz besondere Höhe erreicht hat.

1. Histogenetische Entwicklung der *Nn. buccalis, ophthalmicus superficialis p. major* und des *Ramus dorsalis* des *Glossopharyngeus*.

Wenn die Ganglienleiste des Kopfes sich so weit entwickelt hat, dass die einzelnen Gruppen der Ganglien deutlich hervortreten, wenn also sowohl das *G. mesocephalicum* (*ciliare* Aut.), das *G. Gasseri*, die einzelnen Componenten der *Facialisplatte* und auch die der *Glossopharyngeus-Vagusplatte* in ihren ersten Umrissen abgegrenzt sind, so beginnt an ihnen allen ein Vorgang, der, anfänglich übersehen, in den letzten Jahren aber eben so oft behauptet wie bestritten, in seiner weittragenden Bedeutung noch von keinem Embryologen oder Morphologen erschöpfend dargestellt worden ist: die Antheilnahme des Ectoderms außerhalb des Medullarrohres und der Ganglienleiste an der Bildung der sensiblen peripherischen Kopfnerven.

In den frühen Stadien bis BALFOUR'S *I* bleibt das Ectoderm ziemlich gleichmäßig einzellig. Es machen sich aber Unterschiede in den verschiedenen Regionen des Körpers schon frühzeitig geltend, und die Einzelligkeit des Stirnectoderms ist eine andere als die des Rumpfectoderms: jenes ist aus würfelförmig und ziemlich dicht an einander gereihten Zellen zusammengesetzt, dieses aus platten Zellen gebildet, die in beträchtlich großen Zwischenräumen ihre Kerne zeigen. Anders ist wiederum in der Kiemengegend das Ectoderm gestaltet, denn hier beginnt das anfänglich auch würfelförmige Zellmaterial sich zu säulenförmigen Zellen umzugestalten, und was noch wichtiger ist, diese Zellen gehen zuerst dazu über, mehrschichtig zu werden. Gerade dieser Process an dieser Stelle ist aber von großer Bedeutung, und so lohnt es der Mühe, sein Zustandekommen und seinen Verlauf etwas eingehender zu schildern als es bisher gesehehen ist.

Der Anstoß zu den Veränderungen in der äußeren Gestalt der Ectodermzellen in der Kiemenregion ist wohl in der stärker auftretenden Vermehrung derselben zu suchen. Die zahlreicher werdenden Zellen platten sich an einander ab und dehnen sich in der Richtung auf die Körperachse hin aus. Aber da diese Vermehrung keine einfache Längstheilung ist, so stellen sich auch die daraus hervorgehenden neuen Zellen nicht einfach parallel den bereits bestehenden, sondern man sieht sie, unregelmäßig gelagert, bald nach außen, bald nach innen vorspringen. Zwischen die cylindrisch abgeplatteten drängen sich ganz kugelige Zellen, andere erscheinen konisch, wieder andere flaschenförmig ausgezogen, kurz die ganze Partie des in Rede stehenden Kiemenectoderms ist sehr unregelmäßig und fällt unter dem Mikroskop gleich durch seine dunklere Farbe auf.

Diese Unregelmäßigkeit führt nun über zur Mehrschichtigkeit. Aber auch dabei unterscheidet sich das Kiemenectoderm von den übrigen Ectodermportionen. Wenn letztere aus der Einschiechtigkeit zur Zweischichtigkeit übergehen wollen, so sieht man — ich mache besonders auf die Partie hinter der letzten Kiemenspalte aufmerksam — wie allmählich die Zellen des einschichtigen Ectoderms sich über einander schieben in der Weise, dass von drei Zellen eine mehr vorspringt und von den zurückbleibenden ganz herausgeschoben wird. Natürlich handelt es sich auch dabei zunächst um eine Vermehrung der ursprünglichen Zahl der Zellen, zumal ja auch der Gesamtumfang des Körpers wächst, mithin die Zahl der Zellen des Ectoderms zunehmen muss, soll dasselbe dem größeren Körperumfang

entsprechen. Aber doch ist dieser Vermehrungsprocess weniger intensiv als bei dem Kiemenectoderm, welches letztere eben auch nicht nur zwei- sondern mehrschichtig wird.

Es giebt indessen auch im Bereiche des Kiemenectoderms wieder Unterschiede, welche nicht zufällig sind. An bestimmten Localitäten bleibt das Ectoderm, wenn auch ausgeprägt cylindrisch, so doch ein-, höchstens unregelmäßig zweischichtig. An anderen dagegen wird es eben so ausgeprägt mehrschichtig. An diesen Localitäten springt der Contour des Ectoderms nach außen vor, und diese Vorsprünge sind hervorgebracht durch die dem Ectoderm angelagerten Ganglienplatten oder bereits local gesonderten einzelnen Ganglien des Kopfes. Man findet diese mehrschichtigen Partien des Kiemenectoderms an den einzelnen Ganglien der Trigemini- und Facialisgruppe und in fast zusammenhängender Ausdehnung neben den noch nicht ganz differenzirten Ganglien der Vagusgruppe.

Außer der Mehrschichtigkeit werden diese Stellen des Ectoderms noch durch eine andere Eigenschaft charakterisirt. Während die einschichtigen oder zweischichtigen Abschnitte des Kiemenectoderms zumeist nach innen durch eine glatte Linie begrenzt werden, über welche keine der Zellen vorspringt, ist Letzteres vielmehr die Regel bei den mehrschichtigen Partien. Blickt man genauer hin, so gewahrt man, dass die an diesen Localitäten vor sich gehende stärkere Vermehrung der Zellen zur Folge hat, dass einzelne Zellen nach innen aus dem Verbande des Ectoderms sich loslösen und sich den anliegenden Kopfganglien beigesellen. Dieses Verhältnis giebt auch die richtige Auffassung über die Mehrschichtigkeit: es handelt sich dabei nicht um gleichmäßig über einander geschichtete Lagen, sondern um unregelmäßig durch einander geschobene Zellen, welche durch Karyokinese, vielleicht auch durch einfache Abschnürung sich vermehren und dabei statt neben einander, sich über- resp. unter einander lagern. Ob dieser Process auch an anderen Stellen des Ectoderms sich vollzieht, und welches seine Resultate sind, soll uns hier zunächst nicht weiter beschäftigen.

Die aus dem Verbande des Ectoderms frei werdenden Zellen gesellen sich den verschiedenen Kopfganglien bei, d. h. sie lagern sich an ihre Außenseite an. Einen Unterschied zwischen den ursprünglichen Zellen der Ganglien und diesen neu hinzutretenden Elementen festzustellen, ist mir bisher nicht gelungen — sie sind alle ziemlich gleichgeartet, was schließlich auch nicht wunderbar ist, da ja auch die Ganglienleitzellen, ehe sie sich

zu wirklichen Ganglienzellen differenzieren, nichts als Abkömmlinge des Ectoderms sind.

Dieses Auswandern von Ectodermzellen in die Ganglien- resp. Nervenanlage dauert ununterbrochen fort bis zur völligen Herstellung des ganzen Schleimcanal-Nervensystems.

Es wird nun meine Aufgabe sein, den Verlauf dieses Processes an zwei Kopfnerven im Einzelnen darzustellen. Ich wähle dazu Elemente der Facialis-Acusticusplatte, im Speciellen die Nervi buccalis, ophthalmicus und hyoideus mit den zugehörigen Ganglien. Dabei lasse ich an dieser Stelle jede rein morphologische Betrachtung weg, und beschränke mich auf die histogenetischen Vorgänge, welche die Bildung der Ganglien und der Nerven betreffen. Die phylogenetische Bedeutung dieser Vorgänge wird in einer anderen »Studie« klar gestellt werden.

Die Facialisplatte legt sich bei Selachiern, wie bekannt, an die eingestülpte Ohrblase von vorn und unten an. Sobald das geschehen, beginnt die Ohrblase in außerordentlich reichlichem Maße eben so wie das Ectoderm Zellen an die Facialisplatte abzugeben; die Zellwucherung der Ohrblase geht in die Formation des Acusticus ein. Dieser Process soll uns hier aber nicht weiter beschäftigen. Vor der Ohrblase liegt derjenige Theil der Facialisplatte, der sich als das Ganglion des Ophthalmicus superficialis zu erkennen giebt, welcher im erwachsenen Thiere die gesammten Schleimcanäle des Vorderkopfes bis zur Nase hinab innervirt. Auch mit diesem mächtigen Nervencomplex will ich mich zunächst nicht beschäftigen. Unterhalb dieses Ganglions, schräg nach vorn und unten gerichtet, liegt aber eine andere Partie der Facialisplatte: sie bildet die Ganglienzellen des Buccalis, und ihre Schicksale sollen Gegenstand meiner weiteren Darstellung werden.

Sowohl dem Ganglion des Ophthalmicus, als auch dem des Buccalis liegt eine jener mehrschichtigen Stellen des Kiemenectoderms an, und beiden Ganglien werden sofort bei dem Beginne des Contactes Ectodermzellen beigemischt. Dieser Process dauert auch fort, wenn die Phänomene eintreten, die ich jetzt beschreiben und von Horizontalschnitten eines *Pristiurus*-Embryo (Taf. 16 Fig. 10—22) und *Mustelus*-Embryo (Taf. 16 Fig. 1—9) ablesen will.

Dicht hinter und unter dem Ganglion des Buccalis befindet sich der dorsalste Abschnitt der vordersten Kiemenspalte, des Spritzloches (Taf. 16 Fig. 11—13 *Ksp*). Er schiebt sich zwischen dieses Ganglion und das Ganglion geniculi (Taf. 16 Fig. 10 *Gg*), aus welchem der

N. palatinus nach vorn und innen, der N. hyoideus nach unten und hinten abgehen, ein, so dass die beiden Abschnitte der Facialisplatte auf der Spritzlochspalte zu reiten scheinen. Dem entsprechend ist das Ectoderm an dieser Stelle und um die Zeit, von der ich spreche, einschichtig und plattenförmig, bildet also eine ziemlich dünne Membran. Hingegen ist es, so weit es dem G. buccalis und G. ophthalmici superficialis außen anliegt, in der oben bezeichneten Weise mehrschichtig, d. h. nach innen proliferierend.

Das Ganglion des Buccalis steht somit eigentlich in genetischem Zusammenhange mit dem Ectoderm; prüft man die Horizontalschnitte in ihrer Aufeinanderfolge ventralwärts, so sieht man das Ganglion gleichsam als einen integrierenden Abschnitt des Ectoderms erscheinen. Seine Zellen sind fast alle quer durchschnitten, zeigen nichts als Kern und Plasma: zwischen ihnen ist keine Spur von Mesodermzellen zu sehen, eben so wenig liegen freilich Mesodermzellen der äußeren Peripherie des ganzen Ganglions an; dies ist aber offenbar nur die Folge der Conservirung, welche bewirkt hat, dass die Mesodermzellen sich rund herum von diesem und allen Ganglien, eben so auch vom Medullarrohr und vielen Stellen des Ectoderms zurückgezogen haben, so dass freie Räume um all diese ectodermatischen Gebilde sich finden. Die Mesodermzellen selbst bilden feine Ausläufer, die in netzförmiger Verbindung zu einander stehen.

Wenn man die Schnitte der Reihe nach mustert, so sieht man, dass der Umfang des Ganglions allmählich abnimmt, natürlich auch die Zahl seiner Zellen. Aber die Anlagerung an das Ectoderm bleibt bestehen, eben so auch der künstliche Hohlraum um dasselbe. Ein paar Schnitte unterhalb des größten Durchmessers erscheint das Ganglion nur noch als eine halbkuglige Prominenz des Ectoderms: auf dem Durchschnitt zählt man ca. 20 durchschnitene Kerne. Stellt man auf den 15μ starken Schnitt aber tiefer ein, so sieht man eine beträchtlichere Verschmälerung des Umfangs und natürlich auch eine Abnahme der Kerne eintreten, die auf dem nächsten Schnitte schon auf 5 reducirt sind.

Die Richtung der Längsachse dieser Kerne war schon in dem Schnitte, welcher noch 20 Kerne enthielt, nicht dieselbe. Einige der dem Ectoderm zunächst liegenden Kerne stehen schräg, so dass von ihnen ausgehende Fasern nach vorn und unten, nicht gerade nach unten verlaufen.

Auf solche Fasern trifft nun jeder weitere Schnitt, und daraus folgt, dass bereits einige der Zellen des Ganglions die Einleitung

zur Bildung der Faserbahn des Buccalis getroffen haben. Aber auch von ventraler gelegenen, und auf den Horizontalschnitten quer getroffenen Zellen gehen schon Fasern nach abwärts, was bewirkt, dass die Kerne auf den weiter ventralwärts gelegenen Schnitten weniger nah an einander gelegen sind, da die Faserbildung den Raum zwischen ihnen beansprucht.

Von einer Anlagerung oder gar Einlagerung von Mesodermzellen in diesen fasrigen Theil des Nerven ist aber eben so wenig die Rede, wie beidem Ganglion. Die Kerne, welche dieser Theil des Nerven aufweist, sind entweder durch Prolification von Zellen des Ganglions oder durch Prolification der Ectodermzellen, denen das Ganglion angelagert ist, entstanden, oder bereits aus beiden Provenienzen gemischt.

Diese Kerne liegen nun auf den weiter folgenden wenigen Schnitten nicht mehr alle in solcher Richtung, dass die Schnitte sie quer durchschneiden, sondern einige liegen schräg, andere parallel zur Schnittrichtung. Besonders bemerkenswerth ist, dass die letzteren an dem Innenrande des Nerven liegen und eine scharf bestimmte Grenze gegen den Hohlraum zwischen Nerv und Mesoderm bilden, mit dem sie auch nicht den geringsten Zusammenhang zeigen, während die innere Begrenzungslinie klar bestimmt und ohne irgend welche Unterbrechung in die eben so scharfe Grenzlinie des Ectoderms übergeht.

Letzteres zeigt jetzt die folgende Structur. Die Zellen, durch welche es gebildet wird, sind da, wo sie dem Nerven anliegen, meist cylindrisch, und concentrisch um einen Mittelpunkt gelagert, der außerhalb der Körperoberfläche liegt (Taf. 16 Fig. 1—5 *C. infr.*). Diese Oberfläche ist scharf begrenzt, während das nicht der Fall ist an den Stellen, wo das Ectoderm nichts mit dem Nerven zu thun hat, wo vielmehr jede einzelne Zelle ein Weniges gewölbt, ihren eigenen bestimmten Bezirk zeigt. Auch scheinen die cylindrischen Zellen dunkler gefärbte Kerne zu besitzen, was vielleicht nur daher kommt, dass sie näher an und über einander liegen. Das Plasma der cylindrischen Zellen ist an beiden Polen mehr zusammengedrängt und erscheint hellglänzend, wie dasjenige, welches die Kerne im Nerven umgibt. Nach innen finden sich den cylindrischen Zellen einige Kerne an- und zwischengelagert, welche nur Theilungsproducte eben dieser cylindrischen Zellen selber sein können: zwischen ihnen und den Kernen der Nerven ist kein Unterschied wahrzunehmen, wie

denn auch das hellglänzende, etwas faserige Plasma des Nerven direct und ununterbrochen in das Plasma der cylindrischen Zellen übergeht, ohne dass irgend eine Grenze zwischen beiden Gebilden zu erkennen ist (Taf. 16 Fig. 6, 7, 16—21).

Auf den nächsten Schnitten ist nun kein differenzirter Nerv mehr vorhanden, dass aber das Ectoderm innen eine Anzahl von runden Kernen mit hellglänzendem Protoplasma, außen zahlreiche Mitosen, dazwischen Cylinderzellen von unbestimmterer Begrenzung aufweist (Taf. 16 Fig. 8, 9, 22). Die innere Begrenzungslinie des Ectoderms bleibt immer noch eine sehr scharfe, nach innen etwas vorspringende. So geht es wiederum mehrere Schnitte weit, dann fängt das cylindrische Epithel an, in die gewöhnliche Form überzugehen und schließlich kommen wir zu ganz normalen und keine Differenzirung irgend welcher Art mehr aufweisenden Ectodermverhältnissen zurück.

Was ich vorstehend geschildert habe, ist die Differenzirung eines Schleimeanals, beziehentlich Sinnesorgans mit seinem Nerven, und zwar des infraorbitalen Schleimeanals mit dem zugehörigen Nervus buccalis.

Sehen wir nun zu, wie diese Differenzirung weiter geht. Ich nehme dazu wiederum Horizontalschnitte eines *Pristiurus*-Embryo aus den Stadien *L M* BALFOUR'S.

Die Facialisplatte hat sich beträchtlich weit vom Ectoderm nach innen zurückgezogen. Ihre Wurzelfasern haben sich gebildet und gehen zahlreich in das Medullarrohr hinein. Die Scheidung der einzelnen Componenten der Platte ist sehr viel mehr accentuirt: das Ganglion des Ophthalmicus superficialis ist bestimmt und weit nach vorn und oben gerichtet, das des Buccalis nach unten. Das Einwandern von Ectodermzellen in beide Ganglien oder in den sie verbindenden mittleren Theil hat aufgehört. Der durch die Conservirung verursachte Hohlraum, der sie umgiebt, ist nach wie vor sehr deutlich, nur wird er gelegentlich von Ausläufern der Mesodermzellen durchzogen. Das Mesoderm um den Hohlraum herum ist sehr viel dichter geworden, wie überall im Körper dieses Embryos.

Die Zahl der Zellen in beiden Ganglien hat sich außerordentlich vermehrt, alle sind ziemlich gleich geartet, karyokinetische Figuren sind vorhanden, aber nicht in nennenswerther Zahl. Auf dem größten Querschnitt enthält das Ganglion des Buccalis jetzt wenigstens 80—90 Zellen, wonach die Zahl der gesammten Zellen dieses Ganglions wohl mehr als 1000 beträgt.

Auf diesem größten Querschnitt des Ganglions bemerkt man an den Rindenzellen, welche dem Ectoderm gegenüberliegen, also an der Außenseite des Ganglions, ein etwas abweichendes Verhalten der Kerne gegenüber dem der größeren Masse. Die Kerne sind auf dem Querschnitte um wenig kleiner als die anderen und stehen etwas weiter von einander ab. Zwischen ihnen sieht man nicht nur wieder jene hellglänzende Plasmazwischenschicht, sondern sehr deutlich feine silberglänzende Körnchen, welche letztere aber, beim Heben und Senken des Tubus, sich als feinste Fäserchen zu erkennen geben. Offenbar sind dies die späteren Fibrillen der Achsencylinder.

Da das Ganglion und der ganze Nervus buccalis schräg nach unten und hinten gerichtet sind, so treffen die Horizontalschnitte auch schräg auf den Verlauf dieser Fasern und man sieht sie z. Th. recht wirt durch einander nach abwärts laufen.

Auf den weiter ventralwärts liegenden Schnitten verringert das Ganglion seinen Durchmesser und natürlich auch die Zahl seiner Zellen, dagegen dehnt sich die vom Schnitt getroffene Faserschicht relativ immer mehr aus, bis sie mehr als die Hälfte des Umfangs einnimmt, und die letzten Ganglienzellen nur noch am inneren Rande des Nerven zu finden sind.

Das Ectoderm liegt, wie schon oben erwähnt, nicht mehr dem Ganglion an. Außer dem breiten künstlichen Hohlraum wird es auch noch durch eine ansehnliche Brücke von Mesodermgewebe vom Ganglion geschieden. Wie ich vermute, ist das Zwischenschieben dieser Brücke activ wie passiv an dieser Trennung beider, vorher innig verbundenen Gebilde betheiligt, und es ist wichtig, hierauf zu verweisen, da das Abrücken des Ganglions vom Ectoderm, oder des Ectoderms vom Ganglion immer weiter greift und einen sehr hohen Antheil an der Ausbildung und Ausgestaltung der ganzen Nervenbildung nimmt, wie wir gleich des Näheren sehen werden.

Die Differenzirung des Ectoderms selbst ist dabei die folgende. Das Gebiet der cylindrisch gestellten Zellen der Schleimeanalanlage schränkt sich gegenüber dem Ganglion genau auf die demselben anliegende Stelle ein: sie behält ihren bisherigen Charakter bei; die Zellen proliferiren durch Mitosenbildung, die an der äußeren Peripherie vor sich geht, auf der inneren aber vollzieht sich die Theilung besonders der im Mittelpunkt der Schleimeanalanlage belegenen Cylinderzellen, und durch Abschnürung ihrer inneren Partien entstehen neue Zellen, welche um sich jenes hellglänzende Plasma bilden, das überhaupt an diesen cylindrischen Zellen fast stets gefunden wird.

Außerhalb der Schleimcanalanlage hat sich das Ectoderm zur normalen Zweischichtigkeit entwickelt, die äußere Schicht zeigt flach biconvexe Kerne und breitere Plasmabezirke darum, die innere ist cylindrisch und darum dichter gestellt.

So erstrecken sich Ganglion und Schleimcanalanlage neben einander, aber ohne sich zu berühren, nach unten, bis eine neue Complication eintritt, die von wichtiger Natur ist.

Der Schleimcanal, welcher mit seinem inneren Contour weiter vorspringt als die benachbarten Ectodermportionen, erzeugt plötzlich eine noch größere Prominenz von hellglänzendem Plasma, und auf dem hierauf folgenden Schnitt erkennt man, dass diese Prominenz sich zu einer kleinen ovalen Platte (vgl. pag. 274) auszieht, in welcher dieselben Kerne gefunden werden, die bereits als Prolificationsproducte der Cylinderzellen der Schleimcanalanlage uns bekannt sind. Diese kleine ovale Platte ist mit ihrem Längsdurchmesser gegen den Buccalis gerichtet, erreicht ihn aber erst auf ein paar weiter ventralwärts gelegenen Schnitten, auf denen ihre Fortsetzung als schmaler faseriger Nerv erscheint, mit einigen wenigen Kernen, die denen, welche im Schleimcanal und auch im Buccalis selbst gefunden wurden, gleichartig sind.

Woher kommt diese Platte? Woher kommt dieser kleine Nerv?

Er ist zunächst eine Folge des eben erwähnten Abrückens des Ganglions und des Nervus buccalis vom Ectoderm, von der Schleimcanalanlage, bildet aber den ersten Anfang der vielen späteren Äste, mittels deren der Buccalis mit den Sinnespapillen des infraorbitalen Schleimcanals in stetiger Verbindung bleibt.

Sein Zustandekommen und damit das Zustandekommen all der zahllosen Nervenäste, groß und klein, welche die Tausende von Papillen und Ampullen des ganzen Schleimcanal- und Seitenliniensystems mit den Stämmen des Ophthalmicus superficialis, des Buccalis, des Maxillaris superior, der Rami dorsales des Glossopharyngeus, des Vagus und des Lateralis verbinden, begreift sich auf die folgende, allereinfachste Weise.

Wenn die Stämme dieser Nerven durch Anlagerung der bezüglichen Ganglien an das Ectoderm und durch Wucherung dieses letzteren anfangen, sich zu bilden, so bleiben einige der wuchernden Zellen der Schleimcanalanlage doch in Berührung mit dem Nerven, während das Ganglion und nach und nach auch der Stamm des Nerven sich von dieser Anlagerung an das proliferirende Ectoderm frei machen und Mesodermelemente zwischen beide einschieben. Diese Berührungsstellen scheinen in mehr oder weniger regelmäßigen

Intervallen bestehen zu bleiben, und an ihnen erfolgt eine fort-dauernde Zunahme der Zellen theils durch weitere Prolification vom Schleimcanal aus, theils durch Karyokinese der bereits vom Schleimcanal abgegliederten Zellen, vielleicht auch, wie mir manchmal erschienen hat, durch einfache directe Theilung eben dieser abgegliederten Zellen. Je weiter nun der Nerv vom Ectoderm abrückt, manchmal einfach nach innen, manchmal aber auch nach unten oder nach oben, nach vorn oder nach hinten, was von anderen Umständen abhängt — um so mehr zieht sich dieser Verbindungsweig zwischen Schleimcanalanlage und Nervenstamm aus. Das Material hierzu liefern eben die vorhin erwähnten Proceduren der Zellvermehrung. Die dünnste Stelle der Verbindung zwischen Hauptnerv und Papille ist fast immer die, wo der Nervenzweig sich dem Hauptstamm verbindet: sie ist auch zugleich die älteste Partie, welche die zuerst aus dem Schleimcanal ausgetretenen Zellen enthält; alle weiter peripheriewärts gelegenen sind später erschienen, da die Zunahme der Zellen, abgesehen von den im Laufe des Nerven geschehenden Theilungen an der Peripherie, im Mutterboden der Schleimcanalanlage selbst stattfindet.

An dem hier behandelten Embryo ist erst dieser eine oberste Zweig entstanden: er ist noch sehr kurz, und gleich unter seiner Vereinigung mit dem nach unten fortwachsenden Hauptstamm legt sich dieser wiederum der Schleimcanalanlage dicht an, oder hat sich, richtiger gesagt, aus dieser Lage noch nicht frei gemacht, sondern wächst mit ihr zusammen ventralwärts stetig weiter. Dabei ist die Schleimcanalanlage dem Nerven immer um einige Schnitte voraus, was sich leicht begreift, weil die fortschreitende Differenzirung des Ectoderms zunächst die Schleimcanalanlage producirt und dann erst diese aus sich die Prolification der — ich will sie von jetzt an ein für allemal so nennen — Nervenzellen vornimmt.

Ehe ich aber weiter gehe, habe ich noch zwei weitere Punkte hervorzuheben, die für das Verständnis der gesammten Nervenbildung von Bedeutung sind.

Zunächst möchte ich darauf aufmerksam machen, dass der eben beschriebene kleine Nervenzweig von seinem Endorgan, dem Schleimcanalepithel, nach abwärts gerichtet ist, und erst zwei bis drei 15 μ messende Schnitte später in den Hauptstamm einmündet. Diese Einmündungsstelle lag aber von Anfang an in dem Schleimcanalepithel gerade an derselben Stelle, wo auch jetzt der Zweig noch mit dem Epithel in Berührung steht. Der Stamm muss also selbständig

abwärts gerückt sein, woraus folgt, dass er nicht nur an seinem Ende durch Apposition immer weiterer, aus dem Schleimcanal resultirender Zellen weiter wächst, sondern auch durch Dehnung, resp. Vermehrung derjenigen Zellterritorien zunimmt, welche ihn von Anfang an herstellten und nicht mehr durch Einwandern weiterer Ectodermzellen sich ausdehnen können. Sein Wachstum ist also von vorn herein ein doppeltes: eines ist rein terminal, das andere geschieht auf der ganzen Ausdehnung des Nerven. Offenbar sind beide Prozesse auch bei dem Wachstum aller seiner Äste und Zweige, der wie vielen Ordnung auch immer, geltend. Dass er auch schließlich im Querschnitt wächst, wird an anderer Stelle zur Sprache kommen und auf einfache Weise erklärt werden.

Der zweite Punkt, auf den ich hinweisen möchte, betrifft die Bildung anderer Zweige und Äste aus demselben Ganglion, aus welchem der Buccalis mit all seinen späteren Ästen und Zweigen hervorgeht. Ich finde nämlich einen Zweig, der bereits oberhalb des eigentlichen Buccalisstammes an sein Ganglion sich begiebt und nicht in dem Schleimcanal endet oder aus ihm entspringt, welcher als Mutterboden des gesammten Buccalisgebietes anzusehen ist. Offenbar stammt dieser isolirte Zweig aus Ectodermzellen her, welche ursprünglich in breiterer Anlage sich dem Ganglion buccalis angelegt hatten und nun weiter rückwärts als der eigentliche Canalis infraorbitalis gelegen sind.

Auch diese Erscheinung hat eine allgemeinere Bedeutung, als bisher gewusst worden ist, und weiter unten werde ich bei Besprechung des gesammten sensiblen peripherischen Endnetzes auf sie näher eingehen.

Anlässlich dieser letzteren Erscheinung möchte ich aber gleich diejenigen, welche sich die Nachuntersuchung der hier geschilderten Vorgänge angelegen sein lassen wollen, darauf aufmerksam machen, dass die Buccalisbildung kein so localisirter Vorgang ist, dass nicht Verwechslungen eintreten könnten. Es begiebt sich nämlich neben dem Buccalis auch der R. maxillaris inferior in diese Gegend, und mannigfaltig sind die Kreuzungen, und darum wahrscheinlich auch die Varianten und Plexusbildungen, welche zwischen diesen Nerven stattfinden. Es wird Aufgabe weiterer morphologischer Detailforschung sein, für diese Nerven und die ihnen als Mutterboden zugehörigen Theile des Canalsystems eine gewisse Norm aufzustellen, falls eine solche besteht.

Nachdem jener erste kleine Zweig die Verbindung mit dem Stamme erreicht hat, zeigen die weiteren Schnitte diesen letzteren

fortdauernd der Schleimcanalanlage dicht anliegend, aber doch von derselben schon geschieden. Nur einige Male scheinen beide in zelligem Contact, ja sogar verschmolzen zu sein, und sicherlich sind das solche Stellen, aus denen später wieder ein Zweig abgehen wird, sobald der Stamm weiter vom Ectoderm abrückt. Erst auf seiner untersten Partie, in der nächsten Nähe des Mundrandes liegt der Buccalisstamm dem Schleimcanalepithel in directer Berührung an. Man erkennt ein halbes Dutzend durchschnittener Nervenkerne und zugleich eine fast gerade Berührungs- um nicht zu sagen Begrenzungsfläche zwischen Nerv und Schleimcanal. Unterhalb dieses Schnittes senkt sich der Nerv tiefer in das Ectoderm ein und endet schließlich in derselben Weise wie im vorigen Stadium auf einem dorsalwärts höher gelegenen Schnitte, während der Schleimcanal sich noch ein Paar Schnitte weiter verfolgen lässt.

Ich lasse nun die Beschreibung eines dritten, um Weniges weiter entwickelten Stadiums der *Pristiurus*-Entwicklung folgen.

Der Umfang der Facialisplatte ist nach allen Richtungen gewachsen, ihre Componenten weichen weit aus einander. Gleichzeitig ist auch die Infraorbital-Schleimcanalanlage dorsal- wie ventralwärts fortgeschritten, auch haben sich benachbarte Partien des Ectoderms ähnlich ausgebildet, so dass mehrere Reihen von Papillen und Ampullen allmählich angelegt werden.

Ganglion und Nerv haben sich noch weiter vom Ectoderm abgehoben, das zwischengetretene Mesoderm ist dichter geworden. Im Zusammenhange damit sind die Zweige, welche sich zwischen Schleimcanalepithel und Nerv. buccalis bilden, zahlreicher geworden, wie auch die ursprünglichen sich länger ausgezogen haben. Zugleich sieht man auch Zweige von den neuen Schleimcanalanlagen an den N. inframaxillaris herantreten (Taf. 19 Fig. 1—6). Die Richtung dieser Zweige ist nicht ohne Interesse. Sie verlaufen nämlich an ihrer breiteren peripherischen Partie theils im Ectoderm, theils demselben nahezu parallel, ehe sie abbiegen und sich ihrem Nervenstamm einfügen; sie haben also eine sehr viel schrägere und längere Bahn zu durchlaufen, als die des Buccalis, und, — was noch auffallender ist — sie gehören einem Nervenstamm an, der von Hause aus vor den Facialiscomponenten liegt, während die Zweige doch aus Schleimcanälen herkommen, die hinter dem Buccalis-Schleimcanalsystem liegen. Diese auffallende Verbindung hinterer Ectodermportionen mit vorderen Nerven machte mich argwöhnisch, ob überhaupt eine Regel in diesen Verbindungen zu erkennen sei;

desshalb verfolgte ich sehr sorgfältig die beginnende Zweigbildung all' dieser Schleimcanalnerven. Ich konnte dabei constatiren, dass aus derselben Schleimcanalanlage Zweige an verschiedene Nervenstämme abgegeben werden, und dass derselbe Nerv Zweige aus verschiedenen Schleimcanälen empfängt. Dies scheint darauf zu deuten, dass außer den Zweigen, welche von vorn herein bei dem Auseinanderweichen der Nerven und der zugehörigen Ectodermportionen als Brücken zwischen beiden bestehen bleiben und sich allmählich in die Länge ziehen, noch andere Zweige selbständig vom Ectoderm gegen das Innere zu wachsen und sich mit denjenigen Nerven secundär verbinden, welche sie auf ihrem Wege finden. Ob dabei irgend ein noch unbekanntes Agens diesen beginnenden Nerven den Weg zeigt, mag dahingestellt bleiben. Vielleicht giebt diese Erscheinung einen Fingerzeig, wie Plexusbildungen zu Stande kommen, und wie es leicht geschehen kann, dass die größte Variabilität dabei herrscht.

Der Stamm des Nervus buccalis verläuft schließlich wiederum im Ectoderm, wie bei den vorigen Stadien, nur ist die Localität noch etwas ventraler zu finden als früher, greift sogar auf den späteren Oberkiefer über, und geht bis in die Nähe der Nase.

Was man also — beiläufig bemerkt — in der vergleichenden Anatomie bisher N. buccalis nannte, sind peripherische Äste sowohl des N. buccalis (aus der Facialisgruppe) als auch des N. inframaxillaris (aus der Trigeminiisgruppe).

In dem Vorstehenden habe ich in großen Zügen die Art und Weise dargestellt, wie das Ectoderm sich an der Bildung eines der sensiblen Nerven theilnimmt. Aus dieser Darstellung folgt, dass bei Selaehiern nicht bloß die sog. lateralen Ganglien BEARD's, von mir Nebenganglien genannt, aus dem Ectoderm hervorgehen, sondern dass aus ihnen die Nervenstämme mit all ihren Ästen und Zweigen sich bilden.

Ich will nun versuchen, diesen letzteren Process durch Beschreibung der Verhältnisse an einem anderen Schleimcanal und auch eines anderen Embryo noch klarer zu machen. Ich wähle dazu einerseits einen bedeutend selteneren Embryo von *Centrina Salviani*, der bereits beträchtliche äußere Kiemenfäden besitzt, andererseits den Schleimcanal des Glossopharyngens, der, auf Horizontalschnitten verfolgt, die Entstehungsweise der ersten Nervenzellen und Nervenfasern sehr gut erkennen lässt.

Der Glossopharyngeus-Schleimcanal hat sich bereits dorsalwärts

bis auf die Höhe der Mündung des *Aquaeductus vestibuli* entwickelt und liegt natürlich etwas analwärts von dieser. Ein Horizontalschnitt durch das noch höher liegende dorsale Ectoderm zeigt die beiden es bildenden Zellschichten als plattenförmiges Epithel: die innere mit enger an einander liegenden abgeplatteten Zellen, die äußere mit etwas weiter von einander entfernten Zellkernen.

Der erste Schnitt, welcher den gegen dieses Epithel auslaufenden Schleimcanal trifft, zeigt die äußere Schicht mit ihren gerundeten Kernen schräg durchschnitten, die innere Schicht dagegen bereits im Begriff, sich zu langen cylindrischen Zellen umzugestalten, zwischen deren inneren Enden kleinere runde Zellen sich erkennen lassen. Die Kerne sind länglich und die Zellen im Ganzen erscheinen etwas dunkler gefärbt, als die umliegenden Epithelien.

Auf dem nächsten Schnitt ist das in noch höherem Maße der Fall; die Richtung der einzelnen cylindrischen Zellen ist concentrisch gegen einen außerhalb des Embryo gedachten Mittelpunkt gerichtet. Die äußeren schmalen Enden der Cylinderzellen sind von hellem, ungefärbten Inhalt erfüllt, die äußere Epithelschicht scheint aufgehört zu haben; an ihrer Stelle findet sich hier und da eine größere Zelle mit Kerntheilungsfiguren. Die innere Grenze der Cylinderzellen ist unbestimmt, manche Zellen ragen über die anderen hervor, dazwischen sind kleinere runde Zellen, und da der Schnitt schräg gegen die Achse der Cylinderzellen gefallen ist, so geht auch das Mesoderm unregelmäßig in die Grenze des Schleimcanalgebietes hinein. Die inneren Cylinderzellen stehen senkrecht zur Sagittalebene des Körpers, während die äußeren, je weiter entfernt von der Achse des Schleimcanals sie liegen, in um so spitzerem Winkel gegen dieselbe gerichtet sind.

Auf dem nächsten Schnitt erscheint der Schleimcanal in breiter Anlage in seiner anfänglichen Gestalt als Lager von 20—30 cylindrischen Zellen, deren äußere Oberfläche glatt und scharf begrenzt ist, als wären sie abgestutzt, deren äußere Zellenden matt glänzend erscheinen, während ihre Kerne dunkler gefärbt sind, als die Kerne des übrigen Ectoderms und besonders als die des Mesoderms. Der innere Rand des Schleimcanals beginnt nun auch scharf begrenzt zu sein, und der Inhalt aller Cylinderzellen ist an den inneren Polen der Zellen gleichfalls glänzend. An der mittleren Partie ragt der innere Contour etwas gegen das Mesoderm vor: diese Vorrangung wird bewirkt durch eine Differenzirung der Cylinderzellen. Es finden sich nämlich gerade an der am meisten nach innen vorspringenden

Partie zwei Zellen, welche nicht cylindrisch, sondern rund erscheinen. Ihr Kern ist umgeben von jenem mattglänzenden Plasma; hebt oder senkt man den Tubus, so erkennt man, dass diese Zellen im Querschnitt zu ihrer Längsachse getroffen sind, denn ihr Kern und ihr Plasma verlängert sich nach beiden Seiten bei Senkung und Hebung. Gegen das Cylinderepithel sind beide Zellen ziemlich scharf abgegrenzt, so dass es den Eindruck macht, als schoben sie die Cylinderzellen aus einander. Auch nehmen diese Zellen nur die Hälfte der Breite des Schleimcanals ein, die äußere Hälfte wird von den Cylinderzellen gebildet, welche durch diese inneren Zellen etwas aus einander gedrängt werden.

Auf dem nächsten Schnitt sieht man, wie die Plasmakörper dieser beiden Zellen den Schnitt als glänzende Cylinder durchziehen, gleichzeitig aber eine dritte ähnliche Zelle zwischen sich fassen, deren Kern in diesem Schnitte liegt.

Im folgenden Schnitte erscheinen wieder solche glänzenden durchschnittenen Cylinder und wieder andere Kerne mit ähnlicher Plasma-Umgebung.

Auf dem folgenden Schnitt sieht man, wie einer dieser glänzenden Cylinder aus dem Verbande des Schleimcanals nach innen hervortritt, aber gleich zwischen Schleimcanalcontour und Mesodermmasse einen Kern aufweist, welcher dunkler gefärbt ist, als die umliegenden Mesodermkerne, mit diesen aber in keinerlei Faserverbindung steht. Beim Heben und Senken des Tubus erkennt man, wie der glänzende Cylinder schräg gerichtet ist, so dass er schief aus dem Verbande des Schleimcanals gegen den eben beschriebenen dunklen Kern verläuft. Ein anderer glänzender Cylinder macht es gerade eben so, aber sein Verlauf ist auf dem vorliegenden Schnitte noch ganz innerhalb der Schleimcanalanlage, der zugehörige Kern liegt im vorigen Schnitte. Noch ein dritter derartiger Cylinder ist auf diesem Schnitte getroffen, auf der tiefsten Ebene desselben sieht man ihn, wie er fast parallel mit der Schnittebene den Schleimcanal verlässt und auch gleich mit einem außerhalb desselben, aber auch frei zwischen Schleimcanal und Mesoderm liegenden dunklen Kern zusammengeräth.

Auf dem nächsten Schnitte ist nun das Bild bereits wesentlich klarer. An verschiedenen Stellen nahe dem inneren Contour sieht man im Schleimcanal feine, glänzende, beim Heben und Senken des Tubus sich schlängelnde Cylinder, auch einzelne runde Kerne am Boden der Cylinderzellen, innen aber, zwischen der Schleimcanal-

anlage und dem Mesoderm trifft man auf eine ovale Masse, welche aus mehreren jener dunkleren Kerne und durchschnittenen glänzenden Cylindern besteht. Diese ovale Masse ist die Fortsetzung der auf dem vorigen Schnitte außerhalb des Schleimeanals gefundenen zwei glänzenden Cylinder mit zugehörigen Kernen. Auch einige der eben erwähnten neuen glänzenden Cylinder sieht man bei hinreichender Senkung des Tubus in der Richtung auf diese ovale Masse zu sich schlängeln, andere verlassen selbständig den Schleimcanal, und werden auf dem nächsten Schnitt gleichfalls mit Kernen in Verbindung außerhalb des Contours des Schleimcanals gefunden.

Auf dem folgenden Schnitt sieht man nun die ovale Masse strangförmig sich durch die Dicke des Schnittes (— all diese Schnitte sind ziemlich alten Datums, ich glaube aus dem Jahre 1884, und sind 15 μ dick —) fortsetzen, aber nicht gerade nach unten, sondern in gebogenem Verlaufe. Vier weitere Kerne werden in ihr beobachtet und die dazu gehörige glänzende Substanz.

Auf dem nächsten Schnitt zerfällt dieser Strang in kleinere Stränge, deren jeder einen Kern und einen zugehörigen glänzenden Cylinder zeigt. Aber gleichzeitig gehen wieder aus verschiedenen Bezirken der Schleimcanalanlage neue Cylinder hervor, und man sieht auch weitere Kerne zwischen dem Cylinderepithel des Schleimcanals daliegen oder auch im Heraustreten begriffen.

So geht es noch eine Reihe von Schnitten weiter fort, bis die scharf bestimmte Gestalt der Schleimcanalanlage wieder aufhört und einer indifferenten Bildung des Ectoderms weicht, die sehr an die oben beschriebenen Differenzierungsstadien für den Beginn des dorsalen Theils des Schleimcanals erinnert, so dass dieser an beiden Enden ähnlich gestaltet erscheint.

Aber ein Unterschied ist doch zu bemerken. Dem ventraleren Theil des Canals liegt ein deutlicher Nerv an, der aus jenen dunkleren Kernen mit den glänzenden Cylindern sich zusammengeballt hat und Schnitt für Schnitt weiter ventralwärts verfolgt werden kann. Er entfernt sich anfänglich nur sehr allmählich vom Ectoderm, dann aber plötzlich sehr stark und geht quer durch das Mesoderm und über dem Blutsinus, der die Kiemenganglien umspült, an das Ganglion des Glossopharyngeus heran, dessen sog. Ramus dorsalis er vorstellt.

Was eben geschildert worden ist, steht durchaus im Einklang mit den vorhergehenden Darstellungen der Bildung des R. buccalis und seiner Äste bei *Pristiurus*. Auch bei *Centrina* und an dem

Glossopharyngeus wiederholt sich die fundamentale Erscheinung, dass das wuchernde Ectoderm der Schleimcanäle den Mutterboden für den wachsenden Nerven bildet.

Ich will mich nun dazu wenden, den weitergehenden Process der Art und Zweigbildung eines dritten und zwar des größten aller Schleimcanalnerven zu schildern: des N. ophthalmicus superficialis und des dazu gehörigen, gewaltig ausgedehnten Systems des Canalis supraorbitalis resp. frontalis. Die Schilderung soll von denselben *Centrina*-Embryonen abgelesen werden, welche eben behandelt worden sind.

Der N. ophthalmicus superficialis entsteht aus dem vordersten und zugleich dorsalsten Ganglion der Facialisplatte, welches in reicher Entfaltung seine große Zahl von Ganglienzellen über dem Auge gegen die Stirn zu nach vorn entsendet und mit mächtigem Nervenstamme in großem Bogen bis hinab zur Nase reicht.

Wie bei den übrigen Ganglien trifft man auch bei diesem anfänglich eine dichte Anlagerung und Verschmelzung mit dem Ectoderm; ja früher und leichter als bei irgend einem anderen Ganglion erkennt man, wie die Faserbildung gleich von Anfang an auf Kosten des Ectoderms zunimmt. Auf Horizontalschnitten eines *Pristiurus*-Embryo sieht man den beginnenden N. ophthalmicus im Inneren des Ectoderms entlang laufen. Auf diesem Verlaufe enthält er eine ganze Anzahl von Kernen, immerhin aber doch viel weniger als die Zahl der Ectodermzellen beträgt, an denen er vorüberzieht (Taf. 16 Fig. 10 *Sup.orb.*).

Ich habe früher dieses Eingelagertsein des Nerven in das Ectoderm als ein Durchwachsen der vom Ganglion ausgehenden Fasern durch das Epithel angesehen, wie es auch von BALFOUR geschah: die Kerne nahm ich als angelagerte Mesodermkerne in Anspruch und zweifelte so wenig an der Richtigkeit dieser Auffassung, dass ich sogar die von anderer Seite behauptete »Abspaltung« des Nerven vom Ectoderm als eine nicht zu verstehende Ausdrucksweise ansah. Eben so ging es mir mit der Faserbildung des Lateralis.

Ich habe jetzt, auf die hier dargelegten, wie mir scheint, ausschlaggebenden Beobachtungen gestützt, meine Meinung völlig geändert, und muss desshalb auch schon die ersten in den ausgewachsenen Ophthalmicus eingelagerten Kerne als zum Theil aus dem Ganglion, zum anderen Theil aber aus dem Ectoderm stammend ansehen.

Bei späteren Stadien löst sich natürlich auch das Ganglion und der Nervenstamm aus dem unmittelbaren Contact mit dem Ectoderm

los und sinkt mehr und mehr in die Tiefe. Bei diesem Process bilden sich wieder eine große Zahl von Ästen, ja wohl eine größere als bei irgend einem anderen Schleimecanalsystem, zufolge der enormen Vermehrung der Papillen und Ampullen, welche von der Stirn bis zur Nase hinab ein fast unentwirrbares Knäuel von Canälen und Nerven bilden.

Die obersten, d. h. dorsalsten dieser Zweige sind diejenigen, welche das Ganglion des Ophthalmicus an derjenigen Stelle mit dem Ectoderm in Verbindung halten, wo es sich von dem ventralwärts absteigenden Ganglion des Buccalis trennt. Dieselben sind auch wiederum charakteristisch für die leichte Entstehung von Plexusbildungen.

Während diese Zweige sich dem Ganglion direct anfügen, erkennt man gleich auf weiter stirnwärts gelegenen Querschnitten die ersten und ziemlich langen Zweige an den obersten Anlagen der Schleimecanäle.

Es ist bemerkenswerth, dass einige dieser Zweige noch feiner und jünger erscheinen, als die weiter nach vorn, also dem mehr peripherisch gelegenen Theile des Ophthalmicus angehörenden. Dass man daraus schließen soll, sie hätten sich später ausgezogen, erscheint mir aber doch gewagt. Wir werden weiterhin sehen, dass die Loslösung des Nervenstammes vom Ectoderm nicht regelmäßig vom Ganglion als Anfangspunkt bis zum terminalen Ende des Nerven fortschreitet, sondern hier und da rascher, an anderen Stellen langsamer geschieht. Es ist desshalb sehr wohl möglich, dass auch dieser basale Theil des Nerven länger dem Ectoderm angelegen hat, und dass desshalb die dorsalsten Zweige weniger differenzirt sind, als weiter terminal gelegene: sie könnten aber auch später gebildet sein, zumal mehrere von ihnen Zweige zweiter und dritter Ordnung zu sein scheinen.

Gleich auf diese feineren, meist nur 1—2 Fasern starke Zweige folgt ein sehr langer Zweig, der wohl 4—6 Fasern stark ist. Man muss aber mehrere Schnitte frontalwärts gehen, um seine Einmündung in den Ophthalmicus zu finden, woraus folgt, dass auch dieser Zweig schon einen geschwungenen Verlauf nimmt (Taf. 17 Fig. 9 *Sup. orb.*).

Für Denjenigen, welcher diese Beobachtungen wiederholt, sei es auch an Embryonen einer anderen Selachierart, will ich gleich eine kleine Warnung hinzufügen. Neben dem Stamme des Ophthalmicus superficialis liegt ein Weniges weiter nach innen der Stamm des Nasociliaris oder Ophthalmicus profundus (Taf. 17 Fig. 9 *Ophth.*

prof.). Beide Stämme sind von nahezu gleicher Stärke, beide haben auch gleich complicirt gebildete terminale Verzweigungen. Bisher habe ich noch keine Vermischung ihres Fasernetzes gesehen, halte es aber doch nicht für unmöglich, dass eine solche stattfindet. Man möge sich aber nicht irre führen lassen, wenn man abgesechnittene Zweige des einen oder des anderen ins Auge fasst: ihre Verbreitungsbezirke im Ectoderm sind offenbar sehr geschieden. Einen Unterschied aber möchte ich hier andeuten: im Nasociliaris findet man auch noch in terminaleren Partien des Stammes echte Ganglienzellen, beim Ophthalmicus superficialis habe ich bisher keine Spur davon gefunden. Die ursprüngliche Entstehung des Nasociliaris aus Zellen der vordersten Partie der Trigeminiplatte macht das verständlich, wie ich es in einer späteren Studie ausführlicher darlegen werde.

Der Ophthalmicus superficialis tritt nun immer näher an das Ectoderm heran, und so kommt man auf Querschnitten an diejenige Region, wo er, dem Ectoderm beinah angelagert, nach unten hinabsteigt. Durch den Embryo gelegte Querschnitte müssen ihn deshalb fast der Länge seines Laufes nach treffen. Das geschieht auch, und man kann deutlich sehen, dass er, nur durch wenige Mesodermzellen getrennt, neben dem gleichfalls der Länge nach durchschnittenen Canalis supraorbitalis liegt (Taf. 17 Fig. 1). Das Epithel dieses Canalis ist bereits deutlich zu auf einander folgenden Papillenanhängen differenzirt: im Centrum jeder Papillenanlage (Taf. 17 Fig. 1 *Pap*) liegen mehrere Schichten runder Zellen, um sie herum stehen sehr zahlreiche, gebogene, aber doch schmale, stab- und stilettförmige Zellen, welche gegen das Centrum convergiren, so dass eine so durchschnittenen Papillenanlage wie die Knospe einer eben sich öffnen wollenden Rose oder Camellie aussehen, nur mit dem Unterschiede, dass die äußeren Blätter schmal und gekrümmt stäbchenförmig erscheinen, während die inneren kegelförmig gestaltet sind (Taf. 17 Fig. 2 *Pap*).

Da ich mich an dieser Stelle mit der inneren Structur und Differenzirung der Papillen und Ampullen nicht beschäftigen will, so übergehe ich Alles, was auf dieselben weiter Bezug hat: nur darauf kommt es mir hier an, die Beziehungen dieser Organe zu den Zellen aufzuklären, welche den dazu gehörigen Nerven bilden. Es ist freilich kaum möglich, darüber zu ganz sicheren und detaillirten Einsichten zu gelangen, in so fern es zweifelhaft bleibt, welche Zellen der Schleimcanalanlage, resp. der Papillen und Ampullen den Mutterboden der fort und fort neu producirt Nervenzellen abgeben: ob die runden centralen Zellen, ob die gebogenen stäbchen-

förmigen peripherischen, oder ob drittens noch ein anderes Element hinzutritt: indifferentere benachbarte Ectodermzellen. Indessen wird sich hoffentlich bald Gelegenheit finden, auch diese Frage zu lösen und die Entwicklung und Differenzirung des Ectoderms zu Schleim- und Seitencanälen, resp. zu Drüsen- und Sinneszellen eingehend darzustellen.

Hier begnüge ich mich mit der folgenden Angabe. Schon auf früheren Stadien ließ sich constatiren, dass an der Basis jeder späteren Papille, zuerst innerhalb der Epithelschicht, nachher zwischen ihr und der anliegenden Mesodermmasse die Nervenzweige mit einer kleinen rundlich ovalen Zellanhäufung (vgl. pag. 263) beginnen, die sich dann zu ein oder zwei Zellen starken Zweigen ausziehen und den Stamm erreichen.

An dem vorliegenden, schon weiter fortgeschrittenen Supraorbital-Canalsystem haben sich diese Zellen bereits vermehrt, wie denn auch aus solchen stärkeren terminalen Klümpchen von Nervenzellen stärkere Zweige hervorgehen und sich dem Stamme anfügen. Taf. 17 Fig. 2 bis 5 zeigt drei solcher Bildungen. Aus diesen Klümpchen gehen feine Fasern zu den Zellen jeder anliegenden Papillenanlage ab, — mit welchen ihrer Zellen sie sich in Verbindung halten, lasse ich, wie gesagt, hier auf sich beruhen.

Dieses Stadium der Papillen- und Nervenbildung soll nun den Übergang bilden zur Darstellung des weiteren Schicksals je einer Papille und ihres zugehörigen Nervenzweiges.

Die Entwicklung der Papillen setzt sich durch viele Stadien fort. Wenn einige Papillen bereits einen lang ausgezogenen Gang haben, befinden sich andre noch in dem allerersten Anfang ihrer Anlage, und nach ihnen bilden sich noch viele aus, die einstweilen noch im Ectoderm nur *potentia* vorhanden sind.

Ich will hier den Beginn einer solchen Papille von einem bereits beträchtlich weit entwickelten Embryo von *Pristiurus* kurz beschreiben. Die Papillen — es liegen vier neben einander — stellen eine knopfförmige, nach innen gerichtete Verdickung der inneren Schicht des Ectoderms dar. Diese innere Schicht ist aber selbst wieder zweischichtig, und so ist auch die beginnende Papille mit zweischichtigen Wandungen ausgestattet. Ein eigentliches Lumen existirt noch nicht, an einer oder der anderen Papille erkennt man aber einen schmalen Centralspalt, aus welchem später das Lumen wird, welches dann auch nach außen sich öffnet. Die Zellen, welche die Wandung bilden, sind einfache, cubische, an einander abgeplattete Körper

mit kugeligem Kerne: Absonderliches ist von ihnen nicht zu melden. In beiden Schichten finden sich karyokinetische Figuren.

Am Grunde einiger Papillen sieht man einzelne, unbestimmt begrenzte, plasmatische Fortsätze, aber da die Conservirung das umliegende Mesodermgewebe von dem Ectoderm abreißt und künstlich einen ähnlichen Zwischenraum schafft, wie wir ihn schon oben zwischen Ganglien und Mesoderm kennen lernten, so lässt sich nicht sagen, was diese plasmatischen Fortsätze vorstellen. Wir werden gleich darauf zurückkommen. Erwähnenswerth scheint mir noch, dass die Zellen derjenigen Schicht, welche das spätere Lumen begrenzen, weniger dicht stehen, als die der anderen Schicht, welche vom Mesoderm umgeben wird.

Die eben beschriebenen Papillen gehören zum Bereich der Supraorbital-Canäle, liegen aber der Mittellinie näher und ziemlich dorsal.

Etwas ventraler gelegene Papillen zeigen schon eine weitere Differenzirung. Vor Allem haben sie schon ein Lumen, das als runder Hohlraum die Papille durchzieht und sich auf der Haut öffnet. Aus der Knopfform der einzelnen Papille ist eine Sackform geworden, die Zweischichtigkeit ist an der Öffnungsseite noch gut ausgeprägt, aber auf der geschlossenen Bodenseite stehen die Zellen unregelmäßig. Die Zellen selbst haben sich zumal am Grunde der Papille pyramidenförmig ausgezogen und convergiren alle gegen einen Centralpunkt, der auf dem letzten Drittel des Lumens gelegen ist. Die Zellen dieses letzten Drittels haben einen langen, nach innen gerichteten Abschnitt, dessen Inhalt ein mattgrau gefärbtes, körniges Gerinnsel darstellt, welches trotz der Doppelfärbung der Schnitte mit Carmin und Hämatoxylin von keinem der beiden tingirt worden ist. Die Kerne liegen näher dem Grunde und sind zufolge der jetzt lang ausgezogenen Gestalt der Zellen oval. Kerntheilungsfiguren sieht man vorwiegend innerhalb der Zone der ungefärbten inneren Zellabschnitte in größerer Zahl. Aber auch die äußere Zellschicht lässt sie zahlreich genug erkennen, und kaum eine Papille ist zu sehen, deren 5 oder $7\frac{1}{2}$ μ dicker Längsschnitt nicht eine oder zwei karyokinetische Figuren enthielte.

Am Grunde des Sackes aber erkennt man einige runde Kerne; ihr Plasma ist matt violett, also doppelt gefärbt und steht in directer Verbindung mit einigen ähnlichen Zellen, welche außen der Papille dicht anliegen, ja sogar mit einem Theil ihres Plasmas in dieselbe eindringen. Gelegentlich sieht man auch den Kern solcher Zellen

halb in der Papille, halb aus ihr heraustretend. Das Plasma dieser außen liegenden Zellen ist gleichfalls matt violett gefärbt. Sie stehen nicht mit ihrer Längsachse parallel zu der Längsachse der Papille, sondern beträchtlich schräg dazu, — als wären sie durch einen von anderer Richtung kommenden Zug schräg gerichtet worden. Verfolgt man auf dem nächsten Schnitt diese außen liegenden Zellen, so sieht man, dass sie mit einem schmalen Klümpchen ähnlicher Zellen in Verbindung stehen, diese wiederum sieht man sich in einen aus zwei Zellen starken Strang sich fortsetzen, und schließlich endigt derselbe, indem eine Zelle sich an die andere linear ansetzt. Dieser lange Strang ist freilich auf den vorliegenden Schnitten nicht weiter zu verfolgen, aber weiter ventralwärts sieht man ähnliche Stränge, welche schließlich in den embryonalen Nervus ophthalmicus superficialis übergehen.

Was wir bei dieser Strangbildung vor uns haben, ist die embryonale Bildung eines sensiblen Nervenzweiges (Taf. 18 Fig. 1—12).

Verfolgen wir diese Bildung zunächst noch in höhere Differenzierungsstadien.

In dem schmalen Zellklümpchen, das den Ausgangspunkt des Stranges dicht an der Papille bildet, sehen wir oft karyokinetische Figuren (Taf. 18 Fig. 6), woraus folgt, dass die Kerne resp. die Zellen, aus denen der Strang gebildet wird, zunehmen. Aber gleichzeitig sehen wir auch, dass am Boden der Papille (Taf. 18 Fig. 5) die Zellvermehrung fort dauert, und dass fortgesetzt von ihr aus Zellen in den Strang übergehen; das Klümpchen vergrößert sich dadurch, und es lagern sich mehrere Zellschichten unregelmäßig an einander. Je jünger die Papille ist, um so schmaler ist das Klümpchen, ja bei den eben beginnenden Papillen sieht man nur je eine Zelle aus der Papille hervortreten, und den Strang erkennt man als eine einzelne Reihe an einander gereihter Zellen.

Weiter entwickelte Papillen finden sich nun theils im Bereich des Infraorbitalcanals, theils auch am Rücken in der Nähe des Aqueductus vestibuli, also in nächster Nähe der Ohrblase. Welchem Canalsystem und welchem Nervenstamm diese letzteren angehören, möge einstweilen dahingestellt bleiben. An ihnen aber erkennt man nun schon eine deutliche Differenzirung im Bau der eigentlichen Papille und ihres Ganges. Letzterer bleibt nach wie vor von doppelter Zellschicht umgeben, die Zellen sind cubisch resp. kuglig abgeplattet, der Kern rund, Zelltheilungen finden sich vorwiegend in der

inneren, dem Hohlgang zugekehrten Seite. Die Papille selbst dagegen ist meist einschichtig: ihre anfänglich auch doppelschichtig gestellten Zellen haben sich durchgehends lang ausgezogen und neben einander gestellt. Die Kerne sind länglich oval, die Zellen conisch, mit hellgrauem, ungefärbten körnigen Inhalt auf der gegen das Lumen gekehrten Hälfte. Am Grunde der Papille sieht man wieder, wie einige Zellen in unregelmäßiger Weise über einander gelagert sind, und wie ihr Plasma mit dem Plasma der Zellen in Verbindung steht, welche den Strang beginnen, der von dieser Papille in der axialen Richtung ihres Lumens nach der Stirn zu verläuft.

Der Strang hat nun schon eine viel breitere Verbindung mit den Bodenzellen der Papille, als auf dem vorher beschriebenen Stadium, auch ist im Zusammenhange damit, aus dem Klümpchen von wenigen Zellen, aus welchem allmählich der nur eine Zelle starke Strang hervorging, eine breitere und vor allen Dingen längere Zellanhäufung hervorgegangen, in der man bis zu vier Zellreihen neben einander gelagert sieht (Taf. 18 Fig. 8, 9). Sehr häufig findet man in dieser Zellmasse karyokinetische Figuren. Der Strang, der aus ihr hervorgeht, verschmächtigt sich allmählich, ob er aber bis zu einer Zellbreite herabsinkt, kann ich leider nicht constatiren, da ich ihn auf seinem langen Wege nicht bis zu Ende verfolgen kann, wegen der Unmöglichkeit, ihn von zahlreichen anderen, daneben liegenden Strängen auf denjenigen Schnitten zu unterscheiden, welche ihn nicht mehr in der Längsrichtung, sondern schräg treffen. So kann ich auch nicht feststellen, wohin er sich schließlich wendet, aber auf Längsschnitten und an den Strängen anderer Papillen bleibt kein Zweifel bestehen, dass diese Stränge kettenartig an einander gereihter Ectodermzellen die embryonale Bildung der Nerven der Schleimcanäle vorbereiten (Taf. 17 Fig. 11—13, Taf. 18 Fig. 10 u. 11).

Verfolgen wir nun die weiteren Schicksale eines solchen Stranges.

Anfänglich sind die Stränge, welche aus den Schleimcanalpapillen als aus ihrem Mutterboden herauswachsen, nichts als von homogenem Plasma umgebene Kerne. Zelle reiht sich an Zelle, ihre Grenzen zu unterscheiden ist anfänglich unmöglich, zumal begreiflicherweise keine Spur einer Membran zu beobachten ist. An der Basis der Stränge, also dicht an der Papille, liegen, wie schon oben beschrieben, die Zellen öfters und besonders in späteren Stadien neben einander, so dass ein Querschnitt 2—6 Zellen trifft. Meistens aber sind von Anfang an nur einreihige Zellketten vorhanden; doch

ist eine bestimmte Regel nicht zu erkennen. Verfolgt man auf Querschnitten einen solchen Strang, so behält er fortdauernd denselben plasmatischen Charakter. Bei den mit Sublimat getödteten Embryonen, die erst mit Carmin und dann mit Hämatoxylin nachgefärbt sind, ist der Kern röthlich violett, das Plasma grauviolett. Von den umliegenden Mesodermzellen sind die Nervenzellen durch dieses grauviolette Plasma leicht zu unterscheiden. Die Mesodermzellen haben keine oder nur geringe Plasmamasse um den Kern, letzterer liegt in einem Netz feinsten, fast ungefärbter Fasern. An der grauviolotten Plasmamasse erkennt man aber die durchschnittene Nervenzelle auch inmitten dieses Mesodermfasernetzes, selbst wenn der Schnitt nur das Plasma und nicht den Kern getroffen hat. Liegen auf solchem Querschnitte, was häufig der Fall ist, zwei Nervenkerne neben einander, so ist es nicht möglich, ihre Plasmabezirke von einander zu unterscheiden, der ganze Strang macht eben den Eindruck einer homogenen Plasmamasse, in welche zahlreiche Kerne an einander gereiht sind.

Macht man Querschnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo von 2,7 mm Größe, so trifft man auf den vordersten Schnitten, welche noch vor den Nasengruben liegen, zahllose Papillen im Anfangszustande ihrer Bildung (Taf. 19 Fig. 7—10). Von all diesen Papillen gehen Stränge, oder, wie ich sie jetzt schon nennen will, Nerven in dem eben beschriebenen rein plasmatischen Zustande aus. Die Schnitte treffen sie theils quer, theils schräg, theils horizontal. Da aber all diese Nerven gegen den vordersten Theil des N. ophthalmicus superficialis convergiren, welcher vom Rücken über dem Auge herkommt und mit seinem vorderen Theil gegen die Nase zu sich umbiegt, so treffen die Schnitte die einzelnen plasmatischen Nervenfasern, je mehr sie sich dem Nervenstamme nähern, immer mehr auf dem Querschnitte und in immer größerer Nähe zu einander. Auf denselben kann man auf zahlreichen Bildern die Beschaffenheit der plasmatischen Anfangsstadien erblicken und sich überzeugen, dass in der That durchgehends nichts als grauviolettes Plasma mit Kernen vorliegt. Der Kern ist meist rings von Plasma umgeben. Diese einkernigen plasmatischen Nervenzellketten durchziehen das Fasernetz der Mesodermzellen in allen Richtungen, ohne dass eine andere Beziehung zwischen beiden Gebilden zu entdecken wäre, als dass solche feinste Ausläufer der Mesodermzellen sich gelegentlich an Nervenzellen ansetzen und bei ihrem Aneinanderlegen also auch zwischen sie eingeklemmt werden können. Ob hierdurch frühzeitig

auch Mesodermkerne zwischen die Nervenfasern gerathen, möge zunächst dahingestellt bleiben, es wäre aber nicht nur nicht unmöglich, sondern sogar wahrscheinlich (Taf. 19 Fig. 13, Taf. 18 Fig. 11, Taf. 17 Fig. 11—13).

In einigen der Zellen, welche im Querschnitte getroffen sind, wird man aber doch einer Differenzirung gewahr, welche von wesentlichster Bedeutung ist. In dem grauviolotten 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 Plasmamasse verfolgt werden kann. Der Kern wird auf diesem Anfangsstadium durch das Auftreten dieses glänzenden Cylinders gar nicht afficirt, er liegt als runde Scheibe daneben, resp. liegt dieser glänzende Cylinder neben dem Kern (Taf. 19 Fig. 11 *ax*). Diesen Cylinder erkennt man auch hin und wieder an solchen Querschnitten der grauviolotten Nervenplasmamasse, die keinen Kern getroffen haben, — er muss also als glänzender Faden größere Strecken der Nervenzellen durchziehen. Ich wiederhole aber, dass er einstweilen nur auf einem Bruchtheile der Querschnitte zu sehen ist; nicht einmal auf der Hälfte. 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. Am häufigsten aber war er in denjenigen Schnitten zu erkennen, auf welchen auch die Kerne durchschnitten waren, woraus wohl geschlossen werden darf, dass er in der Umgebung der Kerne zuerst auftritt.

Diese hellen Cylinder trifft man aber nicht in den Zellen an, welche an dem Anfangstheil der Nerven, dicht am Boden der Papille sich finden; sie treten erst an den weiter entfernten Partien des Nerven auf.

Etwas weiter entwickelte Stadien gewähren das folgende Bild.

Von dem Boden der Papille geht zunächst jene Platte von rein plasmatischen Zellen aus, in denen sehr häufig Kerntheilungsfiguren angetroffen werden. Eine, oft zwei bis drei Zellen breit, erstreckt sich diese Platte durch die Mesodermelemente nach innen hinein und verdünnt sich bald zu einem, nur eine höchstens zwei Zellen enthaltenden Strange oder Kette, in der sich der Länge nach Zelle an Zelle reiht. Auf Horizontalschnitten sieht man dieselben lang aus-

gezogen, ihr Kern ist oval oder spindelförmig, $\frac{1}{3}$ der Länge der Zelle messend (Taf. 17 Fig. 12, 13 *Schw.*). Die Zellen verschmälern sich da, wo zwei an einander stoßen. Durch die ganze Zelle sieht man nun den hellglänzenden Cylinder (Taf. 17 Fig. 12, 13 *ax*) ziehen, der sich an ein gleiches Gebilde der benachbarten Zellen anschließt, an den betreffenden Kernen vorbeizieht und rings von Plasma umgeben wird. Auf Querschnitten dieses Stadiums ist der hellglänzende Cylinder nicht mehr bloß ein schmales Pünktchen inmitten des mattvioletten Plasmas, sondern er hat sich auf Kosten des letzteren vergrößert, und nimmt einen wesentlich größeren Raum ein, wird aber immer noch von einer feinen Plasmaschicht umgeben. Der Kern verdrängt ihn aber noch aus seiner sonst axialen Lage, so dass man neben dem kreisrunden Kerndurchschnitt den hellen Cylinder inmitten einer dünnen Plasmaschicht zur Seite liegen sieht.

Vielfach liegen eine oder mehrere einreihige Zellketten so dicht an einander, dass kein Zwischenraum bleibt: man erkennt dann aber jedes Mal, wo zwei Kerne dicht neben einander liegen, auch zwei hellglänzende Cylinder. Und das sowohl auf Horizontal- wie auf Querschnitten.

Verfolgt man nun wiederum auf Längs- oder Querschnitten eine Anzahl solcher einreihiger Zellketten, so erkennt man, wie sie mehr und mehr convergiren und schließlich zu einem Stämmchen sich zusammenschließen. Auf dem Querschnitt sieht man solche Stämmchen aus einer Anzahl Kerne mit daneben und dazwischen liegenden hellglänzenden Cylindern bestehen, auf dem Längsschnitt hat man das Bild zahlreicher länglich ovaler oder spindelförmiger Kerne, von deren beiden Polen deutliche hellglänzende, von dünner Plasmascheide umgebene Cylinder auslaufen. Natürlich gehen diese Cylinder auch über, unter oder neben den Kernen vorbei.

Damit aber haben wir das Bild eines Nerven, wie er sich typisch überall zeigt. Die Kerne sind die Schwann'schen Kerne, die hellglänzenden Cylinder sind die Aehsencylinder, das Plasma ist der Mutterboden der Schwann'schen und der später auftretenden Markscheide. Diese vier, den typischen Nerven bildenden Elemente sind mithin ausschließliche Produkte der zur Bildung der einzelnen Nervenfasern kettenartig an einander gereihten Ectodermzellen.

2. Differenzirung der die Ganglien bildenden Embryonalzellen zu Ganglienzellen und Nervenzellen; Bildung der Ganglienzellkapseln.

Zur gründlichen Erörterung des obigen Themas müsste ich eigentlich etwas weit ausholen und die Bildung der Ganglienleiste, ja des Medullarrohres von Neuem erörtern, trotzdem oder gerade weil über diese Dinge schon so viel beobachtet und geschrieben worden ist. Aber ich kann mich an dieser Stelle darauf beschränken, die einzelnen Ganglien als gegeben, als Theilproducte der Ganglienleiste anzusehen, und nur ihre innere Differenzirung, die Ausbildung wirklicher Ganglienzellen, ihre Beziehungen zu den Nervenfasern, sowohl den peripherischen wie den Wurzelfasern, und die Entstehung und Bedeutung der Ganglienzellkapsel zu schildern. Des Neuen und Unerwarteten wird es dabei genug geben, und eine folgende Studie wird sich mit der ursprünglichen Bildung des Medullarrohres und seiner Differenzirung beschäftigen.

Als Grundlage für die Angaben, welche jetzt folgen sollen, nehme ich das Ganglion, welches dem N. ophthalmicus superficialis major zugehört. Es stammt aus der Facialis-Acusticusplatte, in welcher es, wie wir wissen, die am weitesten nach vorn vordringende Partie bildet.

Sobald sich dieses Ganglion aus der Facialisplatte als ein von den übrigen Componenten derselben Geschiedenes abgesondert hat, besteht es aus einer beträchtlichen Anzahl von Ganglienleistenzellen, die ihrerseits nichts sind, als Abkömmlinge des Ectoderms, — ob mit oder ohne genetische Vermittlung der Medullarplatte mag an dieser Stelle unerledigt bleiben. Eben so will ich auch ununtersucht lassen, wie viel Zellen des Ganglions von Anfang an aus der lateralen Ectodermpartie abstammen, die als zweiter Mutterboden für dasselbe anzusehen ist, und aus welcher später, in der oben angegebenen Weise, das gesammte Zellmaterial der peripherischen Theile des N. ophthalmicus superficialis herstammt. Letztere Quelle ist wahrscheinlich sehr ergiebig, vielleicht ergiebiger, als der eigentliche Ganglienleistantheil. Jedenfalls erkennt man schon sehr frühzeitig, dass eine beträchtliche Anzahl derjenigen Elemente, welche später das Ganglion bilden, als spindelförmige Zellen zwischen Medullarrohr und Ectoderm da liegen und den Eindruck machen, als seien sie durch Zug zu dieser spindelförmigen Gestalt gebracht und aus dem Ectoderm herausgezerrt, mit dem ihr peripherisches Ende noch in Contact zu stehen scheint. Ähnliche spindelförmige

Zellen zeigen alle Kopfganglien, eine Erscheinung, die wohl davon abzuleiten ist, dass der Zug, der auf die Zellen durch die rasche Differenzirung des Branchialapparates hervorgebracht wird, bei dem Fortbestehen ihres Zusammenhanges mit dem lateralen Branchial-ectoderm das Ausziehen zur Spindelform mit sich bringt. Wie vielen Antheil daran eine bereits bestehende wirkliche Faserbildung hat, vermag ich freilich nicht zu sagen, obwohl viele von den Zellen in lange Fortsätze ausgezogen sind; keinesfalls darf die Mehrzahl der Zellen, welche das Ganglion bilden, als Glieder bereits bestehender Kettenfasern angesehen werden; sie liegen wahrscheinlich nur lose neben einander. Später werde ich die Gründe aus einander setzen, die mich zu dieser Auffassung geführt haben.

Es wäre nun nicht richtig, alle die Zellen, welche das Ganglion bilden, für künftige Ganglienzellen zu halten. Eine beträchtliche Zahl, vielleicht die größere Hälfte derselben, werden nie Ganglienzellen, sondern begnügen sich mit der Rolle der Nervenzellen, ihre Kerne werden SCHWANN'sche Kerne. Wir werden das gleich des Näheren zu erkennen haben. Es ist mir freilich noch nicht gelungen, den Unterschied beider Zellarten frühzeitig in den Kopfganglien festzustellen, während das verhältnismäßig leicht bei den Spinalganglien gelingt, wie wir weiter unten sehen werden. Legt man aber der Beobachtung ein etwas vorgeschrittenes Stadium zu Grunde, etwa das Stadium *L'* BALFOUR's, so zeigt sich ein gewisser Gegensatz zwischen der äußeren Schicht des Ganglions, und der inneren. Erstere ist die wesentlich dünnere, ich nenne sie die Rindenschicht, da sie nur eine, höchstens zwei Zellen dick zu sein scheint, aber sie hat doch einen stärkeren Antheil an der äußeren Erscheinung des Ganglions, da sie es ist, welche die bereits bestehenden Wurzel- und peripherischen Fasern liefert. Die innere stärkere Schicht nenne ich die centrale oder Ganglienzellschicht.

Verfolgt man auf Längsschnitten das Ganglion des Ophthalmicus superficialis, so erkennt man, dass diejenigen Schnitte, welche der Peripherie näher liegen, durch Faserzüge ausgezeichnet sind, die das Ganglion von einem Pole zum anderen durchsetzen. Es ist nicht möglich, eine solche Faser isolirt zu untersuchen, und darum ist nicht zu entscheiden, in welchen Beziehungen diese Faserzüge zu den darin resp. darum liegenden Ganglien- und Nervenzellen stehen. Verfolgt man aber die Wurzelfasern oder die peripherischen

Fasern bei ihrem Übertritt auf resp. in das Ganglion, so sieht man, dass sie aus einander treten und der Hauptsache nach in der Rindenschicht des Ganglions weiter verlaufen. Dass sie kernhaltig sind, erkennt man ferner auf denjenigen Schnitten, welche durch die Sagittal- oder Frontalebene des Ganglions gegangen sind, denn man sieht auf ihnen am Rande, in gewissen Entfernungen von einander, aber in plasmatischem Zusammenhange mit einander stehend, eine Schicht Kerne, welche offenbar nichts Anderes darstellen, als diese Rindenschicht und ihre Faserbildung im Profile. Am peripherischen Ende des Ganglions sieht man ferner, wie diese Rindenschicht convergirend in den peripherischen Nervenstamm übergeht, so weit dieser schon gebildet ist und frei vom Ectoderm verläuft, mit dem er freilich in der auf pag. 264 dargestellten Weise in steter Verbindung behufs Herstellung der Äste und Zweige des Nerven verbleibt.

Vergleicht man nun um diese Zeit die Zahl der Fasern des Nerven, auch nur im großen Durchschnitt, mit der Zahl der Zellen des Ganglions selber, so wird man sofort finden, dass letztere die erstere sehr stark übertrifft. Wollte man also annehmen, dass die Fasern, welche den peripherischen Nervenstamm jetzt bilden, als Ausläufer aus den Ganglienzellen herkommen, die zu derselben Zeit im Ganglion gefunden werden, so müsste man jedenfalls einräumen, dass eine große Zahl der Ganglienzellen an dieser Faserbildung keinen Antheil nehmen. Und prüft man auf feinen Schnitten die Zellen, welche das Ganglion zusammensetzen, so sieht man in der That zwischen jenen oben beschriebenen peripheren Fasersträngen viele Zellen, welche an einander mehrseitig sich abplatten, andere, welche als Kugeln dazwischen liegen und wiederum andere, welche mehr oder weniger die Spindelform angenommen haben. Von keiner dieser Zellen aber kann man mit irgend welcher Sicherheit behaupten, sie stünden im Zusammenhang mit den Fasersträngen.

Blickt man andererseits bei demselben Embryo auf die Verhältnisse des Ganglions des N. buccalis, des zweiten aus der Facialplatte hervorgehenden Schleimcanalnerven, welcher seiner Richtung halber eben so wie sein Ganglion bei Frontalschnitten im Querschnitt getroffen wird, so kann man sich noch besser überzeugen, dass die Zahl der von diesem Ganglion abgehenden Fasern seines Stammes bei Weitem geringer ist, als die Zahl der das Ganglion bildenden Zellen.

In beiden Fällen also muss man zugeben, dass, so wahrscheinlich es sei, dass die Rindenzellen der beiden Ganglien kettenartig zusammenhängende Fasern herstellen, so wenig Sicherheit bestehe,

dass centraler gelegene Zellen sich an dieser Faserbildung betheiligen. Die Möglichkeit indess, dass eine gewisse Anzahl solcher centraler gelegener Zellen, die aber doch nicht eigentliche Ganglienzellen sind, bei der Faserbildung sich betheiligen, soll hier keineswegs in Abrede gestellt werden, nur muss angenommen werden, dass eine große, ja wohl die größte Zahl dieser centralen Zellen keine Fasern aussenden, auch nicht mit kettenartigen Fasern bereits in Zusammenhang stehen.

Während nun aber der peripherische Nervenstamm in der Weise, wie wir oben sahen, durch fortschreitende Differenzirung von Ectodermzellen an Ausdehnung wächst, wächst gleichzeitig das Ganglion sowohl in seiner centralen Zellenmasse wie auch in der Zahl der die Rinde bildenden Zellen, und das Wachstum dieser beiden Zellarten führt gleichzeitig zu einem stärker ausgesprochenen Unterschiede in ihrer äußeren Erscheinung. Die centralen Zellen nämlich erscheinen blasser und von homogenerem Plasma mit größerem Kerne gebildet, in den kleineren Rindenzellen hingegen zeigt sich eine stärkere Ansammlung von Chromatinkörnchen, die ihnen ein dunkleres Ansehen giebt und es erleichtert, centrale und Rindenzellen gleich beim ersten Blick zu unterscheiden.

Zwischen den centralen blasseren Zellen bemerkt man aber dennoch eine Anzahl dieser körnchenreicheren Rindenzellen, von deren Betheiligung an der Faserbildung ich bereits sprach. Es ist mir nicht gelungen festzustellen, ob dieselben durch Einwanderung von der Rinde zwischen die centralen Zellen gerathen sind, oder ob sie von Hause aus dort sich befanden und erst nachträglich durch die stärkere Accentuirung ihres Chromatinreichthums von den blasseren und etwas größeren centralen Zellen leichter unterscheidbar werden. Ich habe Gründe, die ich weiter unten hervorheben werde, die erstere der beiden Alternativen für die richtige zu halten.

Gleichzeitig aber mit dem Eindringen und Ausbreiten der chromatinreicheren Rindenzellen zwischen den blasseren centralen Zellen des Ganglions sieht man in allen Hirn- wie Spinalganglien einen überaus lebhaften Zellvermehrungsprocess vor sich gehen. Und wiederum sind es die chromatinreichen Rindenzellen, welche diesen Vermehrungsprocess durchmachen.

Zunächst stellt er sich dar in einer großen Zahl von normalen Mitosen, die in allen Phasen beobachtet werden. Hat dieser Process in den Ganglien einmal begonnen, so kann man darauf gefasst sein, zahlreiche Chromatinkörperchen isolirt zwischen den Ganglienzellen zu

finden, jedes umgeben von einer hellglänzenden Substanz. Die Chromatinkörperchen sind in den verschiedensten Abstufungen ihrer Größe zu beobachten, von solchen an, welche mit ihrer umgebenden Substanzschicht beinahe die Größe einer der Rindenzellen haben, bis herab zu wohl zwanzigmal kleineren (Taf. 21 Fig. 7 *a—w*).

Als ich zuerst auf diese Chromatinkörperchen und Körnchen aufmerksam ward, hielt ich sie für Zerfallproducte von Ganglienzellen. Ich sah sie nämlich dem N. nasociliaris auf seinem Verlauf vom G. mesocephalicum bis vorn an die Nasengrube eingefügt, und da ich wusste, dass dieser Nerv von Hause aus die vorderste Partie der Trigeminiplatte bildet, die ihre Ganglienelemente zumeist verliert, so sah ich die Chromatinkörperchen als den Ausdruck eines histolytischen Processes an. Eben so traf ich sie in ähnlicher Situation am vordersten Ende des N. ophthalmicus superficialis portio minor s. Trigemini, und da es mit diesem Nerven sich ähnlich verhält wie mit jenem, so glaubte ich um so mehr dieselbe Erscheinung auch auf dieselbe Weise deuten zu dürfen.

Ich bin indessen bei Zeiten eines Besseren belehrt worden und erkenne nun, dass es sich mit diesen Chromatinkörperchen nicht nur nicht um eine Histolyse, sondern gerade um das Gegentheil, um eine rapide Zellvermehrung handelt.

Es wird wohl nicht leicht sein, die Umwandlung der Chromatinkörperchen in neue Zellen continuirlich zu verfolgen und darzustellen. Aber wenn man mit Regelmäßigkeit die einzelnen Stadien des Gesamtprocesses auftreten sieht — ich werde weiter unten bei den Kiemenganglien und Spinalganglien noch einmal darauf hinweisen — und die jedesmaligen Resultate als Stufen eines rapiden Vermehrungsprocesses erkennt, so kann man schwerlich bezweifeln, dass die Umwandlung der Chromatinkörperchen zu Zellen sich vollzieht, und so ist man dazu berechtigt, die Details dieser Umwandlung aus den verschiedenen Bildern, die das Mikroskop offenbart, zu erschließen. Da indess die Phänomene der Mitose mir nur bruchstückweise aus eignen Forschungen bekannt sind, so gehe ich hier nicht näher darauf ein, empfehle aber um so mehr den Cytologen, ihre Aufmerksamkeit auf diese Vorgänge in den Selachierembryonen zu richten. Es will mich bedünken, als handle es sich bei dem obigen Process um multiple Kerntheilung innerhalb einzelner Zellen, da ich mir sonst die zahlreichen kleinen Chromatinkörperchen nicht erklären kann, die man in allen Kopfganglien findet, und für die sogar gewisse Stellen, wie z. B. die Verbindungsstelle des G. lateralis mit dem Wurzel-

stamme des Vagus, typisch zu sein scheinen, da sich hier derartige Phänomene mit Regelmäßigkeit beobachten lassen (Taf. 21 Fig. 6 *x*).

Verfolgt man nun auf etwas weiter entwickelten Stadien das Schicksal dieser Chromatinkörperchen, so wird man gewahr, dass sie sich durch das ganze Ganglion vertheilen (Taf. 19 Fig. 16 *x*) und den einzelnen Ganglienzellen anlegen (Taf. 21 Fig. 5 *x*, Fig. 7 *a, d*). Anfangs sind die Chromatinkörperchen noch vollkommene Kugeln, mit stark glänzender, dunkel gefärbter, centraler Chromatinkugel (Taf. 21 Fig. 7 *a, d, g, m, p, u*) und heller, ungefärbter Umgebung, auch zeigen sie noch beträchtliche Größenunterschiede. Allmählich gleichen sich letztere aus, gleichzeitig aber verändern auch einige Körperchen ihre Gestalt, platten sich in verschiedener Weise ab und legen sich den einzelnen Ganglienzellen dicht an (Taf. 21 Fig. 7 *n, o, s, w*). Die Chromatinkugel wird manchmal pyramidenförmig, manchmal halbmondförmig, auch ist ihre Peripherie nicht mehr so scharf gegen den hellen Zellinhalt — denn so darf ich wohl jetzt schon die helle Umgebung der Chromatinkugel nennen — geschieden, letzterer aber legt sich wie eine Kappe oder Platte der benachbarten Ganglienzelle auf.

Die nächste Entwicklungsphase stellen die einzelnen Kopfganglien mit zahlreichen und größer gewordenen Ganglienzellen dar. Fast jeder Ganglienzelle liegen ein oder zwei der jetzt zu normalen Zellen herangewachsenen Chromatinkörperchen an, und unterscheiden sich von ihr nur durch etwas geringere Größe und stärker tingirten Zellinhalt, welcher von den nun wieder in der ganzen Zelle verbreiteten kleinen Chromatinkörnchen herrührt, die durch Decentralisation aus der Chromatinkugel hervorgegangen zu sein scheinen (Taf. 21 Fig. 1—5). Die Ganglienzellen sind nach wie vor blass, haben einen sehr gleichmäßig und fein gekörnten Inhalt und einen großen kugligen Kern, der beinah die ganze Zelle ausfüllt und meist zwei, gelegentlich auch drei kleine dunklere Körnchen aufweist. Zwischen den Ganglienzellen ziehen Nervenfasern durch, mit deutlichen langen, körnchenreichen Kernen, den SCHWANN'schen Kernen, deren Tinktion eben so stark ist, wie diejenige der den Ganglienzellen anlagernden Zellen (Taf. 21 Fig. 1—4).

So erscheinen die Ganglien des N. ophthalmicus superficialis, des Buccalis, des Lateralis, also die specifischen Seitenorganganglien. Die Ganglien des Trigemini, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus zeichnen sich im gleichen Stadium durch den Besitz wesentlich kleinerer Ganglienzellen aus, so dass der Größenunterschied zwischen

ihnen und den sich ihnen auflagernden, chromatinhaltigen Zellen geringer ist. Man kann sagen, dass die Ganglienzellen der letztgenannten Ganglien doppelt so groß sind, wie die aufgelagerten Zellen (Taf. 21 Fig. 5), während bei den erstgenannten die Ganglienzelle an Größe die aufgelagerten Zellen um das Drei- und Vierfache übertrifft (Taf. 21 Fig. 1—4).

Normale Mitosenbildungen fahren übrigens in allen Ganglien fort, für Vermehrung sowohl der SCHWANN'schen Kerne wie auch der aufgelagerten Zellen zu sorgen, und so sehen wir denn in höheren Embryonalstadien jede einzelne Ganglienzelle eingefasst von einer Anzahl der aufgelagerten Zellen, die unter einander in gewissen Beziehungen stehen (Taf. 21 Fig. 1—3). Fast regelmäßig nämlich liegen zwei solcher Zellen in entgegengesetzter Richtung, also, wenn man den Ausdruck gelten lassen will, an den beiden Polen der Ganglienzellen; ihr Kern hat meist eine dreieckige oder besser gesagt pyramidenförmige Gestalt; die Spitze der Pyramide ist der Ganglienzelle abgekehrt. Man sieht aber deutlich, dass dem Plasma der Ganglienzelle auch an anderen Stellen Zellen aufgelagert sind, die meistens durch feine Fasern unter einander und mit den Polzellen in der Weise verbunden sind, dass sie die Ganglienzelle ganz einschließen.

Es ist klar, was wir jetzt vor uns haben.

Die aufgelagerten Zellen stellen die Ganglienzellkapseln her, die beiden Polzellen aber sind die letzten Glieder der Nervenfaserketten, welche sich mit ihrem Plasma der Ganglienzelle anlagern und sekundär mit ihr verbinden.

So unerwartet dies Resultat auch erscheinen mag, so bestimmt muss ich doch behaupten, dass die Kapseln der Ganglienzellen eben so wenig mit dem Bindegewebe zu thun haben, wie die SCHWANN'sche Scheide und die SCHWANN'schen Kerne; beide Gebilde sind vielmehr ectodermatisch.

Aber damit erschöpft sich keineswegs die Tragweite dieser Tatsache. Ihre größte Bedeutung liegt vielmehr darin, dass die Ganglienzelle als solche gar keinen Antheil an der Bildung der Nervenfaser resp. des Achsencylinders nimmt. Was man bisher, auch bei Knochenfischen und Selachiern, als Fortsatz der peripherischen Ganglienzelle beschrieben hat, steht mit der Ganglienzelle in keinem genetischen, sondern nur in Contact-zusammenhang.

Die oben erwähnten Polzellen sind SCHWANN'sche Zellen, wie alle übrigen Nervenzellen, sie treten in Zusammenhang mit den Faserketten, welche vom Ectoderm herkommen und erzeugen in sich genau so wie jene ein Stück des Achseneylinders. Nur darin weichen sie von den anderen Nervenzellen ab, dass ihre der Ganglienzelle zugekehrte Seite sich nicht faserartig oder spindelförmig auszieht, vielmehr legt sich die Zelle wie eine Kappe oder Platte auf das Plasma der Ganglienzelle auf und scheint mit demselben zu verschmelzen. Aber da man fast immer eine ziemlich scharfe Grenze zwischen dem Plasma der Ganglienzelle und dem der Nervenzelle erkennen kann, die manchmal so bestimmt ist, dass beider Plasma an einander abgeplattet erscheint, so ist wohl anzunehmen, dass zunächst keine Durchdringung, sondern eben nur ein Contact stattfindet. Dafür spricht auch, dass in etwas späteren Stadien der Achseneylinder dieser aufgelagerten Nervenzelle sich mit seinen Fibrillen strahlenförmig über das Plasma der Ganglienzelle ausbreitet.

Aber auch die Kapselzellen haben ihr sehr eigenthümliches Verhältnis zur Ganglienzelle. Es ist bekannt, dass durch die meisten Conservirungsmethoden die Ganglienzellkapsel von dem Plasma der Ganglienzelle abgehoben wird — ja häufig macht es den Eindruck, als sei der Zwischenraum zwischen Beiden normal. Das ist indessen sicher nicht der Fall, denn man sieht auch bei Embryonen ziemlich häufig die Kapsel der Ganglienzelle dicht aufgelagert, ohne dass der geringste Zwischenraum übrig bliebe. Es kommt aber auch nicht selten vor, dass die Kerne der Kapsel nur zum Theil mit der letzteren sich abheben, während andere auf dem Plasma der Ganglienzelle liegen bleiben. Und da ist es denn bemerkenswerth, dass man fast immer, wenn die Kapselbildung begonnen hat, eine plasmatische Rindenschicht der Ganglienzelle von ihrer centralen Plasmamasse unterscheiden kann und die Kapselkerne, welche auf dem Plasma verbleiben, in eben dieser Rindenschicht vorfindet. Dieselbe erscheint etwas stärker gekörnt, als die centrale, und färbt sich mit Hämatoxylin dunkler als das centrale Plasma der Ganglienzelle. Sie beginnt sich zu bilden, wenn die ersten Kapselzellen sich der Ganglienzelle auflagern, und hält mit ihrer Vermehrung auch gleichen Schritt; somit ist es kaum zu bezweifeln, dass die Rindenschicht durch das Plasma der Kapselzellen hergestellt wird und von Hause aus der Ganglienzelle nicht angehört (Taf. 21 Fig. 3 r).

Sieht man nun weiter auf die Beziehungen der Ganglienzelle zu den an- und abgehenden Achseneylindern, so wird man bald gewahr, dass die Ausstrahlung der Fibrillen beider Fasern innerhalb dieser Rindenschicht erfolgt, woraus sich die bedeutsame Thatsache ergibt, dass die eigentliche Ganglienzelle zunächst gar nichts mit den Nervenfasern zu thun hat, vielmehr von ihnen resp. vom Plasma der Kapselzellen, die ihrerseits aber nichts als Nervenzellen sind, umspounen resp. umflossen wird, während erst allmählich, in noch unbekannter Weise, intimere Structur- und Functions-Beziehungen zwischen den beiden Zellarten und ihren plasmatischen Bestandtheilen sich herstellen.

Ehe ich indessen diese neue Auffassung, zu der wir durch die vorstehend dargelegten Thatsachen geführt werden, weiter erörtere, will ich die Bildung anderer sensibler Nerven behandeln und wende mich zunächst zu dem Nervencomplex, welcher den Hyoidbogen versorgt.

3. Histogenese des *N. hyoideus* und *N. palatinus*.

Die Facialis-Gangliengruppe giebt außer den sog. dorsalen Ästen, unter welchem Namen die *N. ophthalmicus superficialis* und *buccalis* verstanden werden, auch dem *N. hyoideus* und *maxillaris externus* den Ursprung. Letzterer soll uns indessen hier nicht beschäftigen, da er als Schleimcanalnerv in die Kategorie der oben behandelten Nerven fällt und histogenetisch nichts Neues liefert. Die ihn betreffenden Probleme sind wesentlich morphologisch-phylogenetischer Natur und werden an anderer Stelle abgehandelt werden. Dagegen ist der *N. hyoideus* als gemischter Kiemenbogenmerv ein Gebilde, welches andere Verhältnisse darbietet, als die Schleimcanalnerven, und in seiner Entwicklung von ihnen abweicht.

Der *N. hyoideus* entspringt aus dem *G. geniculi*, dem am weitesten ventralwärts gelegenen Theil der Facialis-Acusticus-Ganglienplatte. Dieses Ganglion liegt vor der Ohrblase am Beginn des Hyoid-Kiemenbogens, an dessen Vorderrand. Seine vordere und Außenfläche liegt dem Ectoderm dicht an, und schon im ersten Beginn seiner weiteren Differenzirung nimmt diese Ectodermpartie Antheil daran. Bei einem Embryo von *Scyllium canicula* im Stadium *L BALFOUR'S* sind die Ectodermzellen hier in lebhafter Vermehrung begriffen und stellen rasch eine stärkere Wucherung chromatinreicher

Zellen her, welche sich den aus der Ganglienleiste herrührenden Zellen des G. geniculi beifügen. Anfänglich sind beide Zellarten noch leicht zu unterscheiden: während die Ganglienleistenzellen spindelförmig ausgezogen erscheinen, sind die Ectodermzellen des Kiemenbogens theils rund, theils an einander eckig abgeplattet (Taf. 20 Fig. 1 u. 2 Nz). In wenig älteren Stadien vermehrt sich der Zellreichtum der Ectodermwucherung; dieselbe schiebt sich eben so sehr nach innen vom G. geniculi an seine Vorderseite, wie sie auch an der Vorderseite des Hyoidbogens (also an der Hinterseite der Spritzlochspalte) nach abwärts zunimmt. Die Wandung des Hyoidbogens besteht an dieser Stelle aus cylindrischen Epithelzellen, zwischen denen verschiedentliche Mitosen erscheinen, die immer an der freien Oberfläche des Cylinderepithels gefunden werden.

Während diese branchiale Ectodermwucherung sich dem G. geniculi anfügt, sind bereits Zellen des letzteren zwischen die Ektodermwandung und den Muskelschlauch der Hyoidkopfhöhle nach abwärts vorgedrungen zur Anlage des N. hyoideus (Taf. 20 Fig. 1 N.h). Das Wesentliche dieses Processes besteht darin, dass das G. geniculi sich ventralwärts spindelförmig zuspitzt, wobei einige seiner Zellen an einander vorbeigleiten, sich noch mehr in die Länge ziehen und wie die Zellen der Schleimeanalnerven in ihrem Plasma Achseneylinder differenziren, welche zur Bildung einer Gesamtfaser verschmelzen. Auch bei diesen Nerven, die also keine specifischen Sinnesorgane mit dem Centralnervensystem zu verbinden haben, ist die Histogenese der Nervenfasern ganz dieselbe, wie bei den Schleimeanalnerven, nur ist der Unterschied festzuhalten, dass die erste Entwicklung des N. hyoideus vom Ganglion zur Peripherie, nicht umgekehrt, geht, und dass auch auf demselben Wege der Nerv sich weiteres Zellmaterial für sein Längswachsthum beschafft, wobei freilich Zelltheilung der bereits bestehenden Fasern eben so wie bei allen übrigen Nerven eine wesentliche Rolle spielt.

Am Stadium *L* und an späteren Stadien habe ich genau konstatiren können, dass von den so auswachsenden Nervenfasern des N. hyoideus einzelne Zellen schon sehr früh ihren Achseneylinder an Zellen des Ectoderms senden. Ob sie damit verschmelzen oder zwischen ihnen frei an der Oberfläche hervortreten, habe ich einstweilen nicht untersucht, da die Frage der Nervenendigungen nicht zu den Problemen gehört, welche ich diesmal zu behandeln unternahm. Nur glaube ich aussprechen zu dürfen, dass die sensiblen Hyoidfasern zunächst vom Ganglion an die Peripherie sich begeben, nicht

umgekehrt. Ob auch der letztere Modus bei der weiteren Ausbildung des Nerven seinen Antheil hat, vermag ich vor der Hand nicht zu behaupten, freilich noch weniger in Abrede zu stellen.

Was aber in noch höherem Grade den N. hyoideus von den oben behandelten Schleimcanalnerven unterscheidet, ist sein Charakter als gemischter Nerv. In seiner Bahn verlaufen nicht bloß sensible Fasern, sondern auch die zur Innervirung der Kiemenbogen-Muskulatur bestimmten motorischen Fasern.

Ich habe mir angelegen sein lassen, auch über ihre Bildung ins Klare zu kommen, und möchte die Vermuthung aussprechen, dass sie aus demselben Zellmaterial sich aufbauen, wie die sensiblen Fasern. Ich habe Nervenzellen beobachtet, welche, in der Mitte des Hyoidbogens gelegen, ihren Achsencylinder an die benachbarte vordere Wandung der Kopfhöhle richten (Taf. 20 Fig. 4 y). Ob dieser Achsencylinder, der natürlich zunächst nur ein Product einer Nervenzelle ist, sich bereits mit der entsprechenden Muskelzelle in irgend welchen plasmatischen Contact gesetzt hat, vermag ich nicht zu entscheiden¹. Die Muskelzelle aber, an welche sich der Achsencylinder begiebt, hat noch keine weitere Differenzirung aufzuweisen: sie ist eine einfache aus Plasma und Kern bestehende Embryonalzelle. Wir werden weiter unten sehen, dass man auch zu ähnlich früher Zeit embryonale Achsencylinder zwischen den Zellen der Myotome erkennen kann.

Woher stammt nun die Nervenzelle, welche den Achsencylinder liefert, der offenbar dazu bestimmt ist, motorisch zu wirken? Die motorischen Nerven der Kiemenbogenmuskulatur gehören bekanntlich zur Kategorie der Seitenhornfasern, und nach den alten Anschauungen müsste dieser Achsencylinder der Ansläufer einer Seitenhornganglienzelle sein, welche zu dem motorischen Wurzelgebiet des Facialis gehört. In der That besitzt der betreffende Embryo bereits den Anfang der Seitenhornfasern in seinem Wurzelstrange; aber behaupten zu wollen, dass eine dieser Fasern das Ganglion und den peripherischen Nervenstamm so weit durchzogen habe, um bereits bei einer

¹ In der 14. Studie und eben so in der 16. (pag. 33) habe ich hervorgehoben, dass die auswachsenden motorischen Nerven gleich von vorn herein in plasmatischen Contact mit den Myotomen treten. Ob sich diese Behauptung aufrecht halten lässt, ob es sich nicht vielleicht um zufällige Berührung, die ohne Folge bleibt und vielleicht durch die Conservirung bewirkt ist, handelt, ist mir sehr zweifelhaft geworden. Vielleicht gelingt es später, sogar die Bildung der motorischen Endplatten in ihren histogenetischen Einzelheiten zu ergründen.

embryonalen Muskelzelle angekommen zu sein, wäre doch sehr gewagt, denn es ist nicht daran zu denken, eine solche Faser isolirt verfolgen zu wollen. Aber weiter unten, bei Erörterung der Wurzelbildung dieser und anderer Nerven, werden wir Umstände kennen lernen, welche eine solche Anschauung überhaupt überflüssig, ja sogar irrig erscheinen lassen, da die motorischen eben so wenig wie die sensiblen Nerven auswachsende Fasern einer einzelnen Ganglienzelle, sondern Producte von kettenartig verbundenen Nervenzellen sind. Die aus dem Medullarrohr hervorwachsende Faser der Seitenhornnerven verbindet sich anscheinend sofort mit Nervenzellen der Ganglienleiste, und mittels derselben wird sich auch im Laufe der weiteren Entwicklung eine Nervenfaser herstellen, deren Endapparat aus eben der Nervenzelle hervorgeht, die auf Taf. 20 Fig. 3 abgebildet ist, falls nicht diese Zelle selbst sich noch vorher theilt und andere Nervenzellen oder aber Zellen des motorischen Endapparates producirt, durch welchen die Endigung der Faser resp. ihre Verbindung mit der betreffenden Muskelfaser hergestellt wird.

Die fortschreitende Entwicklung des N. hyoideus bietet aber noch weitere und sehr interessante Züge.

In den Stadien *O* und *P* BALFOUR's macht sich die (schon oben erwähnte) multiple Kernvermehrung auch in den Zellen des G. geniculi geltend und führt dazu, dass die Rindenzellen, ferner die Zellen der branchialen Ektodermwucherung das Ganglion durchsetzen und die Zahl der Nervenzellen in starker Weise vermehren. In seinen Einzelheiten schließt sich dieser Process durchaus dem bereits oben pag. 285 ff. geschilderten an. Ehe aber die Zellen der branchialen Wucherung sich ganz mit den Zellen des Ganglienleistentheils des G. geniculi vermischen, geht von dem vorderen inneren Winkel des letzteren die Bildung eines Nervenstammes aus, welcher sich nach innen auf der dorsalen Kante der Spritzlochwandung entlang streckt. Ich habe genau zu beobachten gesucht, ob an der Bildung dieses Nerven sich Zellen der Wandung des Spritzloches in der Weise der Schleimanäle betheiligen, habe aber nichts derart gesehen. Vielmehr erscheint mir der neue Nerv durch das Fortschieben von Nervenzellen aus dem Ganglion geniculi zu entstehen. Freilich legt er sich der Spritzlochwandung dicht an, und da die Kuppe derselben mit der branchialen Nervenzellwucherung noch zusammenstößt, so ist es schwer zu sagen, ob die Anfangszellen des N. palatinus — denn um ihn handelt es sich hier — nicht doch aus dieser Verdickung herkommen. Aber sein weiteres, peripheres Auswachsen

geht am Vorderrande der Spritzlochspaltenwandung vor sich, ohne gleichzeitige Aufnahme aus dem Epithel dieser Wandung stammender Zellen. Wie weit freilich das Epithel resp. einzelne seiner Zellen sich zu Endorganen der Zweige des *N. palatinus* ausbilden und mit seinen Fasern sich verbinden, lasse ich einstweilen dahingestellt. Da aber der *N. palatinus*, nachdem er eine Strecke weit der Spritzlochwandung angelagert gewesen ist, sich von ihr entfernt und durch das Mesoderm durchwächst, so kann er auf diesem letzteren Wege natürlich keine neuen Epithelzellen an seinem freien Ende incorporiren, muss also am Grunde oder durch Theilung der ihn zusammensetzenden Zellen das Material zur Faservermehrung resp. zum weiteren Längswachsthum empfangen. In einem späteren Stadium sehe ich den Palatinus als einen dicken Stamm vorn aus dem *G. geniculi* vor dem Spritzloch nach abwärts steigen. Er kreuzt daselbst den dorsalen Theil der Spritzlocharterie und läuft dann den Gaumen entlang bis beinah zur Nase hin. Sein Stamm verschmälert sich allmählich, bis er schließlich in eine Reihe von Zweigen sich auflöst, welche nur aus je einer Zelle bestehen, in denen man nur den Kern und das Plasma erkennt, noch nicht einmal den differenzirten Achsencylinder. Es bleibt einstweilen fraglich, ob diese Endausbreitung durch Abspaltung von Zellen des Gaumenepithels bewirkt wird. Rührten die vordersten, also eben diese noch undifferenzirten Zellen aus dem Ganglion her, so müssten sie früher aus demselben hervorgegangen sein, als die späteren, welche den Stamm bilden. Letztere aber haben schon ganz deutliche Achsencylinder, ja z. Th. sogar Fibrillen in demselben. Es müssten also die ersten Zellen am längsten undifferenzirt geblieben sein — was zwar gewiss nicht unmöglich, aber doch a priori nicht wahrscheinlich ist. Indess vermag ich der vielfachen anderen Aufgaben wegen für diese, wenn auch wichtige Frage im Augenblick nicht die erforderliche Zeit zu gewinnen und muss ihre Lösung vertagen.

An dem Hauptstamme, dem eigentlichen *N. hyoideus*, erfolgt nun eine weitere charakteristische Entwicklung, deren Darstellung aber nur möglich ist, wenn ich vorher einige Worte über die Composition der Kiemenbogen sage, die schwerlich allen Lesern bekannt oder gegenwärtig sein wird. Ich kann mich dabei auf eine frühere Studie berufen, die vierte, welche unter dem Titel »die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier« (Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1884) auf pag. 105 ff. eine Darstellung der Entstehung und Differenzirung der Gefäße des Kiemenbogens giebt.

In der erwähnten Studie wird u. A. beschrieben, wie anfänglich nur die Arterie besteht, welche vom Conus arteriosus zur Aorta verläuft, wie aber allmählich, gleichzeitig mit der Ausstülpung von Kiemenblättchen, an der Arterie kleine Schleifen entstehen, welche unter einander einen kleinen aufsteigenden Verbindungsstamm bilden, den ersten Beginn der Kiemenvenen. Diese Kiemenvenen laufen aber anfänglich nur als Nebenläufe von einem ventraleren Theil der Arterie zu einem dorsaleren. Es entstehen zwei solcher Kiemenvenen, eine hintere und etwas später eine vordere. Zwischen beiden Venenstämmchen bilden sich zwei Quergefäße, deren eines allmählich sehr groß wird und die Blutmasse des ventralen Theiles der hinteren Hyoidvene fast ganz in den dorsalen Theil der vorderen überleitet; diese letztere wird dann, nach Absehnürung der Arterie, das Hauptgefäß zur Beförderung des branchialen Blutes in die Aorta.

Inmitten dieser drei großen Gefäßstämme, oralwärts von der muskelbildenden Kopfhöhle, nach außen von den sich allmählich bildenden Kiemenbogenknorpeln verläuft nun der Kiemnerv — in unserem Falle also der N. hyoideus.

Nachdem er bis in den ventralen Theil des Kiemenbogens, sogar bis in die Nähe der ventralen Mittellinie mit seinen Faseranfängen vorgedrungen ist und in der oben bezeichneten Weise bereits einige Verbindungen mit seinen Endorganen, seien sie nun Epithelzellen der Haut oder Zellen der muskelbildenden Kopfhöhle, vorgenommen hat, geht nicht nur eine stets fortschreitende Verstärkung dieser Faserbildung vor sich, sondern es gleiten auch mit den faserbildenden Zellen Ganglienzellen ventralwärts. So sieht man denn im Stadium *P BALFOUR's* und auch später den Lauf des N. hyoideus mit einigen dunkel gefärbten Zellen besetzt, die sichtlich keinen Antheil an der Faserbildung nehmen, dagegen allmählich zu kleinen Agglomerationen sich anordnen, denen eine ganz bestimmte Regelmäßigkeit zukommt (Taf. 20 Fig. 5, 6 *S.g.*). Und gerade die Quereommissuren der beiden Branchialvenen sind es, welche topographisch wichtig für diese kleinen Ganglien werden. Das größte derselben bleibt genau dorsal von der Quereommissur dem N. hyoideus angelagert und umgibt mit seinen Ganglienzellen den Nervenstamm an seiner Außenseite. Dorsalwärts davon auf halbem Laufe des Nerven zwischen diesem Ganglion der Quereommissur und dem eigentlichen Ganglion geniculi (eben so auch bei den anderen Kiemennerven) liegt gleichfalls ein beträchtliches Ganglion, von dem zahlreiche Nervenfasern an die dorsale Partie der Kiemenmuskulatur gehen; dann findet man

wiederum ventralwärts von der Quercommissur der Kiemenvenen ein sehr ausgeprägtes Ganglion, und schließlich noch eine Reihe kleinerer Ganglien auf dem noch weiter ventralwärts gerichteten Laufe des N. hyoideus — dessgleichen auch auf dem N. glossopharyngeus und auf den Vagusästen der übrigen Kiemenbögen.

All diese größeren und kleineren Ganglien des Hyoidbogens stammen natürlich von dem Hauptganglion, dem G. geniculi ab. Da sie sich in allen Kiemenbögen wiederfinden, so ist nicht daran zu zweifeln, dass es sich um eine normale Bildung handelt, und prüft man ältere Stadien, so erkennt man diese Zellen als kleinere Ganglienzellen und hat wohl jedes Recht, sie mit dem Namen sympathische Ganglienzellen zu belegen. In der That sind die Bildungsweise dieser Ganglien und ihre topographische Beziehung zu den großen Gefäßen der Kiemenbögen Grund genug, in ihnen die bisher vermissten sympathischen Ganglien der Kopfnerven der Selachier zu erblicken (Taf. 20 Fig. 7 *S.g.*), welche also nicht, wie Oxodr's Hypothese behauptete, der ich mich auch eine Zeit lang anschloss, im Verbande der Kopfganglien verbleiben. Vielleicht ist diesen Kiemenbogenganglien noch eine wichtige phylogenetische Bedeutung zuzusprechen, wenn es sich einmal darum handeln wird, sowohl den Ursprung des eigentlichen Sympathicus als auch die Urgeschichte des Gefäßsystems der Wirbelthiere in grundlegender Weise zu bearbeiten. In diesem letzteren Betrachte ist es wichtig, gleich hier zu erwähnen, dass an anderer Stelle der Nachweis geführt werden soll, wie die Atrio-Ventricularganglien durchaus mit diesen Kiemenbogenganglien seriell zu homologisiren sind, da sie aus dem letzten Vagusganglion in eben derselben Weise hervorgehen, wie diese Ganglien des Hyoidbogens aus dem G. geniculi (Taf. 20 Fig. 9, 11, 12 *At. V.G.*)¹.

¹ Es ist anfänglich meine Absicht gewesen, diesen Abbildungen entsprechenden und ausführlicheren Text beizugeben: ich habe es aber unterlassen, da die zu behandelnden Probleme zu groß und zu fremdartig für die vorliegende Studie erschienen. In der That handelt es sich dabei mehr um die phylogenetische Bildungsgeschichte des Herzens und des ganzen Körperabschnittes zwischen der letzten Kieme und den Nieren, als um die Histogenese der Nerven; die Wichtigkeit der bezüglichen Probleme ist aber so groß, dass sie den Anspruch erheben dürfen, in einer oder mehreren Studien für sich allein behandelt zu werden. Sie können erst in Angriff genommen werden, wenn die Hand an die Lösung der gesammten Blutgefäßfragen gelegt wird; ich muss mich deshalb hier mit diesen Andeutungen begnügen.

Hervorheben möchte ich ferner noch, dass es mir vielfach gelungen ist, bereits in frühen Stadien — z. B. im Stadium *O BALFOUR'S* — Nervenzellen mit beginnender Achsencylinderbildung an die noch sehr ursprüngliche Gefäßwandung der Kiemenarterie sich begeben zu sehen. Da um diese Zeit die Arterienwandung noch nicht die verschiedenen Schichten besitzt, die sie später aufweist, da zumal noch keine muskelbildende Schicht vorhanden ist, so begreift sich leicht, wie das vasomotorische Nervennetz überhaupt zu Stande kommt. Es brauchen eben nur in so frühzeitigen Stadien Nerven- resp. Ganglienzellen von diesen größeren sympathischen Kiemenbogenganglien sich an die Wandung der Gefäße, neben denen sie von Hause aus liegen, zu schieben, um allmählich durch Zelltheilung und fortgesetzte Einwanderung an die innersten Schichten der Gefäßwandung zu gelangen und schließlich von den sich anlagernden Muskelzellen und Bindegewebszellen eingeschlossen zu werden. Das Problem, welches so lange in der Anwesenheit der zahlreichen Ganglien und Ganglienzellen im Inneren der Gefäßwände lag, ist auf diese Weise leicht zu lösen. Schwieriger ist dagegen die Frage zu beantworten, ob das Nervennetz der Gefäßwandungen motorisch oder sensibel sei, und ob die Fasern, welche die Ganglien der Gefäßwandung umspinnen, zu der einen oder der anderen Classe dieser Nerven gehören. Aber da wohl viele der bisherigen Fragestellungen bezüglich des peripherischen Nervensystems durch die in dieser Studie gegebenen Aufklärungen über die Entwicklung und Histogenese desselben eine wesentliche Veränderung erleiden dürften, so mag auch diese Frage vielleicht anders zu stellen sein.

Es liegt nicht im Plane dieser Studie, eingehender derlei Detailaufgaben zu behandeln, und so begnüge ich mich mit den vorstehenden Darlegungen und Abbildungen über die Entwicklung eines typischen Branchialnerven. Wir sahen das Ganglion aus den Elementen der Ganglienleiste hervorgehen, sich mit einer lateralen, resp. epibranchialen Ectodermwucherung verbinden, welche zu zahllosen Nervenzellen und Kapselzellen sich umwandelt; wir sahen ferner den Nervenstamm aus diesen kettenartig an einander gereihten Nervenzellen hervorgehen und sich frühzeitig durch einzelne dieser Zellen mit seinen Endorganen, der Haut, dem Muskel und den Gefäßwandungen, in Contact setzen; wir sahen ferner das Auswandern von zahlreichen kleinen Ganglienzellen zur Bildung sympathischer Ganglien längs des Stammes des *N. hyoideus* und konnten auch die Entstehung des pharyngealen Nerven, des *N. palatinus* verfolgen.

Mehr von der Entwicklung eines spezifischen Branchialnerven zu berichten, ist an dieser Stelle nicht meine Absicht, und so wende ich mich nun zu einem typischen sensiblen Spinalnerven.

4. Histogenetische Differenzirung eines Spinalganglions und seiner Nerven.

Über den Ursprung und die Beziehungen der Ganglienleiste zum Medullarrohre spreche ich mich auch an dieser Stelle nicht aus; dazu wird eine bessere Gelegenheit sich finden, sobald die histogenetischen Fragen des Centralnervensystems zur Erörterung gelangen. Hier nehme ich die Ganglienleiste wiederum als gegeben und behandle die histogenetische Differenzirung eines einzelnen Ganglions vom Augenblick an, wo es sich anschickt, zu einem peripherischen Nerven auszuwachsen.

Die Gestalt eines solchen Ganglions ist zu dieser Periode die einer lang gezogenen Vase (Taf. 21 Fig. 8, 10). Wo die Vase ihren stärksten Querdurchmesser besitzt, kann man auf Schnitten eine wesentliche Differenzirung der das Ganglion bildenden Zellen erkennen. Diese Differenzirung besteht in der Bildung eines Gegensatzes zwischen centralen und peripherischen oder Rindenzellen (Taf. 21 Fig. 8 u. 11 *Rz*, *Gz*). Erstere erscheinen etwas größer und zugleich blasser gefärbt als letztere, deren Zellinhalt mit sehr viel mehr Chromatinkörnchen ausgestattet ist. Von Anfang an scheinen freilich alle Zellen denselben Chromatingehalt zu haben, wenigstens giebt es in früheren Stadien, so weit ich bis jetzt habe sehen können, keinen derartigen Gegensatz.

Ist aber die Scheidung in centrale und Rindenzellen einmal durchgeführt, so tritt sofort noch eine andere Differenzirung dazu. Eine feine Längsstrichelung, die sich besonders an der inneren Seite der oberen, dorsaleren Partie des Ganglions geltend macht, wird sichtbar; dessgleichen auch eine Strichelung an der äußeren ventralen Partie (Taf. 21 Fig. 9 *F*).

Diese Längsfaserung — denn um eine solche handelt es sich — ist schon von mehreren Autoren bemerkt worden, und mir ist sie seit vielen Jahren sehr gut bekannt. Aber erst in der letzten Zeit ist mir ihr Ursprung ganz deutlich geworden, und dadurch habe ich einen Irrthum einzusehen gelernt, in den ich selbst und alle früheren Autoren verfallen waren.

Die Längsfaserung ward nämlich als ein Auswachsen jener blasserer, centralen Zellen, aus denen die eigentlichen Ganglienzellen hervorgehen, angesehen. Die dorsalen Fasern sollten zu den Wurzelfasern werden, die ventralen den ersten Anfang der peripherischen Fasern bilden. In der That wird es auch so, aber der Irrthum steckt in der Meinung, dass diese Fasern durch Auswachsen der blassen centralen Zellen des Ganglions zu Stande kämen. Gerade diese centralen Zellen scheinen keinen Antheil an der Faserbildung zu nehmen, diese wird vielmehr ausschließlich durch die Rindenzellen bewirkt. Davon kann man sich überzeugen, wenn man Sagittalschnitte prüft. An ihnen erkennt man, dass die Fasern gegen beide Pole des Ganglions convergiren, aber am centralen Theile, wo die Ganglienzellen liegen, in die Peripherie aus einander weichen. Mustert man geeignete Sagittalschnitte, so findet man beim Heben und Senken des Tubus, dass an der Oberfläche des Ganglions zunächst eine oder zwei Schichten der Rindenzellen ersehen, dann Fasern, welche über die centralen Zellen hinweglaufen, darunter erst die centralen Zellen selbst. Die stärkste Faserbildung zeigt sich auf der dorsalen Hälfte des Ganglions, von der die Wurzelfasern ausgehen; da convergiren die Fasern zu einem Bündel, welches näher der Innenseite des Ganglions gelagert ist und später in die Medulla einwächst, wie wir weiter unten näher erkennen werden.

Noch deutlicher gewahrt man die Topographie der ersten Faserbildung in den Spinalganglien auf Horizontalschnitten. Da sich die Fasern schlecht färben, sobald in ihnen schon der embryonale Achseneylinder differenzirt ist, so kann man auf Horizontalschnitten, welche natürlich für die Spinalganglien Querschnitte bilden, die Lagerung der Fasern auf das deutlichste erkennen, wie die Abbildungen auf Taf. 22 Fig. 1—9 sie geben. Der dorsalste Schnitt besteht aus wenigen Rindenzellen, ohne jede Spur einer Faserbildung. Es sind das die Rindenzellen, welche das Ganglion noch mit der Längscommissur der Ganglienleiste in Verbindung setzen. Dann folgen Schnitte, in denen bereits ein oder zwei Achseneylinder getroffen sind, die aber noch nicht bis zum Einwachsen in die Medulla vorgedrungen sind. Auf den weiteren Schnitten vermehrt sich noch die Zahl der durchschnittenen Achseneylinder, die aber zu einem Bündel vereinigt sind. Es ist dabei zu bemerken, dass die Achseneylinder meist an der dem Centrum des Ganglions zugewendeten Seite gelegen sind, während die zugehörigen SCHWANN'schen Kerne an der

Peripherie liegen. Allmählich werden die Schnitte im Durchmesser größer, die Achseneylinder weichen aus einander, bleiben aber immer zwischen den Rinden- und centralen Zellen befindlich, bis schließlich, noch vor der Mitte des Ganglions, nichts von ihnen mehr zu sehen ist, und der Schnitt nur eine Menge von theils blassen, theils chromatinhaltigeren Zellen getroffen hat, die mit ihren Plasmamassen sich einander anpassen. Erst auf der ventralen Seite der Ganglien trifft man wieder distincte Faserbildung und durchschnittenen Achseneylinder, welche nach unten convergiren und den peripherischen Nerven in seiner ersten Anlage bilden.

Um diesen Process der Differenzirung eines Spinalganglions so sorgfältig wie möglich festzustellen, habe ich mich bemüht, die ersten Spuren der Faserbildung anzuschauen, und habe an einem sehr jungen Embryo von *Scyllium catulus* das Folgende bemerkt.

Die Ganglienleiste besteht noch in ihrer vollen Ausdehnung von vorn nach hinten, an den mittleren Rumpfganglien ist die Differenzirung in Rinden- und Centralzellen deutlich zu erkennen (Taf. 21 Fig. 8); die Rindenschicht ist meist nur von der Stärke einer Zelle. Dorsal- und ventralwärts von den Centralzellen spitzt sich das Ganglion zu, besteht aber nur aus Rindenzellen. Sobald die Schnitte die Längscommissur der Ganglienleiste ventralwärts überschritten haben, bemerkt man an einem Ganglion, dass eine an der inneren Seite gelegene Rindenzelle ganz in der Weise der Zellen, aus welchen die Schleimcanalnerven hervorgehen, einen Achseneylinder gebildet hat, welcher gegen das Medullarrohr, dem das Ganglion anliegt, sich umbiegt, fast möchte ich sogar sagen, eindringt. Beim Heben und Senken des Tubus kann ich mit Sicherheit genau das Bild erhalten, welches ich von den Querschnitten der Kettenfasern, die nur eine Zelle breit sind, kenne. Der Kern liegt neben der runden glänzenden Achseneylindersubstanz, beide umgeben von geringfügigem Plasma. An einigen anderen Ganglien sieht man ähnliche Bilder, die zu charakteristisch für die ersten Anfänge der Achseneylinderbildung sind, als dass man sie übersehen könnte. Ähnliche Bilder gewährt auch der ventrale Pol der Ganglien, an dem sich auch einzelne Zellen zur Faserbildung anschicken. Daneben gelagert sind die Anfänge der motorischen Nerven, deren ausgewanderte Medullarzellen schon einige Schritte weiter in der Differenzirung zu sein scheinen.

Gleichzeitig mit diesen Anfängen der Faserbildung geht ein anderer Process im Ganglion vor sich. Es schieben sich nämlich

erst wenige, dann immer mehr chromatinhaltige Rindenzellen zwischen die centralen Zellen, bis das ganze Ganglion davon durchwachsen ist (Taf. 21 Fig. 12). Sobald das geschehen ist, treten auch zwischen den centralen Zellen Fasern auf, welche das Ganglion durchziehen, aber die Ganglienzellen einstweilen unberührt lassen.

Derweil löst sich das Ganglion von der Ganglienleiste los, d. h. die Verbindungsbögen, die, immer dünner werdend, sich zwischen den einzelnen Ganglien ausspannen, reißen ein, und jedes Ganglion zieht die ihm benachbarten Stücke derselben an sich, aus ihnen einen weiteren Zuwachs der Rindenzellen gewinnend. Gleichzeitig wächst auch das Bündel der Wurzelfasern in die Medulla ein.

Es erfolgt nun auch in den Spinalganglien der rapide Zellvermehrungsprocess, den wir schon oben an den Ganglien der Schleimeanäle und des Lateralis kennen gelernt haben. Eine große Zahl der chromatinhaltigen Rinden- oder, wie sich jetzt schon bestimmt sagen lässt, Nervenzellen geht zur Mitosenbildung über, aus der theils durch einfache, theils durch multiple Kerntheilung eine überaus große Zahl neuer Nervenzellen hervorgehen (Taf. 21 Fig. 13x), und wie bei jenen Ganglien wird auch bei den Spinalganglien daraus das Material für die Polzellen — oder um mich der bereits bestehenden Terminologie anzuschließen: der COURVOISIER'schen Polarzellen und das der Ganglienzellkapseln.

Der letzterwähnte Process hat eine so weitgreifende Bedeutung für unsere Auffassung von der Natur und Bedeutung der Ganglienzellen, dass ich es für richtig halte, ihn auch bei den eigentlichen Spinalganglien im Detail zu schildern.

Bei *Pristiurus*-Embryonen von 28 mm Länge sieht man in Spinalganglien, z. B. in der Gegend der Beckenflosse die Ganglienzellen ziemlich locker neben einander liegen. Jede Zelle hat ihren kreisrunden oder etwas spindelförmig ausgezogenen, mit Carmin matt rosa tingirten Kern und einen beträchtlichen, etwas röthlichgrau gefärbten, überaus feinkörnigen Plasmaleib, welcher je nach der Lage der Zelle und ihrer Umgebung rund oder abgeplattet oder spindelförmig ausgezogen ist. Zwischen den Ganglienzellen sind kleinere ovale Zellen gelagert, angefüllt mit vielen dunkler gefärbten Körnchen, so dass man sie für »freie Kerne« halten möchte, da die Plasmahülle kaum wahrzunehmen ist. Mitunter liegen diese körnchenreichen Zellen den Ganglienzellen so dicht an, dass sie förmlich darauf geklebt zu sein scheinen; meistens aber haben beide Zellen noch keinen unmittelbaren Contact mit einander. Außerdem sieht man noch zwischen

den Ganglienzellen Faserzüge mit langgestreckten Kernen, die auch sehr körnchenreich sind.

Geht man weiter nach vorn, in die Gegend der Brustflosse, so gewahrt man schon bestimmtere Beziehungen zwischen den Ganglienzellen und den körnchenreichen Zellen. Kaum eine Ganglienzelle findet sich, der nicht an irgend einer Stelle ihrer Peripherie ein solcher Kern angelagert wäre. Hier und da sieht man auch Ganglienzellen, deren Plasma zwei solche Zellen anhaften.

Weiter oralwärts finden sich bei den über den Kiemen gelegenen Spinalganglien fast regelmäßig diese Körnchenzellen in Mehrzahl den einzelnen Ganglienzellen angelagert, und schließlich erkennt man an den vordersten Ganglien, die auf den Hypoglossus folgen, mit Deutlichkeit an einzelnen Ganglienzellen die Bildung einer besonderen, körnchenhaltigen Plasmasehicht in der Umgebung der aufgelagerten Zelle oder Zellen. Diese körnchenhaltige Plasmasehicht umgreift einen Theil des röthlichgrauen Plasmas der Ganglienzelle; in ihr, meist aber auf ihr ist der Zellkern der aufgelagerten Zelle gelegen. Solcher Zellen mit beginnender körniger Rindensehicht sind erst wenige in den vordersten Spinalganglien zu finden, die Mehrzahl zeigt nur die körnigen Zellen angelagert, von denen ein feiner Contour sich auf die Ganglienzelle begiebt, den Plasmatheil der körnigen Zelle andeutend, aus dessen Umwandlung die Rindensehicht der Ganglienzelle hervorzugehen scheint.

Je weiter der Embryo sich nun entwickelt, um so stärker wird die Zahl der aufgelagerten Zellen, um so dichter die körnige Rindensehicht, welche allmählich die ganze Ganglienzelle umschließt, und um so klarer wird auch die Verbindung der aufgelagerten Kerne mit Nervenfasern, welche das Ganglion durchziehen.

Fragte man mich nun, ob ich durch die obigen Darstellungen einen bündigen Beweis dafür geliefert zu haben glaube, dass die Rindensehicht der Ganglienzelle aus der Umwandlung des Plasmas der aufgelagerten Zellen — die ich nun mit dem Namen der Kapselzellen bezeichne, den sie in der That beanspruchen dürfen — hervorgehe, so kann ich für die Zellen der Spinalganglien kaum unbedingt Ja sagen. Dass es sich so verhält, ist mir sehr wahrscheinlich, aber ich kann nicht leugnen, dass es schwer sei, den Process Schritt vor Schritt zur Beobachtung zu bringen. Die Argumente, die am meisten für die Richtigkeit solcher Auffassung sprechen, sind die folgenden.

Keine Rindensehicht entsteht, ehe nicht eine oder zwei Kapselzellen sich dem Plasma der Ganglienzelle angelagert haben.

Die erste Spur der Rindenschicht bildet sich an derjenigen Seite der Ganglienzelle, der eine Kapselzelle angelagert ist.

Je mehr Kapselzellen sich anlagern, um so vollständiger umgiebt die Rindenschicht das Plasma der Ganglienzelle.

Sehr häufig liegen die Kerne der Kapselzellen ganz in der Rindenschicht, sobald dieselbe eine hinreichende Dicke erlangt hat.

An demjenigen Pole der Ganglienzelle, an den sich die Nerven-faser anschließt — oder, um mich der alten Ausdrucksweise zu bedienen: von dem der Ausläufer ausgeht — ist die Rindenschicht beträchtlicher und ganz besonders deutlich von dem centralen Plasma der Ganglienzelle geschieden.

Die Rindenschicht enthält immer größere Körnchen, als die centrale Plasmamasse der Ganglienzelle, und diese Körnchen sind chromatinreicher, als die der centralen Masse, was besonders bei Hämatoxylinfärbung in die Augen springt.

Die Grenze zwischen beiden Schichten ist bei Schnitten, welche die Ganglienzellen im Meridian treffen, bei jeder Vergrößerung fast immer deutlich.

Erst wenn die Rindenschicht hergestellt ist, entsteht die Membran der Kapsel, welcher die meisten Kerne der Rindenschicht eingefügt sind. Die Kapselmembran muss also ein Product der Rindenschicht sein. Wäre die Rindenschicht aber eine weitere Differenzirung des Plasmas der Ganglienzelle selbst, so müsste auch die Kapselmembran ein Product der Ganglienzelle sein — woher kämen aber dann die Kerne, die man doch mit größter Sicherheit sich der Ganglienzelle auflagern sieht, ehe eine Rindenschicht da ist? Die Provenienz der Kapselkerne und Kapselmembran aus Mesodermzellen ist ausgeschlossen, so bleibt also kaum etwas Anderes übrig, als die Annahme, dass die Rindenschicht der Ganglienzelle ein angelagertes Product der Kapselzellen selber sei.

Ich unterbreche hier die Schilderung der Ganglienentwicklung, um zunächst auf ein früheres Stadium zurückzugreifen und die Entwicklung des peripherischen sensiblen Nervenstammes darzustellen.

Die Entstehung des peripherischen sensiblen Spinalnerven greift zurück auf ein Stadium, bei dem es eben erst zur Differenzirung der centralen Zellen des Spinalganglions zu eigentlichen Ganglienzellen gekommen ist, in dem also der Gegensatz von blassen centralen Ganglienzellen und körnchenreichen Rinden- oder Nervenzellen fast noch latent oder eben in der Ausbildung begriffen ist (Taf. 21

Fig. 8). Um diese Zeit sind die einzelnen Ganglien, die Producte der Ganglienleiste, schmale, ventralwärts weit herabreichende Gebilde, ihre am weitesten nach unten reichenden Ausläufer liegen als einzelne Zellen fast auf der Höhe des Urnierenganges.

Durch die Ausbildung der centralen Ganglienzellen tritt die Scheidung der beiden Abschnitte des ursprünglich einheitlich erscheinenden Ganglions stärker hervor: der dorsale Abschnitt wird zum Spinalganglion, der ventrale zum Anfang des peripherischen Nerven und des sympathischen Ganglions. Während das Ganglion breiter und dicker wird, wächst der ventrale Theil in die Länge.

Zunächst freilich sieht man nur ein an einander Vorbeigleiten von rein plasmatischen Embryonalzellen, von denen jede einzelne sich in die Länge zieht. Allmählich aber erkennt man denn auch die in derselben Weise, wie sie oben pag. 299 geschildert ward, vor sich gehende Ausbildung oder Differenzirung des Achsencylinders in dem Plasma und kann feststellen, dass sie an dem tiefsten Stück des Ganglions, unterhalb der Anlage der centralen Zellen, zuerst beginnt.

Es muss auch hier wieder ausgesprochen werden, dass die centralen Ganglienzellen nichts mit dem Beginn der Achsencylinder- resp. der gesammten Faserbildung des peripherischen Nerven zu thun haben.

Eine zusammenhängende Nervenfasern ist indess in diesen Anfangsstadien wohl nicht vorhanden, vielmehr nur an einander stoßende Nervenzellen mit differenzirten Achsencylindern. Wie aus ihnen sich später individualisirte Fasern herausbilden, vermag ich vor der Hand nicht zu sagen.

Außer diesen, die Achsencylinder bildenden Nervenzellen finden sich noch einige andere Zellen der ursprünglichen Ganglienleiste dem beginnenden Nerven angelagert, und aus dem ventralen Theil des eigentlichen Spinalganglions gleitet eine Anzahl von Zellen abwärts. Aus einigen dieser Zellen, welche die Differenzirung zu Achsencylindern nicht mitmachen, werden die sympathischen Ganglienzellen. Sie sammeln sich zu einem Klümpchen, welches auf der Höhe der Aorta dem sensiblen Stamme auf der Innenseite angelagert bleibt; eine weitere Differenzirung geht innerhalb der sympathischen Ganglien zunächst nicht vor sich. Ich werde später ihre Schicksale näher darlegen.

Der peripherische Nerv wächst, unbekümmert um das sympathische Ganglion, weiter abwärts, dem Myotome des Rumpfes auf seiner

Innenseite angelagert (Taf. 22 Fig. 10 *M.N*₁₋₃). Auf dem Querschnitte zeigt er sich nicht stärker als 2—3 Zellen, deren Kerne alternirend auf verschiedenen, mitunter auf demselben Schnitte sich finden; jeder Zelle entspricht ein Achsencylinder, so dass der Nerv in diesem Stadium schwerlich stärker als drei Fasern ist.

Es ist wichtig, hier ein Verhältnis hervorzuheben, das weiterhin sich etwas verwischt: die Selbständigkeit des sensiblen Nerven gegenüber dem motorischen und umgekehrt. Der sensible Spinalnerv liegt von Anfang an hinter dem motorischen desselben Metamers, beide aber in derselben Sagittalebene. Auf Horizontalschnitten (Taf. 22 Fig. 10) liegt der motorische Stamm immer vor dem sensiblen. Erst in der Nähe des sympathischen Ganglions ändert sich dieses Lagerungsverhältnis, denn der motorische Nerv rückt neben den sensiblen, aber an seine Außenseite. In diesen frühen Stadien bleiben aber beide Nerven deutlich von einander getrennt, weder im Ganglion noch auf dem weiteren peripherischen Verlaufe vermischen sich ihre Fasern, auch bildet jeder für sich ein eigenes Bündel. So wachsen sie neben einander ventralwärts, von einander nur durch ihre gegenseitige Lagerung, nicht durch ihre Structur unterschieden.

Ich halte es für nützlich, an dieser Stelle über die Verhältnisse der Ast- und Zweigbildung der Nerven, sowohl der sensiblen, wie der motorischen zu sprechen. Was letztere anlangt, so könnte es sonderbar erscheinen, über ihre Verzweigung und peripherische Verbreitung Angaben zu machen, ehe von Neuem ihr Ursprung in histogenetischer Beziehung näher behandelt worden ist. Ich könnte zwar auf die 14. und 16. Studie verweisen, in denen mehrfach auf die Composition der motorischen Nervenwurzeln eingegangen ist — aber beide Studien verhalten sich nur andeutend in Bezug auf das, was über die Histogenese der motorischen Nerven zu sagen ist. Bei Erörterung der Probleme, die mit der Wurzelbildung und ihrer Verbindung mit und im Centralnervensystem zusammenhängen, wird auch die eigentliche Histogenese der motorischen Wurzeln von Neuem erörtert werden.

Bei der Bildung der peripherischen Zweige der Spinalnerven geht der motorische Stamm dem sensiblen zeitlich voraus, wie er ja überhaupt früher angelegt wird, als dieser.

Kaum ist er so weit ventralwärts gewachsen, dass er dem Myotom anliegt, welches letztere eben die Bildung der Muskelfasern begonnen hat, so erfolgt auch schon die erste Zweigbildung. Eine der Zellen, aus denen der herabwachsende Nerv besteht,

sondert sich aus dem Verbande desselben ab, verlängert sich zu einem langen, schmalen Gebilde, in dessen Mitte sich der spindelförmige Kern befindet und differenzirt aus dem Plasma einen Achsencylinder, dessen eines Ende im Nerven bleibt, während das andere Ende zwischen die Muskelfasern eindringt und so den ersten Zusammenhang zwischen dem motorischen Nerven und seinem Endorgan, dem Muskel, bildet (Taf. 22 Fig. 10, 11 *a*, *a*₁).

Die Lagerung der beiden Nerven zum Myotom ist bemerkenswerth. Sie liegen immer in der Mitte des Myotoms oder in der Nähe des Sklerotoms, das auf das Myotom folgt, welches von dem ins Auge gefassten motorischen Nerven innervirt wird. So gehen denn auch die sensiblen Fasern in ihrer späteren Verästelung alle durch dieses Sklerotom hindurch, ja später, und besonders wenn es sich um die Bildung der Äste des Plexus brachialis handelt, und sogar auch die Nervenstämme an die Außenseite der Myotome treten, geht der Weg durch diese Sklerotomräume.

Auch die embryonalen, einzelligen Nervenfasern machen alle den Weg vom motorischen Stamme gegen das Sklerotom: dort fangen die Muskelzellen an, dort dringen auch die Achsencylinder zwischen sie ein. Aber es giebt nicht bloß am hinteren Sklerotom solche Eintrittsstellen für einzellige Nervenfasern: auch an dem den Myotomfasern vorausgehenden Sklerotom bahnen sich einzellige Nervenfasern den Weg zu demselben Myotom, so dass also von beiden Insertionspunkten der embryonalen Muskelfasern Nervenäste von dem zugehörigen motorischen Stamme sich an sie begeben.

Man kann freilich in diesem Embryonalstadium kaum von Muskelfasern und Nervenfasern sprechen: aber um so interessanter ist es, dass man schon so früh den Zusammentritt beider Gebilde beobachten kann. Derlei einzellige Nervenfasern finden sich nun, wenn man die Horizontalschnitte ventralwärts weiter verfolgt, noch mehrere, und je weiter der Embryo sich entwickelt, um so zahlreicher werden sie.

So frühe Zweigbildung der sensiblen Nerven habe ich nicht beobachtet — und das ist auch begreiflich. Die Verzweigung des sensiblen Endnetzes liegt von dem Stamme des Nerven entfernter, als die motorische, und der sensible Nerv muss erst aus der Muskelschicht in der oben angegebenen Weise hervortreten, ehe er Endverzweigungen bilden kann, die sich an die späteren aus dem Septum hervorgehenden Sehnen und an das Ektoderm begeben. In späteren

Stadien kann man aber mit Leichtigkeit constatiren, dass alle sensiblen Zweige und Endverzweigungen immer von dem Septum ausgehen, welches zwischen je zwei Myotomen gelegen ist, also jenen früheren Sklerotomen entspricht, durch welche die sensiblen und eventuell auch die motorischen Stämme und Äste an die Außenseite der Myotome gelangen.

Was nun die Verästelung in etwas späteren Stadien anlangt, so möchte ich folgendes Thatsächliche mittheilen. An den meisten Theilungsstellen einer bereits weit vom Stamm abliegenden, also schon mehrfach getheilten Nervenfasern findet sich ein Kern, von dem aus die weitere Theilung vor sich geht. Dieser Kern hat gewöhnlich eine dreieckige Gestalt, mit abgerundeten Ecken. Sind mehrere Fasern vorhanden, so liegen meist mehrere Kerne zusammen, und es theilt sich dann die Faser häufig auf einmal in mehrere Zweige. Sehr oft erscheinen Bilder von Schlingen, aber ich bin nicht sicher, ob es sich dabei um wirkliche Schlingenbildung mit Wiedereinmündung der leitenden Theile in die ursprüngliche Faser handelt, oder ob nur eine Anlagerung der rückläufigen Schlinge stattfindet. Die Kerne, welche den langen schmalen Fasern des Endnetzes auf ihrem Laufe anliegen, sind alle länglich und schmal, deutliche SCHWANN'sche Kerne und von genau derselben Beschaffenheit, wie die SCHWANN'schen Kerne in den eigentlichen Nervenstämmen. Dass unter jenen dreieckigen Kernen, welche ich eben bei der Theilung der Faser erwähnte, gelegentlich auch eine Mesodermzelle sich befindet, ist ja nicht unmöglich, aber ich darf im Übrigen zuversichtlich behaupten, dass dies ganze peripherische Nervenetz ohne irgend welche namhafte Betheiligung des Mesoderms zu Stande kommt: die Fasern sind klar und scharf begrenzt; auf ihrem Laufe begegnet man nur hier und da Berührungen mit ganz schmalen Ausläufern von Mesodermzellen, die am besten erkennen lassen, wie unwahrscheinlich die bisherige Annahme ist, dass die Nerven von sich auflagernden Zellen eingescheldet würden. Die dreieckigen Kerne, welche meist an den Stellen liegen, wo eine Theilung stattfindet, lassen aber eine andere Frage entstehen: ob nämlich eine Nervenzelle mehr als einen bipolaren Achsencylinder produciren kann, ob etwa ein Achsencylinder in derselben Zelle sich theilen und an dem einen Pol bifid werden kann? Ich will nicht leugnen, dass mich die Verästelung sensibler Endnetze oft zu der Vorstellung geführt hat, dass ein solcher Vorgang angenommen werden müsse. Aber ich bin nie über den Zweifel hinausgekommen, ob die entsprechenden Bilder sich nicht auch so erklären

ließen, dass der eine Schenkel des bifiden Nerven als normaler Fortsatz des wenn auch noch so dünnen Stammes, der andere aber als angelagerter Achsencylinder einer anderen Zelle anzusehen sei, mit anderen Worten, dass keine Theilung, sondern eine Verschmelzung zweier Achsencylinder an der Stelle des dreieckigen Kernes stattfindet.

Auf diese Frage weiter einzugehen wird sich später wohl einmal Gelegenheit finden bei Besprechung der Anschauungen, die HENSEN, KÖLLIKER und ROUGET bei Beobachtungen über die terminalen Nervenetze des Amphibienschwanzes entwickelt haben.

Außer dem ventralen Hauptstamme des sensiblen Nerven geht noch ein dorsaler aus jedem Spinalganglion hervor. Dieser dorsale Ast entsteht aber viel später als der ventrale, dessen histogenetischem Verhalten er sich freilich durchaus anschließt. Und wie der ventrale hat auch der dorsale einen motorischen Nerven als Begleiter, und auch hier geht die Bildung und die Ausbreitung des motorischen Nerven derjenigen des sensiblen beträchtlich vorauf. Der motorische dorsale Nervenast geht von dem zugehörigen Stamm kurz nach seinem Austritt aus dem Medullarrohr ab, legt sich der Innenseite des Ganglions dicht an, aber ohne mit ihm zu verschmelzen oder einen Faseraustausch zu bewirken, und verästelt sich dann in der dorsalen Muskulatur. Sobald er am Ganglion vorbei gewachsen ist, geht auch aus dessen oberer, äußerer und vorderer Partie der sensible dorsale Ast ab, zunächst ähnlich gerichtet, wie der motorische, dann aber selbständig seine Endverzweigung vornehmend.

Wie die Endverzweigung, speciell die Bildung der eigentlichen Nervenendigungen geschieht, ist gewiss eine Frage von höchster Bedeutung, deren Lösung indess neue und eingehendste Untersuchungen erfordert und außerhalb des Rahmens der vorliegenden Studie liegt.

Eben so ist die Wurzelbildung der sensiblen sowohl wie der motorischen Nerven eine Frage, welche sich kaum ohne eingehende Besprechung der histogenetischen Vorgänge des Centralnervensystems behandeln lässt, und deshalb in die nächste Studie gehört. Aber ich möchte doch schon hier einige Beobachtungen anführen, die sich auf das Problem der Wurzelbildung beziehen, welches bei der hier festgehaltenen Auffassung der Nervenfaserbildung natürlich anders erscheint und erscheinen muss, als bei Zugrundelegung der Annahme der Ausläufertheorie, die bisher fast ausnahmslos galt.

Es ist bekanntlich das große Verdienst von HIS, das Hinein-

wachsen der sensiblen Wurzelfasern in die Medulla festgestellt zu haben. Nachdem er, auf theoretische Erwägungen gestützt, dies Hineinwachsen wahrscheinlich gemacht hatte, beobachtete er an einem menschlichen Embryo das bipolare Auswachsen einzelner Ganglienzellen eines Spinalganglions und schloss hieraus, dass alle Ganglienzellen von Hause aus bipolar seien und oppositopole Ausläufer besäßen, die allmählich, durch seitliches Ausweichen der Ganglienzelle und Verschmelzen der Basaltheile beider Ausläufer zu jener unipolaren Gestalt übergehen, welche bei den höheren Thieren so weit verbreitet ist.

Bilder, wie His sie a. a. O. abbildet, habe ich auch, besonders an den Kopfganglien der Selachier, mehrfach beobachtet, bin aber doch nicht zu demselben Schluss wie His gelangt. Ich habe frühzeitige bipolare Faserbildung an einer großen Zahl von Zellen auch der Ganglien des Ophthalmicus superficialis und Buccalis gesehen, aber ich muss doch Anstand nehmen, zu behaupten, dass diese Zellen bereits Ganglienzellen im wahren und bisher herkömmlichen Sinne des Wortes gewesen wären. Ich halte vielmehr diese Zellen zunächst für Nervenzellen, d. h. also für SCHWANN'sche Zellen, bestimmt, in sich Achsenylinderabschnitte zu bilden und erst nachträglich, durch seriales Verbinden mit anderen Nervenzellen und deren Achsenylinderabschnitten, ganze Nervenfasern herzustellen. His erwähnt ausdrücklich, dass zur Zeit jenes von ihm beobachteten Auswachsens der in dem Spinalganglion befindlichen Zellen noch keine Mesodermzellen sich den Elementen des Ganglions beigemischt fänden, und da er keinen Unterschied zwischen Nerven- und Ganglienzellen macht, so blieb natürlich nichts übrig, als diese zu langen Fasern sich ausziehenden Zellen für die späteren Ganglienzellen zu halten.

Da ich keine Untersuchungen an menschlichen Embryonen angestellt habe, so vermag ich mir über den Thatbestand kein eigenes bestimmtes Urtheil zu bilden — aber wenn die Verhältnisse bei Selachiern in Rechnung gezogen werden dürfen, so möchte ich die Vermuthung aussprechen, dass die von His abgebildeten Zellen embryonale Nervenzellen und noch nicht zu Ganglienzellen differenzirt waren. Dass solche embryonale Nervenzellen, die bereits deutliche und lange Ausläufer gebildet haben, nachträglich noch zu Ganglienzellen sich umbilden können, ist a priori schwerlich zu verneinen — ja die mitten in den Lauf einzelner Nervenfasern eingeschalteten Ganglienzellen, die man an vielen Stellen findet, machen eine solche An-

nahme fast zur Gewissheit. Aber der Bereich einer solchen Ganglienzelle, d. h. also die Länge ihrer ursprünglichen Ausläufer bleibt doch sicherlich auf den Bezirk ihrer nächsten Umgebung begrenzt und erstreckt sich nur bis zu den SCHWANN'schen Kernen, welche ihr central- wie peripheriewärts zunächst angelagert sind. Diese Frage berührt das histogenetische und phylogenetische Problem, wie man sich überhaupt Ganglienzellen aus Nervenzellen hervorgegangen vorstellen soll, berührt ferner die fundamentale Frage nach der functionellen Bedeutung der Ganglienzellen, ob sie eine specifisch nervöse oder nur eine trophische Function für die Nervenfaser besitzen.

Es war anfänglich meine Absicht, schon in der vorliegenden Studie diese Frage nicht nur für die peripherischen sondern auch für die centralen Ganglienzellen zu erörtern und mich durchaus für eine specifisch nervöse und gegen jegliche Art von ausschließlich trophischer Function der Ganglienzellen zu erklären. Ich hatte zu dem Behufe bereits einen Excurs auf die Verhältnisse des Centralnervensystems gemacht und speciell die Bildung und Beziehungen der sog. riesigen Ganglienzellen der Selachier und von *Lophius piscatorius* untersucht. Aber die Fortsetzung dieser Studien hat mir so unerwartete Zustände der Ontogenese des Medullarrohres, wenigstens bei Selachiern und Teleostiern offenbart, dass ich es vorziehe, die Erscheinungen der Ontogenese des Centralnervensystems im Zusammenhange in einer oder mehreren separaten Studien zu erörtern und bis dahin auch die Discussion über die Fragen nach der functionellen und phylogenetischen Entstehung und Bedeutung der Ganglienzellen zu verschieben.

Aber auch für die Fragen der Wurzelbildung der peripherischen Nerven ist es fast unentbehrlich, die Ontogenie und Histogenie des Centralnervensystems als in den Grundlagen bekannt voranzusetzen. Wenn ich nun aber über den fundamentalsten aller Punkte, welche das Nervensystem betreffen, in dieser Studie eine Anschauung zur Geltung zu bringen mich bemüht habe, welche der fast ausnahmslos geltenden Hypothese von der Natur der Nervenfaser auf das schroffste widerspricht, so folgt daraus schon von selber, dass auch meine Auffassung der Histogenie des Centralnervensystems von der herkömmlichen stark abweichen muss. In der That ist das auch der Fall, wie es später dargelegt werden soll.

Die Wurzelbildung der sensiblen Nerven wird nun aber von den meisten Forschern unmittelbar mit der Bildung der Hinterstränge, der BURDACH'schen sowohl wie der GOLL'schen Stränge, in gene-

tischen Zusammenhang gebracht, und zwar so, dass die letztere nur das Endproduct der ersteren sei. Ich habe Gründe, dies Verhältnis, wenigstens in der exklusiven Fassung, in der es angenommen wird, nicht gelten zu lassen, und habe u. A. bereits auf Taf. 22 Fig. 12 *Schw.K.* eingewachsene Wurzelfasern abgebildet, welche unzweifelhafte SCHWANN'sche Kerne aus der Ganglienanlage in den Bereich des Medullarrohres hinübergeführt haben. Ich glaube ferner den Beweis liefern zu können, dass unabhängig von den einwachsenden Wurzelfasern, autochthon im Bereich der Hinterstränge Längsfasern sich bilden, deren Ursprung auf Zellen des Medullarrohres zurückzuführen ist. Diese Verhältnisse bedürfen also zu ihrer Klarstellung einer vorgängigen Erörterung der onto- und histogenetischen Differenzierung des Medullarrohres selber und müssen bis dahin aufgeschoben werden.

Fast noch mehr aber erfordert die Darstellung der motorischen Wurzelfaserbildung eine solche vorgängige Behandlung des Centralnervensystems. Der schroffe Gegensatz, in welchem meine Darlegungen über Ursprung und Zusammensetzung der Nervenfasern mit den geltenden Doctrinen stehen, tritt nirgends stärker hervor, als bei der Ermittlung der Natur der motorischen Wurzeln.

Es mag deshalb gestattet sein, diese Gegensätze am Schlusse dieser Studie und im Anschluss an die Forschungen VIGNAL's über die Histogenese der peripherischen Nervenfasern noch einmal zusammenfassend zu erörtern.

VIGNAL hat in seiner Schrift »Développement des éléments du système nerveux cérébro-spinal. Paris 1889« seine Forschungen und Anschauungen über die Bildung auch der peripherischen Nerven sehr detaillirt ausgesprochen; es ist vielleicht nicht zu viel gesagt, wenn ich diese Darstellung als die eingehendste bezeichne, die wir überhaupt besitzen. Leider bin ich erst kürzlich in den Besitz von VIGNAL's Schrift gelangt, habe somit nicht bei Zeiten auf sie Rücksicht nehmen können, was ich um so mehr bedauere, als VIGNAL durch die Verbindung der Schnittmethode mit der Dissociationstechnik unzweifelhafte Vorzüge meinen eigenen Untersuchungen gegenüber geltend machen kann.

Dennoch glaube ich, dass meine Forschungen über die Entstehung der Nervenfasern des Schleimcanalnervensystems für die Entscheidung der fundamentalen Frage: was sind die SCHWANN'schen Kerne? von größerem Gewichte sein werden, als die auf Dissociationen gegründeten Angaben des französischen Forschers,

welche ich in ausführlicher Analyse und z. Th. wörtlicher Wieder-
gabe hier wiederholen will.

VIGNAL beschreibt und bildet ab ein Stück des Ischiadicus eines Rindsembryos von 25 mm Länge. Der Nerv dieses Embryos »est formé par plusieurs faisceaux dont la périphérie est enveloppée de cellules semblables aux cellules connectives qu'on rencontre chez un embryon de cet âge, c'est-à-dire qu'elles ont un noyau volumineux, sphérique, entouré d'un protoplasma peu granuleux, s'étendant souvent au loin sous la forme de prolongements plus ou moins volumineux et définis« (l. c. pag. 8). VIGNAL vergleicht die Fibrillen dieser Nerven mit denen, »qui se trouvent dans la substance corticale des cellules nerveuses des cornes de la moelle épinière. La seule différence qui existe entre ces deux sortes de fibrilles est le volume moins considérable des fibrilles des nerfs de l'embryon; quant à la matière qui les enveloppe, elle ressemble exactement à celle qui se trouve entre les fibres des cordons de la moelle.«

Die beiden Vergleiche, die VIGNAL mit diesen Worten ausführt, sind nicht ohne Bedeutung. Die Fibrillen der Rindeusubstanz der Ganglienzellen der Vorderhörner sind nach Auffassung der meisten Forscher und auch VIGNAL's entweder die Anfänge der Fibrillen, die den Nerven selbst bilden oder wenigstens mit ihnen in genetischem Zusammenhange, in so fern sie derselben Ganglienzelle angehören, aus welcher als Ausläufer der motorische Nerv hervorgeht. Der zweite Vergleich zwischen der die Fibrillen des Nerven umhüllenden Substanz mit derjenigen, welche die Längsfasern der weißen Substanz umgibt, soll eine wichtige Abweichung VIGNAL's von der bisherigen Annahme des Ursprungs der Myelinscheide anbahnen, auf die wir weiter unten mit seinen Worten zurückkommen werden.

Das nächste Stadium, welches VIGNAL untersucht hat und abbildet, gehört einem Rindsembryo von 7—8 cm Länge an. »Les faisceaux nerveux ont pris un volume plus considérable: leur périphérie est recouverte par un grand nombre de cellules connectives, qui leur forment une sorte de gaine qu'il est cependant facile de détacher avec les aiguilles; les faisceaux eux-mêmes, formés par la même substance que nous avons vue précédemment, renferment, outre les fibrilles dont l'aspect est le même que dans les nerfs de l'embryon de 25 mm., de fines granulations rangées à la suite les unes des autres, parallèlement aux fibrilles. Ces granulations me paraissent destinées à la formation de nouvelles fibres, car plus tard (dans un embryon de 15 centimètres de long) on n'en trouve presque plus

trace, et le nombre de fibrilles contenues dans le faisceau a considérablement augmenté« (l. c. pag. 9).

Aber in diesem Stadium findet VIGNAL außer den eben erwähnten »cellules connectives à leur périphérie« auch ein beträchtliches Quantum derselben im Inneren der Nerven zwischen den Fibrillen. Sie sind daselbst unregelmäßig gelagert; an einigen Stellen sehr zahlreich, an anderen sehr selten, oft fehlen sie auf beträchtlichen Strecken. Sie zeigen auch meist starke Tendenz zur Bildung von Mitosen. »S'il est impossible« fährt VIGNAL l. c. pag. 10 fort, »de donner une preuve directe de la provenance de ces cellules, c'est-à-dire de voir une cellule périphérique pénétrer dans un des faisceaux, cependant l'hypothèse que les cellules qui se trouvent dans le faisceau nerveux proviennent de celles qui recouvrent la périphérie me semble être la vraie, car les cellules externes et internes du faisceau ont exactement les mêmes caractères, de plus les cellules sont surtout abondantes dans les points proches de la périphérie, rares et même souvent complètement absentes au centre des faisceaux, enfin si, à l'aide de méthodes appropriées on cherche les signes de la prolifération cellulaire, on rencontre un grand nombre de figures karyokinétiques, ces figures sont surtout abondantes dans les cellules situées à la périphérie du faisceau, là où elles sont si proches les unes des autres, qu'elles lui forment une véritable gaine cellulaire.«

Auf der folgenden Seite bildet nun VIGNAL dissociirte Fasern eines Bündels des Ischiadicus ab, der einem Embryo von 18 cm angehört, und beschreibt dies Präparat folgendermaßen: »ces faisceaux ou plutôt ces fibres sont formés par la réunion d'un nombre considérable de fibrilles et de la substance qui les englobe. Ces fibres sont recouvertes par de grandes cellules plates très minces ayant un noyau ovalaire renfermant un ou plus généralement deux nucléoles. Autour du noyau, mais surtout aux deux pôles du noyau, la cellule présente une plus grande épaisseur que dans les autres points: la substance — le protoplasma — qui la forme est presque homogène. Le diamètre longitudinal de ces cellules l'emporte beaucoup sur leur diamètre transversal, et elles se distinguent surtout par ce caractère des cellules connectives ordinaires, qui existent en nombre relativement petit entre les fibres formant le faisceau nerveux.

»Ces longues cellules plates viennent évidemment d'une transformation, qu'il est possible de voir s'effectuer sur les embryons plus jeunes, des cellules connectives intra-fasciculaires; elles sont appli-

quées à la surface des petits faisceaux de fibrilles nerveuses, elles se modèlent sur eux, les enveloppent, et contractent avec eux une adhérence très intime; puis lorsqu'elles ont complètement entouré les faisceaux de fibrilles, les bords de la substance qui les forme — leur protoplasma — se soudent à eux-mêmes. Ce phénomène indique que la substance qui compose ces cellules est excessivement malléable, demi-molle et a une grande plasticité.

»Dans un mémoire que j'ai précédemment publié sur le développement des nerfs, je disais que si on dissocie des fibres nerveuses d'un embryon de cet âge, après que le nerf a séjourné pendant vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers ou dans le sérum jodé faible, il était impossible d'obtenir intactes et complètement isolées quelques-unes de ces cellules et qu'on ne trouvait dans la préparation que des noyaux entourés d'une masse irrégulière et déchiquetée de protoplasma; ce fait vient, il me semble, à l'appui de l'opinion que j'ai émise sur la mollesse du protoplasma de ces cellules; il prouve qu'elles ne sont pas capables de résister à la traction que la dissociation du faisceau nerveux leur fait subir.

»J'ajoutais de plus que si on dissocie un nerf d'un embryon de cet âge dans une solution de nitrate d'argent à 1 p. 300 ou 500, on ne voyait jamais, sur les fibres nerveuses, des lignes noires indiquant un ciment intercellulaire interposé entre les deux bords de la cellule, comme on le voit si aisément avec les cellules endothéliales.«

VIGNAL erwähnt dann, dass er auch an einem fünf Monat alten menschlichen Embryo dieselben negativen Resultate bei der Dissociation erhalten habe, dass somit Rinds- und menschlicher Embryo darin sich völlig gleichen, und fährt dann fort (l. c. pag. 13):

»La distribution des cellules à la surface des fibres nerveuses ou faisceaux de fibrilles est essentiellement irrégulière, ce qui paraît être dû à ce qu'elles continuent à proliférer; en effet, on voit souvent un noyau présentant un étranglement en son milieu, deux noyaux si proches l'un de l'autre qu'ils se touchent, enfin des noyaux présentant entre eux des intervalles plus ou moins considérables, de plus si on recherche à l'aide de méthodes appropriées les signes de la division indirecte, on aperçoit un grand nombre de figures karyokinétiques.«

Dies ist die Darstellung VIGNAL's über die Entstehung der SCHWANN'schen Kerne und ihre Beziehung zu den Nervenfasern, und damit auch der letzte Zweifel über seine Stellung zur Frage nach der Natur der SCHWANN'schen Kerne schwindet, fügt er hinzu (l. c. pag. 13):

»Un examen un peu superficiel peut faire supposer que les fibres nerveuses possèdent des noyaux qui seraient directement appliqués à leur surface; mais cette supposition ne peut résister à un examen un peu approfondi. En effet, même lorsqu'on examine une dissociation très incomplète, on voit des cellules en partie ou complètement isolées des fibres nerveuses. Ces dernières se présentent sous la forme de tuile allongée plus ou moins ouverte, ayant à leur centre un noyau ovalaire. Les cellules incomplètement isolées (à moitié, aux trois quarts), plus fréquentes que les premières dans la préparation, par leur forme, leur aspect, montrent que les cellules isolées sont bien semblables à celles qui recouvrent les faisceaux nerveux.«

VIGNAL's Auffassung ist also dieselbe, wie die bisher von fast allen Autoren gehegte. Ihr zufolge wächst die Nervenfasern als nackter Achsenzylinder aus einer zugehörigen Ganglienzelle hervor, nimmt an Länge immerfort zu und bedeckt sich mit Bindegewebszellen, die sich allmählich in bestimmte Intervalle zur Herstellung der RANVIER'schen »Segments interannulaires« anordnen, wobei sie den Achsenzylinder völlig umgeben. Nur die Schnürringe sind die Stellen, wo die Grenzen je zweier »Unités histologiques« sich vorfinden. Die SCHWANN'schen Kerne sind hiernach Mesodermelemente, wo immer sie sich finden, denn weder VIGNAL noch ein anderer Forscher wird annehmen wollen, dass es Nerven geben könnte, deren SCHWANN'sche Kerne ausnahmsweise auch vom Ectoderm geliefert würden. VIGNAL hat die Schnittmethode und die Dissociationsmethode zum Beweise der Richtigkeit seiner Angaben verwandt, die von den allgemein herrschenden nur darin abweichen, dass er das Myelin nicht aus der Bindegewebszelle, wie fast alle seine Vorgänger, sondern aus dem Protoplasma, welches die Fibrillen von Anfang an umhüllt, hervorgehen lässt. Ich werde weiter unten auf diesen nicht unwichtigen Unterschied zurückkommen.

VIGNAL's und wohl der meisten anderen Forscher Untersuchungen über die Entstehung der SCHWANN'schen Kerne in ihren Beziehungen zur Nervenfasern sind entweder an sensiblen oder motorischen Spinalnerven gemacht worden, an ihnen aber bekommt man nicht die Entstehung einer isolierten Nervenfasern, sondern eines ganzen Bündels von Fasern zugleich vor Augen. Es ist deshalb schwer, wenn nicht unmöglich, an den Spinalnerven mit Sicherheit die Herkunft der SCHWANN'schen Kerne festzustellen, zumal an den höheren Thieren; und wenn ich dennoch schon in der 16. Studie mich für die ecto-

dermatische Natur der SCHWANN'schen Kerne der motorischen Nerven erklärte, so bewog mich dazu wesentlich die dort beschriebene Beobachtung vom Vorkommen echter Ganglienzellen an Stellen der motorischen Nerven, welche nicht mit sensiblen Nerven oder Ganglien in Contact gerathen sein konnten, wie am Oculomotorius und am Abducens, ferner aber die Beobachtung vom Heraustreten von Medullarzellen aus der Medulla behufs erster Anlage der motorischen Nerven. Dass diese Zellen zu SCHWANN'schen Kernen würden, ließ sich freilich nur wahrscheinlich machen, und bei den entgegenstehenden peremptorischen Angaben aller übrigen Forscher, unter ihnen der anerkanntesten Autoritäten, blieb doch immer noch dem Zweifel Raum genug, zunal die Nachuntersuchung gerade der Verhältnisse des Oculomotorius und Abducens der Selachier so großes Material voraussetzt, wie es sich Forscher im Binnenlande doch nur langsam verschaffen können.

Die Entwicklungsgeschichte der Schleimeanalnerven hat nun aber die Gelegenheit geboten, auf das Bündigste die Frage zu erledigen, ob die SCHWANN'schen Kerne Bindegewebs- oder Nervenkerne sind.

Auf weite Strecken sieht man an ihnen eine große Zahl völlig isolirter Nervenfasern sich bilden und in ihrer Entwicklung vorschreiten, und es bedarf keines Eingriffes mittels Reagentien oder mechanischer Dissociationen, wie Schütteln oder Zerren, um eine klare Vorstellung dieses fundamentalen Entwicklungsprocesses zu gewinnen.

Wir konnten feststellen, dass eine Verbindung zwischen dem von der Ganglienleiste abstammenden Ganglion und dem Ectoderm als Endorgan des Nerven sich frühzeitig bildet, dass zahlreiche Mengen von Ectodermzellen theils in den Verband des Ganglions selbst übergehen, theils das Material für den zwischen Ganglion und Endorganen sich aufbauenden und ausziehenden Nerven hergeben. Wir konnten Schritt für Schritt in den von den Papillen abstammenden, an ihnen haftenden Platten (Taf. 18 Fig. 1—10) den Übergang kugliger, voluminöser Kerne und Zellen, in denen noch keine Spur eines Achseneylinders sich vorfand, zu ovalen Kernen und spindelförmigen Zellen beobachten und feststellen, wie letztere länger und immer länger wurden und in ihrem Inneren auf der ganzen Länge einen hellen Cylinder differenzirten, der an dem Kern vorbeizieht und aus sich die Fibrillen des Achseneylinders hervorgehen lässt. Diese Kerne, deren ectodermatische Abkunft also zweifellos ist, und die

so charakteristisch sind durch ihre lange ovale Gestalt, inmitten der Mesodermzellen, welche sie eben so umgeben, wie jedes andere Organ oder zelliges Gebilde des Selachierembryos, gleichen nun durchaus den Kernen, welche man in den vom Ganglion ausgehenden Stämmen und Ästen 1. und 2. Ordnung der Schleimeanalnerven findet, also an Localitäten, wo ihnen kein Mensch den Charakter der SCHWANN'schen Kerne absprechen würde; und diese Ähnlichkeit oder Gleichheit tritt hervor, mag man die Schleimeanalnerven vom Ganglion aus bis an die Papillen oder Ampullen, oder umgekehrt von diesen zu dem Ganglion verfolgen, und nirgends wird man andere Kerne den Nervenfasern angelagert finden als immer diese ovale Art. Und wie VIGNAL am Ischiadicus des Rindsembryos diese Kerne erst als im Besitze eines »noyau volumineux, sphérique, entouré d'un protoplasma peu granuleux« beschreibt, so sind diese Kerne anfänglich eben so im Ganglion, wenn sie aus dem Ectoderm in dasselbe übergehen, wie auch später in der den Papillen anhängenden Platte, dem zweiten Mutterboden der fortschreitenden Nervenbildung, rundlich, von beträchtlichem Umfang, und ziehen sich erst allmählich, je weiter sie durch fortgesetztes Wachsthum sich von ihrem Mutterboden entfernen, zu langen Elementen aus, auf welche durchaus VIGNAL's Beschreibung passen würde, die er von dem Ischiadicus des 18 cm langen Rindsembryos (oben pag. 313) giebt. Vergleicht man aber diese länglichen Kerne und die sehr viel längeren spindelförmigen Zelleiber der Schleimeanalnerven mit denen irgend eines sensiblen oder motorischen Spinalnerven der Selachierembryonen, so wird man keinen Unterschied finden, sondern bei all diesen Nerven auf dieselbe Structur dieser Kerne stoßen, die eben die SCHWANN'schen Kerne sind.

Kann also nicht mehr bezweifelt werden, dass die SCHWANN'schen Kerne der Schleimeanalnerven unmittelbar aus Zellen der ectodermatischen Schleimeanalanlagen resp. in späteren Stadien aus den bereits differenzirten Schleimeanalpapillen hervorgehen, so scheint dadurch die Natur und Bedeutung aller SCHWANN'schen Kerne entschieden zu sein, und auch VIGNAL's Bemühungen, die Kerne des Ischiadicus der Säugethierembryonen als angelagerten Mesodermzellen angehörig zu erweisen, müssen als misslungen betrachtet werden. Wäre es anders, hätte VIGNAL Recht, so müsste umgekehrt der Beweis geführt werden können, dass auch die Kerne jener Faserketten der Schleimeanalnerven dem Mesoderm entstammten. Wir brauchen aber nur den ernstlichen Versuch zu machen, eine solche Annahme in ihren Folgerungen anzudeuten, um das Ungereimte, ja das

Unmögliche sofort zu übersehen. Die Schleimcanalnerven müssten dann angesehen werden als Fasern, welche von Ganglienzellen der zugehörigen Kopfganglien an die Peripherie, d. h. also an die Papillen heranwüchsen. Wäre das der Fall, so müsste man die Bündel dieser Fasern in ähnlicher Verfassung finden, wie die der Spinalnerven, d. h. sie müssten als vermeintlich kernlose Fasern inmitten des umgebenden Mesoderms zu erkennen sein, und jede Faser müsste kernlos bis an die zugehörige Papille zu verfolgen sein. Davon ist aber nichts zu sehen. Dann müssten weiter Mesodermzellen sich unregelmäßig auf die Faserbündel und sogar auf die vereinzelt Fasern niederlassen und allmählich jene langgestreckte Gestalt annehmen, welche diese Kerne nachher so leicht von den umliegenden Mesodermzellen unterscheidbar macht. Auch das ist nicht zu finden. Immer aber müsste man das Fibrillenbündel als das Präformirte von dem Belag dieser Zellen deutlich unterscheiden können, und das gelingt nicht.

Solchen Postulaten entspreche vielleicht aber der Befund, welcher die Entstehung der motorischen Spinalnerven bei den Selachiern begleitet — man vergleiche meine Darstellung in der 14. und 16. Studie — und deshalb ist auch dieser Befund von HIS sowie anfänglich auch von mir in der herkömmlichen Weise gedeutet worden. Es ist eben schwer, wenn nicht unmöglich, die zahlreichen Zellen an den Wurzeln der motorischen Spinalnerven der Selachier mit Sicherheit als Mesoderm- oder Medullarzellen zu deuten. Dass aus den Kernen dieser Zellen jene länglichen Kerne hervorgehen, welche als SCHWANN'sche Kerne zweifellos angesehen werden müssen, stand immer fest, aber Herkunft und Abstammung der Zellen selbst blieb zweifelhaft. Und darum ist auch der motorische Spinalnerv, selbst bei Selachiern, kein Object, um ganz unzweideutige Auskunft über die Natur der SCHWANN'schen Kerne zu erlangen, obwohl diese Bilder große Vorzüge vor denen der höheren Thiere haben.

Eben so wenig gewähren die sensiblen Spinalnerven die Gelegenheit einen bündigen Beweis zu führen. Es ließ sich nie mit absoluter Sicherheit ein allmähliches Einwandern von Mesodermzellen in die Ganglienanlage ausschließen, freilich noch weniger ließ sich diese angenommene Einwanderung beweisen.

Nur bei den Schleimcanalnerven lässt sich unzweideutige Gewissheit finden. Wollte man dennoch ihre langgestreckten SCHWANN'schen Kerne als Mesodermkerne deuten, so müsste man die obige Annahme machen, dass die Nervenfaser in latenter Form bereits gegeben wäre, oder aber, dass sie nachträglich durch jene langen, spindel-

förmigen Zellen hindurchwüchse! Zu solchen Annahmen aber wird Niemand greifen wollen, und selbst wenn man es thäte, so bliebe die Platte von Ectodermzellen unerklärt, die vom Boden der Papillen ausgehend, den Mutterboden jener langgestreckten Zellen abgiebt. Auch sie müsste dann als Mesodermgebilde gedeutet werden, welches, statt aus der Papille heraus, vielmehr in sie hineinwüchse! Zu so abenteuerlichen Deutungen müsste man seine Zuflucht nehmen, um die mesodermatische Natur der SCHWANN'schen Kerne an den Schleimcanalnerven zu erweisen.

Worauf aber beruht denn schließlich die herkömmliche Vorstellung, dass die SCHWANN'schen Kerne mesodermatisch seien?

Außer auf einer Jahre und Jahrzehnte alten, von der Autorität der bedeutendsten Anatomen und Histologen getragenen Tradition, wie mir scheint, auf folgendem Umstande.

Die motorischen Nerven der höheren Wirbelthiere treten zuerst als lange Ausläufer von Medullarzellen auf, deren Kerne anfänglich im Medullarrohre verbleiben. Wie lang diese peripherischen Ausläufer sich gestalten und dabei durch Mesodermzellmassen hindurchwachsen können, mag bei verschiedenen Thieren verschieden sein — aber die anfängliche Kernlosigkeit dieser hellen, silberglänzenden Ausläufer ist eine Thatsache, und diese Thatsache hat die Annahme hervorgerufen, die ganze motorische Nervenfasern sei nichts, als der Ausläufer einer im Medullarrohre verbleibenden Ganglienzelle.

Wie es kam, dass man sich so rasch und so allgemein für diese Annahme aussprach, gehört zu jenen, theils auf subjectiven, theils auf objectiven Motiven beruhenden, wissenschaftlichen Mythen- oder Dogmenbildungen, die, man sei noch so »exact«, doch schwerlich je aus einer so complicirten Wissenschaft, wie es die Biologie ist, verschwinden werden. Mir scheint, man war auf eine andere Beobachtung a priori gefasst gewesen. Man erwartete die Anlage der peripherischen Nerven, nachdem einmal ihr Gesamtaufbau aus Ectoderm-elementen als Corollar einer scharf gefassten Keimblättertheorie ein unabweisliches Postulat geworden war, durch Austritt von Zellen, sei es aus dem Medullarrohre direct, sei es aus den Spinalganglien, vorgebildet zu sehen. Da aber jene feinen Fasern als erste Anlage der motorischen Nerven erschienen und zwischen die Anlage der Muskeln sich begaben, so sah man in ihnen den ganzen Nerven, wenn auch erst in gebührender embryonaler Kleinheit. Erst in späteren embryonalen Stadien erschienen Kerne auf, und noch später zwischen diesen Fasern. Da nun zugleich die Continuität der

Nervenfasern durch Function und Gestalt auch bei den Erwachsenen nie verleugnet zu sein schien, der Achsencylinder auch bei den höchst entwickelten markhaltigen Nerven immer als einheitliches Gebilde in seinen verschiedenen Hüllen sich anatomisch und physiologisch bemerkbar machte, so blieb es bei der Vorstellung von der uranfänglichen Einzelligkeit und Zusammengehörigkeit jeder Ganglienzelle und der von ihr ausgehenden Nervenfasern.

Hätte man statt am Hühnchen und am Kaninchen an Selachiern die ersten Beobachtungen über die Entstehung der Nervenfasern gemacht, so wäre wahrscheinlich jene Doctrin von vorn herein entweder vermieden worden oder wenigstens nicht zu solcher Exklusivität herangewachsen. Das beweist der Umstand, dass BALFOUR, der erste Forscher, welcher die motorischen Nerven der Selachier sich entwickeln sah, sofort mit größter Bestimmtheit die Lehre von der Vielzelligkeit der Nervenfasern aussprach, und dass diese Lehre von mehreren seiner Nachfolger in der Bearbeitung der Selachierembryologie bestimmt vertheidigt ward. So viel ich weiß, ist dieser Deutung BALFOUR's und seiner Nachfolger auf Grund eigener Nachuntersuchung der Selachierentwicklung nur HIS entgegengetreten — und außer HIS noch Einer: der Verfasser dieser Studien.

Dass HIS, gestützt auf seine vieljährigen Beobachtungen an höheren Wirbelthieren, sich bemühte, BALFOUR's sehr wenig detailirte Beobachtungen zurückzuweisen, kann nicht Wunder nehmen, und Niemand kann seine Angaben besser schätzen, als der Schreiber dieser Zeilen, der trotz reichhaltigen Beobachtungsmaterials zwischen beiden sich diametral entgegenstehenden Auffassungen lange Zeit unentschieden hin und her schwankte und bald mehr der BALFOUR'schen, bald der HIS'schen Auffassung zustimmte. Es war eben schwer geworden, einer herrschenden Anschauungsweise den Boden zu entziehen, zunächst in der eigenen Vorstellung und dann bei Anderen, und dennoch glaube ich heut, dass die Lehre von der Einzelligkeit der Nervenfasern als herrschende Doctrin schwerlich verkündet worden wäre, hätte die Forschung sich von Hause aus auf die Beobachtung der Selachierembryonen stützen können.

Denn gerade bei den Selachiern findet, wie meine 16. Studie schärfer begründet, sich jenes Verhältnis vor, nach dem bei den höheren Vertebraten vielleicht, wenn auch vergeblich, gesucht worden ist: das Austreten ganzer Zellen aus dem Medullarrohre vor der Bildung und dem Austreten zahlreicher, isolirter, kernloser Ausläufer. Freilich ist dies Austreten nur in bestimmten Stadien mit einer meiner

jetzigen Auffassung nach beinahe jeden Zweifel ausschließenden Sicherheit zu beobachten; ich habe solche Stadien auf Taf. 5 Fig. 13—17 der 16. Studie (Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd.) abgebildet. Hat man einmal derlei Bilder vor Augen gehabt, so wird man den entgegengesetzten Befunden bei den höheren Vertebraten nicht ohne Weiteres gesetzbildende Kraft zumessen, sondern an Modificationen des Processes glauben und Zwischenglieder suchen und annehmen, welche die Einheit des morphologischen Geschehens auch hier erkennen lassen.

Zudem glaube ich, dass es nicht schwer ist, eine Hypothese zu bilden, welche die beiden, scheinbar unvermittelten Prozesse ziemlich leicht vermitteln dürfte. Ich möchte annehmen, dass die Kerne, welche den motorischen Ausläufern bei höheren Wirbelthierembryonen angehören, erst vergleichsweise spät aus dem Verbande des Medullarrohres austreten und dann bei der starken Zunahme des Mesodermgewebes und seiner bei den höheren Wirbelthierembryonen beträchtlich größeren Dichtigkeit nur schwer zu beobachten und von den Mesodermkernen zu unterscheiden seien. Die langen peripherischen Ausläufer dieser Zellen würden also längere Zeit zwischen dem Mesodermgewebe sich aufhalten, ehe die »sphärischen voluminösen« Kerne, von denen VIGNAL spricht, sich an und auf den Fasern bemerklich machen, falls diese Kerne wirklich austretenden Medullarzellen angehören. Es könnte ja auch sein, dass diese von VIGNAL an Embryonen von 25 mm Länge beschriebenen Kerne wirkliche Mesodermkerne wären, und nicht die Vorstadien jener, nachher bei Embryonen von 18 cm sich findenden, längeren ovalen Kerne, welche der Abbildung nach unzweifelhaft als SCHWANN'sche Kerne zu beurtheilen sind. Vielleicht ergeben weitere Untersuchungen mit schärferen Kriterien angestellt, ob eine solche Hypothese sich bewahrheitet und erweisen lässt.

VIGNAL betont selbst, wie schwer die ovalen Kerne und das ihnen zugehörige Plasma sich von den Fasern isoliren lassen, und das begreift man, wenn Kerne und Plasma den Fasern eben nicht aufgelagert, sondern ihr genetischer Mutterboden sind. Wenn trotzdem VIGNAL die »supposition«, diese Kerne könnten den Fasern angehören, als auf einem »examen un peu superficiel« beruhend ansieht und es für ausreichend hält, auf die Isolirung der Kerne resp. der ganzen seiner Meinung nach auf- oder angelagerten Zellen hinzuweisen, die selbst bei sehr unvollständigen Dissociationen doch gelänge (— steckt hier nicht ein eclatanter Widerspruch? —), so ist

darauf zu antworten, dass derlei Dissociationen, gelingen sie oder gelingen sie nicht, doch wohl in ihrer Beweiskraft überschätzt werden. Und gerade VIGNAL wird das um so eher zugeben müssen, als er sich bei Erörterung der Herkunft des Myelins entgegen allen bisherigen Annahmen dafür entscheidet, dasselbe nicht als ein Product der vermeintlich aufgelagerten Bindegewebszelle, sondern des die Fibrillenbündel von Anfang an umgebenden Plasmas anzusehen. Nichts aber ist leichter, als das Myelin vom Achseneylinder zu »dissociiren« — wenn also in diesem Falle die Dissociation nichts gegen die genetische Zusammengehörigkeit beweist, so kann ihr auch nicht eine höhere oder gar durchgreifende Beweiskraft zugesprochen werden, wo es sich um die Dissociation der SCHWANN'schen Kerne und des sie umgebenden Plasmas von den bereits zu größerer Selbständigkeit gediehenen Achseneylindern handelt.

Mir scheint deshalb, dass alle bisherigen Beobachtungen über die Bildung der Nervenfasern in ihrer Beweiskraft bezüglich der Natur und Herkunft der SCHWANN'schen Kerne anfechtbar sind, in keinem Falle aber den in dieser Studie gebotenen Beobachtungen über die Bildung der Schleimeanalnerven die Wage halten können. Letztere erscheinen mir als durchaus unzweideutig; beim besten Willen ist es weder mir, noch Anderen, denen ich die betreffenden Präparate gezeigt habe, möglich gewesen, die Bilder anders zu deuten, als hier geschehen; — wenn aber diese Deutung richtig ist, so dürften wohl auch die Folgerungen zugegeben werden, die ich bisher daraus gezogen habe.

Diese Folgerungen sind freilich viel weittragender, als ich bisher hervorhob. Ich nannte schon oben die Entscheidung der Frage: »ist die Nervenfaser der Ausläufer einer Ganglienzelle? oder setzt sie sich aus zahlreichen Zellen zusammen, als deren Exponenten die SCHWANN'schen Kerne zu gelten haben?« das Fundament unserer Auffassung des Nervensystems. Das könnte übertrieben erscheinen, — ich will deshalb versuchen, den Einfluss einer der bisherigen entgegengesetzten Entscheidung dieser Fundamentalfrage in wenigen großen Zügen zu entwickeln mit dem Vorbehalte, das sehr viel ausführlicher zu unternehmen, wenn ich einen Theil der mir bereits vorliegenden, manches Neue und Überraschende enthaltenden Beobachtungen über Onto- und Histogenese des Medullarrohres veröffentlicht haben werde. Hier seien nur einige entscheidende Punkte berührt.

Ich habe oben dargelegt, wie sich meinen Beobachtungen zu-

folge die Nervenfasern mit der Spinalganglienzelle verbindet. Ob alle Einzelheiten dieses immerhin schwierig zu beobachtenden Vorganges sich genau so verhalten, wie es oben geschildert ist, mag meinethalben in Zweifel gezogen werden; ob die Rindensubstanz durch die Verbindung des Plasmas der umlagernden Nervenzellen mit dem Plasma der Ganglienzelle entsteht, oder ob sie einer ausschließlich in der Peripherie der Ganglienzelle vor sich gehenden Differenzirung ihren Ursprung dankt, darüber mag man streiten, und es wird ja über diesen Process sicherlich binnen Kurzem weiteres Licht verbreitet werden. Ob die Ganglienzelle der Spinalganglien von Anfang an auch Ausläufer nach Art der SCHWANN'schen Zellen bildet, ob diese Ausläufer mit Ausläufern eben solcher SCHWANN'schen Zellen distal sich verbinden oder etwa der Länge nach, durch Apposition, verschmelzen, ob sie sich etwa bei Verbindung mit Ausläufern von Nervenzellen zurückziehen und mit in die Bildung der Rindensubstanz aufgehen — das Alles mag so oder so sein — Eins aber wird sicherlich nicht in Zweifel gezogen werden können und es ist das Wesentlichste: die Nervenfasern, welche von einer Ganglienzelle peripherie- oder centralwärts ausgeht, ist nicht ein Theil des Plasmas der Ganglienzelle selbst, sondern gehört von dem ersten Schnürring oder von dem ersten der Ganglienzelle angelagerten SCHWANN'schen Kerne an genetisch anderen Zellen an, ist ein Compositum.

Wenn aber für die sensiblen Fasern und die Spinalganglienzellen diese Thatsache nicht wegzuleugnen ist, wie steht es denn mit den motorischen Fasern und den Ganglienzellen der Vorderhörner? Nach hundert- und tausendfach wiederholten Behauptungen sollen die motorischen Nervenfasern Ausläufer der Vorderhorn-Ganglienzellen sein, und der sog. DETTERS'sche Fortsatz, den man mit bestimmtester Sicherheit als Fortsatz des plasmatischen Körpers der Ganglienzellen beschrieben hat, ist als der Anfang und integrierende Theil der motorischen Nervenfasern so allbekannt, dass es fast als Sacrileg erscheinen könnte, die Frage aufzuwerfen: ob denn die genetische Zugehörigkeit dieses Fortsatzes resp. der motorischen Fasern zur Ganglienzelle, aus der sie abgeht, sicher gestellt sei? Der erste SCHWANN'sche Kern, der sich an der motorischen Fasern findet, eventuell der erste vor diesem Kern gelegene Schnürring protestirt gegen diese Deutung für sich und alle folgenden SCHWANN'schen Kerne: sie haben alle Anrecht an der Production dieser bestimmten Nervenfasern, und ob das basale Stück derselben, welches

im Inneren des Medullarrohres verläuft, nicht auch ein Product besonderer Zellen, nicht aber der Ganglienzelle selbst sei, ist doch immerhin, gelinde gesagt, eine Frage. Freilich eine Frage, mit der sofort eine andere Frage Hand in Hand geht, welche die Natur und den Ursprung der Fasern der weißen Substanz selbst betrifft. VIGNAL freilich behauptet — und damit spricht er nur die fast allgemein geltende Überzeugung aus — (l. c. pag. 108):

»Il nous est impossible d'admettre, même pour un instant, que la substance blanche puisse avoir une autre origine que les cellules nerveuses« [d. h. die Ganglienzellen] »qu'elle ne soit pas une émanation des prolongements de ces cellules, et qu'elle ait, comme BOLL et EICHHORST l'ont dit, une origine distincte des cellules nerveuses. Tout vient militer en faveur de notre opinion: jamais à aucun moment de la vie, on ne rencontre d'éléments cellulaires dans les fibres nerveuses en dehors de ceux qui leur constituent un revêtement. Si l'hypothèse de BOLL et d'EICHHORST était du reste admise, comment expliquer la soudure des fibres nerveuses et des prolongements des cellules? Que deviendraient ceux-ci s'il n'y avait pas soudure, et quel serait leur sort? Comment transmettraient-elles les impressions?«

VIGNAL kann sich die seriale Verschmelzung von Nervenfasern offenbar gar nicht denken, führt aber doch wenigstens die entgegenstehende Auffassung EICHHORST's an (l. c. pag. 111):

»EICHHORST fait provenir la substance blanche de la transformation des cellules fusiformes qui se souderaient bout à bout et qui se transformeraient en longues fibres; il dit même que l'on peut suivre cette transformation, dans la moelle d'embryons aussi âgés que ceux de trois mois, et qu'elle s'effectue dans une zone intermédiaire entre la substance grise et la blanche.« VIGNAL leugnet zwar diese Vorgänge, aber seinerseits macht er Angaben, welche unter dem Lichte der hier gegebenen Auffassung über die Constitution der peripherischen Nervenfasern doch Deutungen und Folgerungen zulassen, welche die Vielzelligkeit auch centraler Nervenfasern wahrscheinlich machen.

Die Darstellung, welche VIGNAL über die Bildung und Entwicklung der weißen Substanz giebt, erscheint mir vortrefflich, und man muss sie, da sie ziemlich ausführlich ist, nachlesen, um die wenigen Stellen, die ich hier abdrucken will, völlig zu verstehen. Dennoch glaube ich, dem Zweck dieser Studie wesentlich zu dienen, wenn ich wenigstens die folgenden Angaben VIGNAL's hier hervorhebe.

»Que les fibres de la moelle,« heißt es l. c. pag. 113, »soient

ou non enveloppées par de la myéline, on aperçoit entre elles un grand nombre de cellules et une matière granuleuse, à l'aide d'un fort grossissement, on reconnaît que la majorité de ces cellules sont des cellules de la névroglie que nous décrirons plus loin . . . Outre les cellules de la névroglie, on voit d'autres cellules allongées ne présentant pas de prolongements; ces dernières sont formées par une masse de protoplasma toujours plus allongée suivant un sens que suivant les autres, renfermant un noyau ovalaire. Le protoplasma est toujours assez épais autour du noyau, il diminue de plus en plus d'épaisseur à mesure qu'il s'en éloigne et est bientôt réduit à une simple lame. Les cellules isolées de cette espèce sont rares; généralement on les rencontre intimement appliquées sur une fibre nerveuse et s'enroulant autour d'elle de manière à lui constituer un manchon.

»Ces cellules ne possèdent jamais une membrane d'enveloppe: le protoplasma qui les forme, presque homogène, se colore assez fortement par l'osmium; mais comme elles ne sont pas entourées par une membrane, il est fort difficile de voir leur limite lorsqu'elles se trouvent appliquées sur une fibre nerveuse, et celles qu'on rencontre isolées portent toujours les traces d'un déchirement.»

Und weiter pag. 115:

»Dans les tubes des nerfs périphériques, le noyau de la cellule formant le segment interannulaire est toujours logé dans une encoche de la myéline, dans les tubes complètement développés, ainsi que dans les tubes en voie de développement. Il n'en est pas de même dans les tubes de la moelle, ainsi que Mr. RANVIER l'a signalé pour les tubes adultes. Les noyaux qui se trouvent sur ces derniers font, au contraire, une saillie en dehors . . .

»Il me semble probable que le protoplasma de la cellule enveloppante a une très grande longueur . . . Le protoplasma entourant les fibres à myéline de la moelle n'est généralement pas aussi net que dans les fibres des nerfs périphériques, car ces tubes ne sont pas limités par une membrane d'enveloppe.

»L'existence d'une mince couche de protoplasma, ainsi que les saillies qu'on observe en divers points du tube nerveux, aussi bien que l'existence de quelques rares gouttelettes de myéline dans la cellule qui vient d'entourer le cylindre-axe, me paraissent être la preuve que la myéline se développe dans l'intérieur même du protoplasma qui entoure les fibres à myéline.

»Dans le chapitre dans lequel je traite du développement des fibres

des nerfs périphériques . . . je disais que je pensais que le protoplasma propre à la fibre nerveuse devait jouer un certain rôle dans la formation de la myéline, qui ne devait pas être considérée comme se développant uniquement aux dépens de la cellule connective. . . . Il est difficile d'admettre que la myéline se développe uniquement dans une cellule aussi mince que la cellule qui entoure le cylindre-axe; si l'on admettait, en effet, que la myéline se développe seulement dans le protoplasma de cette cellule, on serait fort embarrassé pour expliquer le rôle du protoplasma périfibrillaire; tandis que si on admet que le protoplasma de ces cellules, en se confondant avec celui qui recouvre les cylindre-axes, prend la propriété de sécréter de la myéline, toutes les difficultés sont levées d'une manière qui me semble rationnelle et en accord avec les faits; en outre il serait curieux de voir une substance aussi spéciale que la myéline se développer dans des cellules d'origine aussi différentes, comme nous allons le voir [?], que la cellule de revêtement des tubes nerveux périphériques et la cellule de revêtement des tubes de la substance blanche

»Il nous reste à chercher d'où viennent les cellules qui entourent les fibres de la moelle et les transforment en cylindre-axes. Nous savons [?] que celles qui forment les segments interannulaires des nerfs périphériques viennent des cellules conjonctives embryonnaires, qui entourent les faisceaux et se transforment lorsqu'elles ont pénétré dans leur intérieur.

»Nous ne pouvons guère supposer que celles qui se trouvent dans la moelle ont la même origine, car, d'abord, au moment où la myéline fait son apparition, peu de septa de la pie-mère pénètrent dans la substance blanche, puis les cellules myéliniques de la moelle se distinguent de celles des nerfs périphériques en ce qu'elles n'ont pas de membrane d'enveloppe, formant par leur soudure la gaine de SCHWANN, il serait donc étonnant [?] de les voir posséder dans une partie du système nerveux une membrane d'enveloppe dont elles seraient dépouillées dans les autres.

»Dans la substance blanche d'embryon du mouton long de 10 centimètres, outre les cellules de la névroglie, que nous allons décrire dans la suite, on rencontre d'autres cellules qui n'ont pas de caractères bien définis; elles ne paraissent être que de simples cellules embryonnaires. On pourrait supposer qu'elles se transformeront toutes en cellules de névroglie, si dans la substance blanche d'embryons de 14 et 15 centimètres, on ne voyait pas au milieu des cellules de la

névroglie et des cellules embryonnaires d'autres cellules allongées, ayant souvent la forme d'une tuile creuse et dont le protoplasma et le noyau présentent exactement les mêmes caractères que celui des cellules embryonnaires; et de plus il n'est pas rare de voir quelques-unes de ces cellules appliquées sur des fibres nerveuses.

» Nous pouvons donc légitimement supposer que les cellules entourant les cylindre-axes et se transformant en cellules myéliniques viennent, comme l'a dit BOLL, des cellules embryonnaires de la substance grise et nous ajouterons qu'elles ont la même origine que les cellules de la névroglie.«

Wir ersehen aus dieser Auseinandersetzung, in wie nahem Zusammenhange die Doctrin, die peripherische Nervenfasern sei nichts als der Ausläufer einer Ganglienzelle, mit der anderen steht, die Fasern der weißen Substanz seien Ausläufer je einer Ganglienzelle des Medullarrohres. Wie VIGNAL aber aus dem Umstande, dass beiden Faserarten das Myelin gemeinsam sei, folgert, letzteres könne nicht ein Product der vermeintlich bindegewebigen SCHWANN'schen Zellen sein, sondern müsse dem ursprünglichen Plasmamantel des Achseneylinders angehören, von ihm scernirt werden, so werden wir folgern dürfen, dass eben so wie die peripherische Fasern zufolge des in dieser Studie gelieferten Nachweises ein Compositum sei, auch die Fasern der weißen Substanz zusammengesetzt seien. Beiden Faserarten werden Belegzellen zugeschrieben, den peripherischen Fasern die SCHWANN'schen Zellen, den centralen die länglichen Neurogliazellen, von denen VIGNAL in der eben citirten Weise Nachricht giebt. Da wir nun aber den bündigen Beweis geführt haben, dass die vermeintlichen Bindegewebszellen der peripherischen Fasern nicht Bindegewebe sind, sondern Ectodermzellen, die sogar im Falle der motorischen Fasern denselben Ursprung haben, wie die sogenannten Neurogliazellen, welche den Beleg der weißen Substanzfasern bilden sollen, so ist wohl nichts leichter zu folgern, als dass diese Neurogliazellen mit den SCHWANN'schen Zellen identisch seien. Dann aber sind sie eben nicht nur Belegzellen, welche die vorgebildeten Achseneylinder umwachsen und ihre plasmatischen Scheiden bilden, sondern sie sind der Mutterboden der Fasern der weißen Substanz selber, und scheiden aus ihrem Plasma die Achseneylinderstücke derselben eben so aus, wie die SCHWANN'schen Zellen die Stücke Achseneylinder der peripherischen Fasern. Und wenn auch bei den centralen Fasern eine eigentliche SCHWANN'sche Scheide bisher nicht hat nachgewiesen werden können, so ist das doch bei

Weitem nicht ausreichend, um einen genetischen Unterschied beider Zellarten zu deduciren: sie könnten, unbeschadet ihrer Identität, scheidenlos bleiben, zufolge ihrer anderen Lagerung und Umgebung in der Medulla. Auch die Schnürringe der medullaren Fasern sollten fehlen, sind schließlich aber doch von verschiedenen Forschern nachgewiesen worden.

Können wir also durch diese Schlussreihen wenigstens die Wahrscheinlichkeit der Thatsache folgern, dass die Fasern der weißen Substanz eben so wie die peripherischen zusammengesetzt sind, so gewinnen wir andererseits einen neuen Einblick in die Natur wenigstens eines Theils der Neuroglia. Was es mit der ganzen Kategorie der sog. Stützzellen und Stützfasern auf sich hat, wird vielleicht dabei auch mal endlich vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus zur Klarheit gebracht werden: und das wäre eine wahre Wohlthat für die rationelle Erfassung des Centralnervensystems. Wie das geschehen kann, hoffe ich in der nächsten Studie des Weiteren aus einander zu setzen.

Erweist sich aber die Feststellung der Vielzelligkeit der peripherischen Nervenfasern als der Ausgangspunkt einer Reform für die Natur und Genese der Fasern der weißen Substanz, der Neuroglia und der DEITERS'schen Fortsätze, so wird sie auch auf die Auffassung der Ganglienzellen des Rückenmarks und Gehirns einen weitgehenden Einfluss auszuüben im Stande sein. Durch GOLGI ist die Lehre der Protoplasmaausläufer auf eine Spitze getrieben worden, welche NANSSEN Anlass geboten hat, die ausschließlich trophische Bedeutung der Ganglienzellen zu verkünden. Die Unrichtigkeit einer solchen Lehre ergibt sich wiederum als Folge des Nachweises der Vielzelligkeit der peripherischen Nervenfasern. In der peripherischen sensiblen Faser kann die Ganglienzelle nicht das trophische Centrum der Faser sein, da sie keinen genetischen Zusammenhang mit derselben hat. Worin die Abhängigkeit der Faser von der Ganglienzelle bestehen mag — dass eine solche besteht, lehren die WALLER'schen Experimente — ist einstweilen unaufgeklärt: dass sie nicht in dem Sinne eine trophische ist, wie bisher angenommen, folgt aus der Entwicklungsgeschichte der Faser, der eine eben so große Zahl von Ernährungscentren zugeschrieben werden muss, wie SCHWANN'sche Kerne an ihr nachgewiesen werden. Ist aber eine solche trophische Abhängigkeit der peripherischen sensiblen Faser von der Spinalganglienzelle nicht aufrecht zu halten, so besteht auch kein Grund, die Vorderhornganglienzellen für die trophischen Centren

der motorischen Fasern anzusehen. Beide Faserarten werden wohl auf andere, weniger mysteriöse Weise für ihre stoffliche Ernährung sorgen, wie das ja auch schon von ENGELMANN, SIGMUND MAYER und E. NEUMANN durch ihre Untersuchungen über De- und Regeneration der Nervenfasern wahrscheinlich gemacht worden ist. Worin der Einfluss der Ganglienzelle auf die functionelle Gesundheit der Fasern besteht, wird sich vielleicht durch erneute und noch weiter detaillirte Durchschneidungsexperimente nach WALLER näher ergründen lassen, vielleicht tragen auch die Nicotin-Bestreichungs-Experimente LANGLEY's zu einer Klärung der Begriffe über die specifische Function der Ganglienzellen bei und lassen einen mehr tonischen Einfluss an die Stelle des abgewiesenen trophischen treten.

Was dann aber die GOLGI'sche Hypothese über die ausschließlich ernährende Function der sog. Protoplasmaausläufer der centralen Ganglienzellen anlangt, so wird sie vollends problematisch, sobald der Ganglienzelle selbst die trophische Function für die peripherischen Fasern genommen ist. Die GOLGI'sche Hypothese hat freilich schon bei den Neurologen hinreichend viel Gegner gefunden, GOLGI und seine nächsten Schüler halten indessen noch immer an ihr fest. Vielleicht ergibt eine genauere histogenetische Analyse des Zustandekommens dieser Protoplasmaausläufer einen näheren Einblick in die Bedeutung auch dieser Bildungen, und so sei die Discussion darüber vertagt, bis neue Thatsachen vorliegen.

Dieser kurze Überblick über die veränderte Auffassung der drei das centrale Nervensystem bildenden Kategorien — Fasern der weißen Substanz, Neuroglia und Ganglienzellen — und ihrer Beziehungen zu einander wird mich rechtfertigen, wenn ich die Entscheidung der Frage: was sind die SCHWANN'schen Kerne? für das Fundament unserer gesammten Anschauungen über den Bau und Zusammenhang des Nervensystems erklärte. Aus der klareren und richtigeren Erkenntnis des Baues folgt aber ein besseres Begreifen der Functionen, und da die Functionen des Nervensystems wie die kleinsten vegetativen Prozesse des Körpers so auch die höchsten und complicirtesten seelischen Prozesse einschließen, so hat die Entscheidung jener Frage wohl eine Tragweite, wie wenig oder keine andere histogenetische Frage.

Möchte es mir gelungen sein, zu dieser Entscheidung beigetragen zu haben.

Vor dem Schluss dieser Studie habe ich noch die erfreuliche Pflicht, zweier Autoren zu gedenken, welche in der von mir ein-

geschlagenen Richtung schon eine Strecke Weges zurückgelegt hatten, ehe ich die entscheidenden Thatsachen kennen lernte.

Der Eine dieser Forscher ist GOETTE. In seiner »Entwicklungsgeschichte der Unke«, die im Jahre 1875 erschien, wird die Entwicklung der Spinalganglien auf pag. 479 beschrieben. Eine Reihe von Angaben, die an dieser Stelle gemacht werden, kann ich freilich nicht als zutreffend anerkennen, auch wenn ich des Umstandes eingedenk bleibe, dass GOETTE an anderem Material als ich gearbeitet hat. Über die Beziehung der Ganglienzelle zu den Nervenfasern hat aber GOETTE, wie es scheint, den meinigen sehr ähnliche Beobachtungen gewonnen. Ich halte es für meine Pflicht, die bezüglichen Angaben hier wörtlich zum Abdruck zu bringen (l. c. pag. 450):

»— Die Ganglienzellen bleiben bis in die spätere Larvenzeit ohne alle Verbindung mit den Nervenfasern, wachsen aber beträchtlich in ihren feinkörnigen Zellenleibern. Sobald sie eine gewisse Größe erreicht haben, bemerke ich häufig an gehärteten Präparaten, dass zwischen den scharfen Grenzlinien der Ganglienzellen und deren feinkörnigem Inhalte entweder stellenweise oder im ganzen Umfange ein schmaler klarer Saum entstanden ist, den ich an frischen Präparaten nicht wiederfinde. Ich schließe daraus auf die Anwesenheit einer festen äußeren Hülle, von welcher die zarte Innenmasse sich bei der Erhärtung trennt. Zu gleicher Zeit erhalten die Ganglienzellen ihre Fortsätze auf folgende Weise. Zwischen ihnen liegen sowohl breite, doppelt contourirte Nervenfasern, mit denen sie eine unmittelbare Verbindung nicht eingehen, als auch spindelförmige Kerne, an deren beiden Enden äußerst dünne Fäden auslaufen, Bildungen, wie ich sie gleich auch an den eigentlichen Nervensträngen beschreiben werde. Diese Kerne schmiegen sich nun einzeln oder zu zweien (mehr habe ich wenigstens nicht gesehen) einer Ganglienzelle an, so dass man Anfangs beide Körper deutlich unterscheidet; darauf verschwindet aber die Grenze zwischen ihnen, der freie Umriss des Kerns geht unmerklich in denjenigen der Ganglienzelle über, und die Verschmelzung beider ist endlich so weit vorgeschritten, dass der frühere Kern nur wie eine dunkle Spitze der Zelle erscheint, welche in einen fadenförmigen Fortsatz ausläuft. Zur weiteren Bestätigung dieses Vorganges führe ich noch an, dass, so lange die Grenze zwischen dem Kerne und der Ganglienzelle noch scharf ausgeprägt ist, die peripherische, durch die Schrumpfung des Zellenleibes zwischen ihm und der äußeren Hülle hervorgerufene Lücke auch unter dem Kerne sichtbar ist, nach der genannten Verschmel-

zung aber dort unterbrochen erscheint. Dass an den Kernen, welche mit den Ganglienzellen verbunden sind, oft kein Fortsatz vorhanden ist, darf bei der großen Zartheit dieser Ausläufer und bei der sich daraus ergebenden Schwierigkeit, sie in dem Gewirr der übrigen Fasern zu erkennen, nicht Wunder nehmen; dagegen ist es auffallend, dass solche Kerne nie mehr als je einen Fortsatz zu besitzen scheinen, während die freien Spindelkerne ihrer stets zwei zeigen. Mir scheint dies so zusammenzuhängen, dass diese zwei Fortsätze von zwei entgegengesetzten Polen des Kerns abgehen und der Achse des Ganglions parallel laufen; sieht man nun einen Fortsatz mitten aus dem mit einer Ganglienzelle verschmolzenen Kerne entspringen, so muss der andere in entgegengesetzter Richtung liegen, also der Ganglienzelle angeschmiegt und dadurch unkenntlich sein, um sie dann ohne Kernanschwellung und daher eben so unbemerkt zu verlassen. Eine andere Entstehungsweise der Ganglienzellfortsätze als die geschilderte habe ich nirgends angedeutet gefunden; doch genügt diese Kenntnis vollständig, um sich die Entwicklung der unipolaren wie der bi- und multipolaren Ganglienzellen zu erklären. Die Erhaltung und Verwachsung oder der Schwund des der Ganglienzelle angeschmiegtten Fortsatzes kann uni- und bipolare, bei der Anwesenheit von mehr als einem angewachsenen Kerne multipolare Zellen oder solche mit zwei nicht polar entgegengesetzten Fortsätzen herstellen. Eine wesentliche Veränderung der beschriebenen Form der Spinalganglienzellen habe ich bis nach dem Ablauf der Larvenmetamorphose nicht angetroffen. Erwähnt sei nur, dass gegen das Ende dieser Periode die Oberfläche der inneren Zellsubstanz mit der Hülle bisweilen in ähnlicher Weise, wie ich es am Rückenmarke beschrieb, an vielen discreten Punkten in festere Verbindung tritt, so dass bei der schon erwähnten Schrumpfung jener Substanz zwischen ihr und der Hülle eine Anzahl von zarten Brücken ausgezogen wird, welche an die von MAX SCHULTZE innerhalb der Ganglienzellenscheide abgebildeten Fortsätze erinnern. Diese bindegewebige Scheide entwickelt sich aber natürlich nicht unmittelbar aus der structurlosen Cuticula, sondern die letztere ist nur die Unterlage für die von außen hinzutretenden bindegewebigen Elemente der Zwischensubstanz der Ganglien.

Habent sua fata libelli! Dass diese, im Wesentlichen richtige Darstellung des wirklichen histogenetischen Verhältnisses zwischen Ganglienzelle und Nervenfasern volle sechzehn Jahre in einem doch häufig citirten Werke von allgemeiner Bedeutung völlig hat übergangen werden können, ist gewiss merkwürdig genug. Merkwürdig in

doppelter Richtung, sowohl wegen des Verhaltens der Leser wie des Autors. Dass KÖLLIKER z. B. diese GOETTE'schen Beobachtungen nicht einmal in seinem Handbuche der Entwicklungsgeschichte erwähnt, ist eben so auffallend, wie dass GOETTE selbst, bei der weitreichenden, principiellen Tragweite seiner Beobachtungen sie nicht weiter verfolgt und dem wissenschaftlichen Publicum aufgezungen hat. Es ist wohl kaum anzunehmen, dass sich GOETTE damals dieser Tragweite nicht bewusst gewesen wäre, zumal er im Jahre 1888 gelegentlich einer vorläufigen Mittheilung über die Entwicklung der Petromyzonten (in: Z. Anzeiger 11. Jahrg. 1888. pag. 162) sagt: »die Gewebsbildung des Nervensystems fand ich bei *Petromyzon* wesentlich eben so wie s. Z. bei den Amphibien« und ausdrücklich wiederholt: »jedenfalls entstehen Nervenfasern und Nervenzellen getrennt und verbinden sich erst secundär«; immerhin enthalten doch andere, auch hier wieder gemachte Angaben so wesentliche Abweichungen von meinen Beobachtungen, dass ich beinahe annehmen möchte, GOETTE habe den principiellen Gehalt der von ihm beobachteten Thatsachen weniger vor Augen gehabt, als man a priori glauben sollte. Dass er auch die Composition der Nervenfaser aus getrennten Zellen gesehen hat, geht aus seiner Darstellung (Entwickl. der Unke pag. 482 ff.) hervor, aber auch dabei gelingt es ihm nicht vollständig, die wirklich sich abspielenden Prozesse zu sondern, und er nimmt an, dass durch Verschmelzung des nach der »Fibrillenbildung« übrig bleibenden Plasmas eine »Zwischensubstanz« zu Stande kommt, welche theils die SCHWANN'sche Scheide, theils später die Marksubstanz liefert. Diese Darstellung ist gewiss nicht unrichtig, aber sie ist — so weit ich über das mir fremde Beobachtungsmaterial zu urtheilen befugt bin — nicht bestimmt genug, so dass sich schwerlich ein mit den Vorgängen der Nervenfaserbildung Vertrauter ein klares Bild der Vorgänge, wie sie GOETTE schildert, machen kann. Verfehlt aber ist es, dass GOETTE nicht nur die sensiblen Nervenfasern aus Zellmaterial der Ganglienleiste hervorgehen lässt, sondern auch die motorischen, deren Wurzeln er von dem peripherischen Ende der Ganglienanlagen in das Medullarrohr hincinwachsen lässt! Vielleicht erklärt sich der todte Punkt, auf den die GOETTE'schen Darlegungen gerathen sind, durch diesen und einige andere Missgriffe in der Beobachtung und Darstellung des Details. Immerhin aber bleibt es ein unzweifelhaftes Verdienst GOETTE's, die genetischen Beziehungen zwischen Ganglienzelle und Nervenfaser zuerst erkannt zu haben.

Der zweite Forscher, dessen ich hier zu gedenken habe, ist APÁTHY. In einer ungarisch geschriebenen Abhandlung hat APÁTHY die Resultate von Untersuchungen niedergelegt, welche er im Jahre 1884 über die Molluskenfamilie der Najaden angestellt hat (in: Nat. Abhandl. Ungar. Akad. 14. Bd. 1885). Ein Auszug dieser Arbeit, von APÁTHY selbst geliefert, findet sich im Biolog. Centralblatt 7. Bd. 1887. pag. 621 unter dem Titel: »Studien über die Histologie der Najaden.« Auf pag. 628 beschreibt der Verfasser das Nervengewebe folgendermaßen:

»Ich unterscheide die zelligen Elemente des Nervensystems der Muscheln in Ganglienzellen und Nervenzellen. Erstere dienen für die Nervenzellen als Ausgangspunkte, unterbrechen sie hier und da und vermitteln ihre Endigung. Die Nervenzellen liegen in den Nervenfasern selbst, eingebettet zwischen den Primitivfibrillen derselben, und entsprechen histogenetisch den zwischen den Primitivfibrillen der contractilen Substanz eingelagerten Muskelzellen. Die Nervensubstanz, d. h. die leitende Substanz, ist auch hier Product der Nervenzellen und ist nicht als bloßer Fortsatz aufzufassen. Die Primitivfibrillen sind hier, ähnlich wie bei den Muskeln, durch eine interfibrilläre Substanz zusammengehalten. . . . Bei den Verzweigungen der Faserbündel gehen die einzelnen Fasern mit der Gesamtheit ihrer Primitivfibrillen in die Zweige über. An ihrem Bestimmungsorte angelangt bilden die Fasern ein dichtes Netz, in welches hier und da Ganglienzellen eingelagert sind und in welchem sich die Primitivfasern unter einander vermischen. Von diesem Netze gehen endlich kleine Nervenzweige aus, welche Primitivfibrillen von verschiedenen Fasern enthalten und sich unmittelbar vor ihrer Endigung noch einmal verzweigen und ein Endnetz bilden, dessen Faden den Primitivfibrillen entsprechen und dessen Knoten entweder ganz kleine Ganglienzellen oder nur einfache Verdickungen, hauptsächlich an Kreuzungspunkten, sind. Von dem Endnetze treten die Endfasern, welche immer nur einer Primitivfibrille entsprechen, ab und setzen entweder unmittelbar oder durch Vermittlung von kleinen Anschwellungen oder Endplättchen an die Zellen an oder umgeben auch im Epithel die letzteren mit einem feinen Netze.

»Die länglichen Kerne der Nervenfasern, resp. Nervenzellen, sind eben so wie die Kerne der Muskelfasern mit einem Protoplasmahofe umgeben, der an den beiden Seiten kaum wahrnehmbar ist, aber an den beiden Polen sich zu einem langen Fortsatze auszieht. Diese

Fortsätze enthalten eine oder mehrere Reihen Körnchen, welche sich in Überosmiumsäure stark schwärzen. Diese Zellen (Nervenkern mit Protoplasmahof) verwechselt H. SCHULTZE mit jenen wirklich bindegewebigen Zellen, welche nicht in, sondern zwischen den Nervenfasern gelegen sind und dorthin mit den Fortsätzen der bindegewebigen Hülle der Faserbündel gelangen. Einigemal fand ich auch Nervenkerne in Theilung begriffen und erkläre diese eben so wie die betreffende Erscheinung bei den Muskelfasern.

»Die Angaben von H. SCHULTZE, dass die bindegewebige Hülle der Hauptganglienpaare keine Fortsätze in das Innere hineinsende, kann ich nicht bestätigen; ich fand zwischen den einzelnen Ganglienzellen feine Fortsätze des Bindegewebes, dessen Zellen bis in den centralen Fasertheil mit hineindringen. Die Fortsätze umhüllen einzelne Ganglienzellen oft in der Weise, dass sie nach dem Ausfallen der letzteren als deren Membran erscheinen können, wie sie denn auch SCHULTZE für solche hielt. Andererseits könnte eine solche Membran auch durch den Umstand vorgetäuscht werden, dass bei der Conservirung der centrale Theil einzelner Ganglienzellen verhältnismäßig schneller sein Volum verringert, als ihr peripherischer, concentrisch geschichteter Theil, welcher in die Fasern übergeht. Die von DOGIEL beschriebenen apolaren Ganglienzellen, von denen allein die Herzmuskeln innervirt werden sollen, fand ich sowohl hier wie anderwärts und halte ihre Wirkung für eine Art von Inductionsvorgang, doch bemerkte ich eben so gut eine große Anzahl mit Fortsätzen versehener Ganglienzellen in der Herzwand. . . .«

Auf diese Darstellung seiner histologischen Befunde beruft sich APÁTHY in einem späteren Aufsätze, welcher unter dem Titel: »Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden?« im Biolog. Centralblatte 9. Bd. 1889 erschienen ist. Dieser Aufsatz stellt eine Reihe von Thesen über die histologische Beschaffenheit und den Zusammenhang der Elemente des Nervensystems auf, welche sich mit den traditionellen Auffassungen nicht, mit den in dieser Studie aus der Entwicklungsgeschichte ermittelten Thatsachen aber sehr gut vereinigen lassen. Es ist ein entschiedenes Verdienst APÁTHY's, die meisten der jetzt thatsächlich an embryologischem Materiale gewonnenen Erkenntnisse, gestützt auf frühere an Mollusken und Anneliden gemachte histologische Befunde behauptet resp. postulirt zu haben, und es ist nur ein Act der Gerechtigkeit, wenn ich hier mittheile, dass APÁTHY einen Theil seiner Auffassungen in

mündlichen Debatten gegen mich vertheidigte, als ich noch an der Ausläufertheorie festhalten zu müssen glaubte, obwohl schon der erste Schritt zu ihrer Erschütterung durch die in der 14. Studie beschriebene Einwanderung einzelner Medullarzellen in die motorischen Rückenmarkswurzeln auch für mich selbst gethan war. APÁTHY unterschied schon damals zwischen Ganglien- und Nervenzelle, fasste die SCHWANN'schen Kerne als Nervenkerne, ließ die Nervenfasern durch die Verbindung vieler Nervenzellen entstehen und sah, in der Weise, wie er es in jenem oben eitirten Aufsatz im Biolog. Centralblatt geschildert hat, den Achsenzylinder, das Myelin und die SCHWANN'sche Scheide durch innere Differenzirung aus dem Plasma seiner Nervenzellen hervorgehen. Die Bestätigung, welche diese Studie seinen Auffassungen gewährt, ist der beste Beweis, wie gleichmäßig die Structur des Nervensystems im Thierreich ist, da, was von Mollusken und Anneliden behauptet und abstrahirt ward, nun durch die Embryologie der Vertebraten bewiesen und erweitert werden konnte.

Der APÁTHY'sche Aufsatz befindet sich wohl in den Händen der meisten Leser dieser Studie, kann also leicht nachgelesen werden: ihn in seinen Einzelheiten hier genauer zu analysiren, kann ich desshalb füglich unterlassen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 16.

- Fig. 1—9. Horizontalschnitte durch den Nervus buccalis eines *Mustelus*-Embryos von 14 mm Länge. (*N.b*) Nervus buccalis; (*C.infr*) Canalis infraorbitalis. Bei Fig. 8 u. 9 ist der aus dem Ectoderm sich abspaltende Nerv nicht mehr von seinem Mutterboden, dem Epithel des Schleimcanals, zu unterscheiden; der auf Fig. 9 folgende Schnitt zeigt keine Differenzirung des Schleimcanals mehr. Vergr. 330.
- Fig. 10—22. Horizontalschnitte durch das Ganglion ophthalmici u. buccalis und durch den N. buccalis eines *Pristiurus*-Embryos von 10 mm Länge. Vergr. 330.
- Fig. 10. Schnitt durch das Ganglion des Nervus ophthalmicus superficialis und des Nervus buccalis. (*Sup.orb*) Epithel des Canalis supraorbitalis; (*H*) durch die Mesoderm hervorgerufener Hohlraum zwischen Ganglion und Mesodermgewebe; (*G.ophth*) das Ganglion beider Nerven in unmittelbarem Contact mit der anliegenden Epidermis, aus welcher Nervenzellen in das Ganglion übertreten; (*N.ophth.super*) der Anfangstheil des N. ophthalmicus superficialis, welcher wie in

einer Rinne des anliegenden Schleimcanalepithels verläuft; (*G.g*) oberstes Stück des *G. geniculi*.

Fig. 11. (*K.sp*) dorsale Partie der Spritzlochspaltenwandung.

Fig. 12. (*G.b*) Partie des *G. ophthalmicum* für den *N. buccalis*.

Fig. 13—22. (*N.b*) Nervus buccalis; (*C.infr*) Canalis infraorbitalis. Auf Fig. 22 ist der Nerv nicht mehr vom Epithel des Schleimcanals zu unterscheiden.

Tafel 17.

Fig. 1—10. Schnitte durch einen Embryo von *Centrina Salvianii* von 32 mm Länge.

Fig. 1. Querschnitt, welcher den *N. ophthalmicus superficialis* an seiner gegen die Nase zu absteigenden Partie getroffen hat. Der Nerv ist eben im Begriff, sich von dem Epithel des Schleimcanals (*C.supr*) loszulösen, bleibt aber mit den sich aus demselben differenzirenden Papillen (*Pap*) in Zusammenhang. Vergr. 330.

Fig. 2—5. Papillen des supraorbitalen Schleimcanals mit von ihnen abgehenden Nervenästen (*N*) des *N. ophthalmicus superficialis*. Vergr. 330.

Fig. 6—8. Horizontalschnitte durch die absteigende Partie der LORENZINI'schen Ampullen. Aus dem verdickten Ectodermepithel derselben sondern sich Nervenzellen (*N*) ab, welche zu Ästen des *N. ophthalmicus superficialis* werden. Vergr. 330.

Fig. 9. Horizontalschnitt durch den Kopf, um den Verlauf des *N. ophthalmicus superficialis* mit seinen Zweigen und daneben den *N. ophthalmicus profundus* (*ophth.prof*) oder *nasociliaris* zu zeigen. Vergr. 90.

Fig. 10. Eine Papille des infraorbitalen Schleimcanals mit dem von ihr ausgehenden Zweige des *N. buccalis*, welcher durch Zerstörung des Zusammenhanges frei zwischen der Papille und dem Mesoderm liegt und bei (*ax*) zwei differenzirte Achsencylinder erkennen lässt, deren SCHWANN'sche Kerne bei (*Schw*) liegen. Vergr. 330.

Fig. 11—13. Schnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo von 29 mm Länge.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch die Ohrgegend. (*Mar*) Medullarrohr; (*Ohrbl*) Ohrblase; (*Pap*) Papillen der Schleimcanäle; (*N*) davon ausgehende Nervenfasern. Vergr. 60.

Fig. 12 u. 13. Stücke dieser Nervenkettenfasern bei 520 facher Vergrößerung. (*Schw*) SCHWANN'sche Kerne; (*ax*) Achsencylinder; (*Mes*) Mesodermzellgewebe.

Tafel 18.

Fig. 1—7. Horizontalschnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo von 27 mm Länge.

Fig. 1—4. Zwei Papillen des supraorbitalen Schleimcanals mit ihren Nerven. Vergr. 225. (*A*) die eine Papille, welche auf Fig. 1 gerade in der Mitte des Ausführungsganges (*a*) getroffen ist. Auf Fig. 2 geht von ihrem blinden Ende der gelb gefärbte Nerv ab. Auf Fig. 3 ist die Papille (*B*) ebenfalls durch ihren Ausführungsgang (*b*) geschnitten, ihr Nerv (*N₁*) ist auf

Fig. 5 bei 520 facher Vergrößerung wiedergegeben.

Fig. 6 stellt einen anderen Nerven mit Mitosenbildung an seiner peripherischen Wurzel dar. Vergr. 520.

- Fig. 7 zeigt die Papille mit ihren nach innen protoplasmareichen Cylinderzellen. Vergr. 225.
- Fig. 8—11. Sagittalschnitte durch Embryonen von *Scyllium catulus*.
- Fig. 8. Drei Nervenzweige des N. ophthalmicus superficialis, welche von den zugehörigen Papillen (*Pap*) zu einem Stamm zusammenlaufen. (*Ect*) Ectoderm. Vergr. 220.
- Fig. 9—11. Papillen, die eben aus dem Ectoderm sich nach innen hervorheben und ihre Nerven mit breiter Platte beginnen, dann aber zu Fasern mit je einer Reihe von Kernen auslaufen lassen. Vergr. 330.

Tafel 19.

- Fig. 1—6. Schnitte durch *Pristiurus*-Embryonen von 13 mm Länge; sie gehen horizontal durch das Ganglion und den Nervus buccalis, sowie den zugehörigen Infraorbitalschleimcanal. Vergr. 220. (*Gb*) das Ganglion, (*N.b*) der Nervus buccalis; (*G.g*) das Ganglion Gasseri, dem sich das G. buccalis angelegt hat; (*N.inf.max*) der Nervus infra-maxillaris; (*Schl*) der infraorbitale Schleimcanal, zwischen welchem und dem Ganglion resp. Nervus buccalis auf Fig. 1—3 u. 5 je ein Zweig auswächst, während auf Fig. 6 auch einige Zweige des N. infra-maxillaris zu sehen sind.
- Fig. 7—12. Querschnitte durch einige Papillen und die von ihnen ausgehenden Nerven eines *Pristiurus*-Embryo von 28 mm Länge. Vergr. 520.
- Fig. 7 zeigt die 8 Papillen auf dem Querschnitte durch ihre Ausführungsgänge, die in jedem einzelnen als kleines Lumen zu erkennen sind.
- Fig. 8 zeigt die Papillen *a, b, c u. d* durch die eigentliche Papille geschnitten, während von den übrigen noch die Ausführungsgänge getroffen sind.
- Fig. 9. Bei *a—e* Schnitte durch den von der Papille ausgehenden Nervenstrang, bei *f* durch die Papille dicht hinter dem blinden Ende des Ausführungsganges, bei *g* durch den Ausführungsgang, bei *h* durch die Papille dicht vor dem Ende des Ausführungsganges.
- Fig. 10 die Papillen *a—f* durch den Nervenstrang geschnitten, *a* und *d* sind bereits zu einem gemeinsamen Nerven zusammengetreten, *g* ist noch durch den Ausführungsgang, *h* durch die Papille vor dem Ende desselben getroffen.
- Fig. 11 Schnitte durch drei Nervenstränge, *a* und *b* zeigen nur eine Zelle, *c* mehrere Zellen, bei (*ax*) ist der im Plasma sich differenzirt habende Anfang des Achsenzylinders zu sehen.
- Fig. 12 zeigt einen Nervenstrang in schrägem Schnitt. Bei (*ax*) die Achsenzylinderanfänge.
- Fig. 13. Zusammenlaufende Zellkettenfasern der Papillennerven desselben Embryos, welche zwischen sich Mesodermgewebe fassen, aus dem das Neurilemm hervorgeht. Vergr. 225.
- Fig. 14—16. Horizontalschnitte durch Embryonen von *Scyllium canicula* von 22 mm Länge.
- Fig. 14 u. 15. Schnitte durch das Ganglion laterale. Vergr. 220. Die helleren Zellen sind Ganglienzellen, die dunkleren Nervenzellen. (*Peri.lat*) der peripherische N. lateralis, (*W.lat*) die Wurzelfasern des Lateralis.
- Fig. 16. Lateralisganglion mit beginnender multipler Kernbildung bei (*x*). Vergr. 520.

Tafel 20.

- Fig. 1—4. Sagittalschnitte durch einen *Scyll. canicula*-Embryo von 7 mm Länge.
- Fig. 1. Das Ganglion geniculi (*G.g*) in seiner Anlagerung an das Kiemen-spaltenepithel des Spritzloches mit dem von ihm ausgehenden N. hyoideus (*N.h*); (*Spr.Sp*) die Spritzlochspalte; (*G.opht*) das Ganglion des N. ophthalmicus superficialis und des N. buccalis; (*Art*) Spritzlocharterie. Vergr. 90.
- Fig. 2. Ein Theil desselben Schnittes bei 220 facher Vergrößerung. (*Nz*) die vom Ectoderm in das Ganglion einwandernden Nervenzellen.
- Fig. 3. Der N. hyoideus (*N.h*) in seiner Lagerung neben dem aus der Hyoidkopfhöhle hervorgehenden Muskelschlauch (*M.Schl*); (*V*) hintere Hyoidvene. Vergr. 90.
- Fig. 4. Ein Theil desselben Schnittes bei 520 facher Vergrößerung. (*y*) aus dem N. hyoideus sich ablösende und zwischen die Zellen des Muskelschlauches sich begebende Nervenzellen; (*Mes*) Mesoderm; (*Ect*) das Kiemenectoderm.
- Fig. 5—6. Schnitte durch Embryonen von *Scyllium catulus* von 33 mm Länge.
- Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Glossopharyngusbogen. (*Gl.ph*) N. glossopharyngeus; (*S.g*) die an demselben befindlichen sympathischen Ganglien; (*Art*) Arterie; (*V*) vordere Vene; (*Kbl*) die Kiemenblättchen durchschnitten; (*Kn*) die Knorpelstrahlen. Vergr. 38.
- Fig. 6. Ein Theil desselben Schnittes bei 225 facher Vergrößerung.
- Fig. 7—10. Schnitte durch einen Embryo von *Scyll. catulus* von 26 mm Länge.
- Fig. 7. Horizontalschnitt durch die drei hintersten Kiemenbogen. (*S.g*) sympathische Ganglien; (*At.V.G*) Atrio-Ventricular-Ganglion; (*Art*) Kiemenarterien; (*V.V*) vordere Venen; (*h.V*) hintere Venen; (*b.V*) äußerer Kiemenfaden; (*Sp.N*) Spinalnerven zum Plexus brachialis; (*L*) Leber; (*D.C*) Ductus Cuvieri. Vergr. 80.
- Fig. 8. Eines der sympathischen Ganglien des Glossopharyngens auf dem Horizontalschnitt. (*SG*) das Ganglion; (*N*) davon ausgehende Nervenfaser mit deutlich differenzirtem Achsencylinder bei (*Ax*). Vergr. 520.
- Fig. 9. Horizontalschnitt durch die Herzgegend. (*V*) Herzkammer; (*Atr*) das Atrium; (*L.A*) Leberarterie; (*At.V.G*) Atrioventricularganglion im Anfangstheil der Klappen; (*Sp.N*) Spinalnerven. Vergr. 80.
- Fig. 10. Horizontalschnitt durch die Vagusganglien, von denen die Herznerven (*H.N*) ausgehen. (*N.int*) Ramus intestinalis vagi; (*S.G*) sympathische Ganglien der zum Plexus brachialis ziehenden vordersten Spinalnerven. Vergr. 30.
- Fig. 11. Sagittalschnitt durch die Herzgegend eines *Scyll. catulus*-Embryos von 33 mm Länge. *D.* Darmlumen; (*D.C*) Ductus Cuvieri; (*At.V.G*) Atrioventricularganglien; (*H.M*) Herzmuskulatur; (*L*) Leber. Vergr. 80.
- Fig. 12. Aus demselben Schnitt. Der Ductus Cuvieri mit den Atrioventricularganglien (*At.V.G*) bei 220 facher Vergrößerung.

Tafel 21.

- Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Ganglion laterale eines *Raja*-Embryos von ca. 42 mm Länge. (*A*) Ganglienzelle; (*B*) ihr Kern; (*N*) Nerven-

kerne, welche die Ganglienzellkapsel bilden, (N_1) SCHWANN'scher Kern der peripherischen Faser, (N_2) SCHWANN'scher Kern der centralen Faser. Vergr. 520.

- Fig. 2. Dasselbe bei einem etwas jüngeren *Raja*-Embryo. Vergr. 520.
- Fig. 3. Dasselbe bei einem *Acanthias*-Embryo von 80 mm Länge. (x) die aufgelagerte Rindensubstanz. Vergr. 520.
- Fig. 4. Dasselbe bei einem *Pristiurus*-Embryo von 27 mm Länge, in noch jüngeren Stadium als Fig. 2. Vergr. 520.
- Fig. 5. Schnitt durch das Spinalganglion eines *Pristiurus*-Embryos von 28 mm Länge. Die Nervenzellen (x) beginnen eben sich zur Bildung der Ganglienzellkapseln um die einzelnen Ganglienzellen (y) herum zu gruppieren. Vergr. 520.
- Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Vagus-Lateralis-Wurzel und Ganglien eines *Scyllium catulus*-Embryos von 24 mm Länge. Zur topographischen Darstellung der hauptsächlich bei (x) Platz greifenden enormen Zellvermehrung. Die kleinen schwarzen Punkte deuten die multiple Kernvermehrung an, welche auf der folgenden Figur näher dargestellt ist. Vergr. 90.
- Fig. 7. $a-w$ Mitosenbildung und multiple Kernvermehrung des Lateralisganglion der Fig. 6 bei 520facher Vergrößerung.
- Fig. 8. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Scyllium catulus* von 9 mm Länge. Ein eben angelegtes Spinalganglion. Bei (Gl) die noch sehr starke Ganglienleiste; (Rz) die Nerven- oder Rindenzellen des Ganglions; (Gz) die eben in Differenzirung begriffenen centralen Ganglienzellen. Vergr. 320.
- Fig. 9—11. Sagittalschnitte durch ein Spinalganglion eines *Scyllium canicula*-Embryos von 12 mm Länge aus etwas älterem Stadium als das auf Fig. 8 dargestellte. Die Differenzirung der centralen Ganglienzellen (Gz) ist sehr viel deutlicher geworden, die Ganglienleiste (Gl) ist verschmälert, die Rinden- oder Nervenzellen (Rz) haben beträchtlich zugenommen, bei (F) sieht man die von ihnen ausgehenden Achseneylinderfasern, welche um die Ganglienzellen herumliegen, ohne mit ihnen zusammenzuhängen. Vergr. 520.
- Fig. 12. Sagittalschnitt durch ein Spinalganglion von *Scyllium catulus* von 24 mm Länge, um die allmähliche Durchdringung des Ganglions und der centralen Ganglienzellen (Gz) mit Rinden- oder Nervenzellen (Nz) zu zeigen. Verg. 320.
- Fig. 13. Dasselbe von einem Embryo von *Scyll. canicula* in beträchtlich älterem Stadium, bei (x) Beginn der multiplen Kernvermehrung.

Tafel 22.

- Fig. 1—9. Horizontalschnitte eines *Pristiurus*-Embryo von 13 mm Länge, die Bildung der ersten Faserbahnen eines sensiblen Spinalganglions darstellend. Vergr. 520. Die Schnitte beginnen am Rücken und gehen ventralwärts. ($Sp.G$) Spinalganglion; (Med) Medulla; (Mes) Mesodermzellen; (a) Achseneylinder, theils im Längsverlaufe wie bei Fig. 1 u. 2, theils auf Querschnitten wie bei Fig. 3—5; (b) Faserbildung von Wurzelfasern, bei der die Bildung des Achseneylinders durch die Conservirung undeutlich geworden, das Plasma

der betreffenden Zellen aus einander gewichen ist, (*b'*) dessgleichen von peripherischen Fasern; (*W.S*) weiße Substanz in ähnlichem durch die Conservirung bewirktem Zustande; (*G.Z*) central gelegene, in Differenzirung begriffene Ganglienzellen; (*M.N*) Durchschnitt des aus wenigen Zellen und Fasern bestehenden motorischen Nerven; (*Ch*) Chorda; (*S.N*) Durchschnitt des aus wenigen Zellen und Fasern bestehenden sensiblen Nerven.

- Fig. 1. Durchschnitt der höchsten Kuppe des Spinalganglions, wo es durch die Ganglienleiste noch mit den benachbarten Ganglien gleichmäßig verbunden ist. Bei (*a*) der mit Achsencylinder versehene Ausläufer einer Nervenzelle, welche eine in das Medullarrohr eindringende Wurzelfaser entsendet.
- Fig. 2. Nächst gelegener Schnitt, von dem bei (*a*) gleichfalls ein Achsencylinder in das Medullarrohr eindringt.
- Fig. 3. Etwas tiefer gelegener Schnitt, welcher bei (*b*) eine doppelte Faserbildung getroffen hat, die aber durch die Conservirung undeutlich geworden ist. Bei (*a*) deutlich durchschnittene Achsencylinder zweier Nervenzellen.
- Fig. 4. Das Ganglion rückt weiter ab vom Medullarrohr, Mesoderm schiebt sich zwischen beide. (*W.S*) Durchschnitte, aber nicht gut conservirte Fasern der weißen Substanz.
- Fig. 5. Schnitt durch das Ganglion noch über dem mittleren Abschnitt, in welchem die Differenzirung der central gelegenen Zellen zu Ganglienzellen beginnt.
- Fig. 6. Schnitt durch die dorsaler gelegenen, bereits in Differenzirung zu Ganglienzellen (*G.Z*) begriffenen centralen Zellen. Bei (*b*) die um die Ganglienzellen gelegenen, in Faserbildung begriffenen Nervenzellen, welche sich zunächst noch an die Wurzelfasern anschließen.
- Fig. 7. Schnitt durch die Mitte des Ganglions. Fast lauter in Differenzirung begriffene Ganglienzellen sind getroffen. Keine Faserbildung ist zu sehen, wenige Nervenzellen bilden die Rinde des Ganglions. Der Schnitt hat die Chorda (*Ch*) getroffen, eben so auch den aus wenigen Zellen und deren Fasern bestehenden motorischen Nerven (*M.N*).
- Fig. 8. Schnitt durch das ventrale Ende des Ganglions, in dem keine Ganglienzellen, sondern nur noch Nervenzellen sich finden, mit Faserbildung (*b*) an der äußeren Seite des Ganglions.
- Fig. 9. Schnitt durch den sensiblen Nerven, der vom Ganglion abwärts wächst.
- Fig. 10. Derselbe Embryo. Horizontalschnitt durch drei Metameren, auf der Höhe der Chorda. Vergr. 220. (*Ect*) Ectoderm; (*Mes*) Mesodermzellen; (*Myo* 1, 2, 3) drei Myotome; (*M.N* 1, 2, 3) drei motorische Nerven, von denen bei (*a* u. *a'*) je eine Nervenzelle sich ablöst, sich spindelförmig ausdehnt, im Plasma einen Achsencylinder ausscheidet und an den Grenzen der Myotome 1 u. 3 sich zwischen die Muskelfasern biegt; (*V* 1, 2, 3) durchschnittene Vertebralvenen; (*S.N* 1, 2, 3) die zugehörigen drei sensiblen Nervenstämmе.
- Fig. 11. Derselbe Schnitt durch ein Metamer bei 520facher Vergrößerung, um bei (*a*) die Bildung des Achsencylinders in der sich vom motorischen Nerven ablösenden Nervenzelle deutlicher zu zeigen.
- Fig. 12. *Mustelus*-Embryo. Querschnitt durch ein Spinalganglion, dessen Wurzel und das Medullarrohr, um die Geringfügigkeit der Zahl der

Wurzelfasern (*W.F.*) an der Durchtrittsstelle durch die Dura Mater im Vergleich zu der viel stärkeren Zahl der im Ganglion befindlichen und durch den Ramus dorsalis und ventralis (*R.d* u. *R.v.*) austretenden peripherischen Fasern zu zeigen. (*Schw.K.*) SCHWANN'sche Kerne, welche mit den Wurzelfasern in das Medullarrohr eingetreten sind und sich durch ihre längliche Gestalt deutlich von den Kernen der Nerven- und Ganglienzellen des Medullarrohres (*M.K.*) unterscheiden lassen.

Fig. 13—24 bringen Abbildungen, welche erst in der nächsten Studie näher erläutert werden sollen. Eben so ist die

Tafel 23

bis zur Publication der nächsten Studie zurückgestellt worden.